



**HAL**  
open science

**Taxonomie du genre *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae)  
en Nouvelle-Calédonie et dans le Pacifique Sud.  
Approches morphologique et moléculaire**

Lydiane Mattio

► **To cite this version:**

Lydiane Mattio. Taxonomie du genre *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) en Nouvelle-Calédonie et dans le Pacifique Sud. Approches morphologique et moléculaire. Biologie végétale. Université de la Méditerranée - Aix-Marseille II, 2008. Français. NNT : . tel-00589775

**HAL Id: tel-00589775**

**<https://theses.hal.science/tel-00589775>**

Submitted on 2 May 2011

**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.

**THESE**

Pour l'obtention du titre de Docteur  
de l'Université de Aix-Marseille II  
Spécialité: Biosciences de l'environnement

Présentée par

**Lydiane MATTIO**

**TAXONOMIE DU GENRE *SARGASSUM* (FUCALES, PHAEOPHYCEAE) EN  
NOUVELLE-CALEDONIE ET DANS LE PACIFIQUE SUD. APPROCHES  
MORPHOLOGIQUE ET MOLECULAIRE.**

Soutenue le 12 décembre 2008

Devant le jury composé de:

Mme Claude Payri

Mr. Marc Verlaque

Mr. Bruno de Reviers

Mr. Enric Ballesteros

Mme Valérie Stiger-Pouvreau

Mr. Charles-François Boudouresque

Directeur de thèse

Directeur de thèse

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur



## ***REMERCIEMENTS***

C'est après un parcours universitaire atypique que je parviens enfin au terme des études qui me permettront de faire de la *Recherche*... ce métier qui faisait peur à mes profs de lycée, lesquels m'avaient vivement déconseillé de me lancer dans l'aventure. Je me décide alors pour deux ans d'IUT en *Analyses Biologiques et Biochimiques* à Toulon qui me destinaient à un métier de technicienne de laboratoire médical. Un stage avec Marc Bally au Centre d'Océanologie de Marseille concernant la célèbre *Caulerpa taxifolia* m'a pourtant convaincu que je ne devais pas m'arrêter là et pourquoi pas travailler sur les algues... S'en sont suivi deux ans de Bachelor *Marine and Freshwater Biology* à l'Université de Napier d'Edimbourg à la découverte des fjords écossais, une Maîtrise *Biologie et Ecologie des Populations* à l'Université de Montpellier II, et finalement un DU/DEA *Biosciences de l'Environnement Chimie et Santé* à l'Université de Aix Marseille II... c'est alors que j'ai eu la chance, à l'occasion d'un stage, de découvrir la Nouvelle-Calédonie, l'IRD, Claude Payri et les sargasses.... A cette époque pas de thèse en vue, mais un dossier de demande de bourse locale est tout de même constitué... et après quelques mois, la bourse nous est accordée (merci Nathaniel !). L'aventure débute en janvier 2005 et se termine en décembre 2008, quatre années intenses et beaucoup de sacrifices personnels qui je l'espère auront permis de mettre un peu d'ordre dans le genre *Sargassum*...

Cette thèse n'aurait pu être possible sans le soutien, l'aide et les encouragements de nombreuses personnes que je souhaite remercier ici.... Néanmoins, comme pour le genre *Sargassum*, dresser une liste exhaustive semble difficile mais j'espère ne pas avoir oublié trop de monde.

La première, essentielle et inoubliable c'est bien sûr Claude sans qui cette thèse n'aurait jamais été imaginée et jamais menée à bout. Merci de m'avoir fait confiance dès le début et tout au long de ces 4 ans; merci de tout ce que tu m'as fait découvrir et de la passion que tu as su me transmettre. Merci de ton dynamisme et ton exigence qui m'ont permis d'en arriver là. Tu vois ces « *sales garces* » n'auront pas eu raison de moi !

Un grand merci à Marc Verlaque qui a accepté de diriger de cette thèse à distance. Merci de vos nombreux conseils, corrections et remarques qui m'ont permis de développer de nombreux points et de finaliser ce manuscrit. Un grand merci également à Valérie Stiger-Pouvreau pour ton accueil à Brest, ta bonne humeur, nos discussions, tes commentaires et corrections tout au long de la thèse. Je tiens également à remercier le 4<sup>ème</sup> membre de mon comité de thèse, Philippe Borsa sans qui les analyses ADN n'auraient pas pu se faire, merci de m'avoir accueillie dans ton labo et merci pour tous tes conseils.

Merci à F. Colin de m'avoir accueillie à l'IRD de Nouméa et à JP. Féral et B. Richer de Forges de m'avoir accueillie dans leur équipe respectives.

Merci aux conservateurs de tous les herbiers que j'ai contacté ou qui m'ont accueillie et qui m'ont le plus souvent accordé leur aide, une aide très précieuse sans laquelle je n'aurais pu faire ce travail. Le principal et celui qui mérite sans doute le plus de remerciements c'est Bruno de Reviers à qui j'ai cassé les pieds plus d'une fois... merci aussi à Lionel qui a vu passer plusieurs dizaines de sargasses sous son scanner !

Un grand merci à Serge, Jérôme, Olivier, Guy et toutes les personnes de l'IRD qui m'ont conseillée et aidée tout au long de la rédaction des papiers, des rapports et de ce manuscrit !

Je suis également reconnaissante à tout le personnel administratif de l'IRD de Nouméa qui ont facilité mon séjour en tous points: commandes, biblio, billets d'avions, conventions ect... vous vous reconnaitrez ici j'en suis sûre.

Un grand merci également à toute l'équipe des plongeurs IRDiens actuels et passés sans qui toutes ces collections de Nouvelle-Calédonie et d'ailleurs n'auraient pu être constituées. Merci donc à Jean-Louis, Eric, et Cathy avec qui j'ai passé de nombreuses heures sous l'eau à collecter, mesurer et photographier. Ces sorties sur le terrain n'auraient pas été aussi bien menées s'il n'y avait eu à bord des super pilotes: merci à Miguel, Sam et Napoléon pour leur bonne humeur en toutes circonstances. Merci également à tout l'équipage de l'ALIS avec qui j'ai eu le plaisir de passer plus de deux semaines autour de l'île des Pins.

Je voudrais aussi remercier tous les occupants du couloir Océano, mes amis thésards, ex thésards, contractuels ou stagiaires, ceux qui ne font pas partie de l'IRD, en particulier nos voisins de la CPS et ceux qui m'ont soutenus de loin... Sans vous ces quatre années n'auraient pas été aussi chaleureuses, merci pour tous les bons moments, j'espère qu'il y en aura pleins d'autres encore: Camille, Patricia, Nadia, Laure, Isa, Céline, Xavier, Phil (désolée Phil pas de *Sargassum brightii* !), Aymeric, Greg, Serge, Olivier, Yohann, Claudio & family, Romain, Andrés, Jean-Michel, Mayeul, Valérie, Pierre, Aude et Antoine, Karine, Hervé, Juju, Arnaud et Gwen, Olivier, Pascal, Audrey, et tous les autres.... un petit clin d'œil à mon colloc préféré qui m'a supportée pendant deux ans et demi....

Parmi les personnes les plus importantes à remercier évidemment ma famille: mes parents et ma grand-mère, mon frère et ma sœur qui m'ont laissé partir si loin sans s'inquiéter (enfin je crois). Merci à vous pour votre soutien moral... (et financier !), pour les paquets contenant toutes sortes de surprises et qui font plaisir en toutes occasions. Un petit clin d'œil à André et Joëlle qui me voient Prix Nobel dans quelques années...

Le remerciement de la fin, mais pas des moindres, va évidemment à Nico qui m'a soutenue malgré mon caractère difficile voir insupportable dans les périodes de stress (c'est-à-dire plus ou moins tout le temps). Toujours patient et attentif... j'espère que je saurai faire aussi bien pour la fin de ta thèse.

**Dans la même collection:**

*L'élégance de la sargasse*

*La sargasse dans son milieu naturel*

*Mon amie la sargasse*

*La sargasse et le tricot rayé*

*20 000 espèces de sargasse*

*La sargasse prend des vacances*

*La philosophie de la sargasse*

*Vivre avec les sargasses*

*L'homme et la sargasse*

*La vie et l'œuvre de la sargasse*





# SOMMAIRE

<b>Liste des figures .....</b>	<b>11</b>
<b>Liste des tableaux .....</b>	<b>14</b>
<b>Avant-propos .....</b>	<b>16</b>
1. Contexte institutionnel .....	16
2. Formations, missions, congrès .....	16
3. Organisation du manuscrit.....	17
<b>Chapitre I. Introduction Générale.....</b>	<b>19</b>
1. Cadre conceptuel .....	21
1.1. Pourquoi une étude taxonomique ?.....	21
1.2. Pourquoi les sargasses ? .....	22
1.3. Pourquoi la Nouvelle-Calédonie et les îles du Pacifique Sud?.....	22
2. Présentation du genre <i>Sargassum</i> .....	23
2.1. Place des sargasses dans l’arbre du vivant. ....	23
2.2. Biologie et écologie.....	26
2.2.1. Mode de vie et reproduction.....	26
2.2.2. Habitat .....	26
2.2.3. Variations saisonnières.....	27
2.2.4. Mode de dispersion .....	27
2.3. Diversité morphologique .....	29
2.4. Répartition géographique .....	33
3. Etat des lieux de la taxonomie du genre <i>Sargassum</i> .....	34
3.1. Historique .....	35
3.2. Diversité spécifique .....	37
3.3. Caractères discriminants.....	38
3.4. Synthèse de la classification actuelle.....	38
3.4.1. Le sous-genre <i>Phyllotrichia</i> .....	44
3.4.2. Le sous-genre <i>Bactrophycus</i> .....	44
3.4.3. Le sous-genre <i>Arthrophycus</i> .....	45
3.4.4. Le sous-genre <i>Sargassum</i> .....	45
3.5. Difficultés taxonomiques.....	48
3.5.1. Ambiguïtés au niveau spécifique .....	49
3.5.2. Ambiguïtés au niveau des sous-divisions infra-génériques.....	50



---

3.5.3.	Apport des analyses ADN .....	50
4.	Importance écologique du genre <i>Sargassum</i> .....	51
4.1.	Habitat benthique majeur .....	51
4.2.	Ingénieurs de l'écosystème et espèces clefs .....	52
4.3.	Evolution des populations de sargasses: changements de communauté .....	53
4.3.1.	Prolifération .....	54
4.3.2.	Régression .....	55
4.4.	Espèces de <i>Sargassum</i> invasives .....	56
5.	Importance économique .....	57
5.1.	Molécules actives .....	57
5.2.	Industrie agro-alimentaire et agriculture .....	58
6.	Cas d'étude: la Nouvelle-Calédonie .....	58
6.1.	Situation géographique et climatique .....	58
6.2.	Diversité d'habitats récifo-lagonaires .....	59
6.3.	Biodiversité des récifs et lagons néo-calédoniens .....	60
6.4.	Etat des connaissances sur les espèces de <i>Sargassum</i> de la Nouvelle-Calédonie .....	61
7.	Problématiques et objectifs de la thèse .....	63
<b>Chapitre II. Matériel et méthodes générales .....</b>		<b>65</b>
1.	Sites d'étude en Nouvelle-Calédonie et dans le Pacifique Sud .....	67
2.	Matériel étudié .....	67
2.1.	Collections historiques .....	67
2.1.1.	La collection A. Grunow .....	67
2.1.2.	La collection C. et J. Agardh .....	68
2.1.3.	La collection W.A. Setchell et W.R. Taylor .....	68
2.1.4.	La collection de Madame Catala .....	68
2.1.5.	La collection du Muséum national d'histoire naturelle de Paris .....	68
2.1.6.	Autres collections anciennes .....	69
2.2.	Spécimens types .....	69
2.3.	Collections récentes .....	69
2.4.	Campagnes d'échantillonnage .....	70
2.4.1.	La Polynésie française .....	70
2.4.2.	La Nouvelle-Calédonie .....	70
2.4.3.	Les îles Salomon .....	70
2.4.4.	Le Vanuatu .....	70
2.4.5.	Les îles Fidji .....	71
2.5.	Réseau de collecteurs .....	71

---

3.	Analyses morphologiques .....	71
4.	Analyses génétiques .....	72
4.1.	Laboratoires d'analyses .....	72
4.2.	Méthodes d'analyses.....	72
4.3.	Choix des marqueurs ADN.....	73
4.3.1.	Marqueurs nucléaires .....	73
4.3.2.	Marqueurs chloroplastiques .....	74
4.3.3.	Marqueurs mitochondriaux .....	75
4.3.4.	Sélection des marqueurs les plus appropriés.....	75
4.4.	Méthodes de reconstruction phylogénétiques.....	76
4.4.1.	Méthode du plus proche voisin (NJ, Neighbor-Joining method) .....	76
4.4.2.	Méthode du maximum de parcimonie (MP, Maximum Parsimony method).....	76
4.4.3.	Méthode du maximum de vraisemblance (ML, Maximum Likelihood method).....	77
4.4.4.	Bootstrap .....	77
4.4.5.	Méthode de l'inférence Bayésienne (BI, Bayesian Inference method).....	78
5.	Concepts taxonomiques et démarches utilisés .....	78
5.1.	Concepts d'espèce .....	78
5.1.1.	Les concepts d'espèce classiques.....	78
5.1.2.	Le concept d'espèce phylogénétique.....	80
5.1.3.	Le concept d'espèce utilisé pour la taxonomie du genre <i>Sargassum</i> .....	80
5.2.	Démarche utilisée pour l'identification des espèces.....	81
5.2.1.	Analyse morphologique, définition des morphotypes.....	81
5.2.2.	Analyses génétiques, définition des clades .....	82
5.2.3.	Confrontation des données morphologiques et génétiques .....	82
5.2.4.	Identification des espèces.....	83
5.3.	Révision taxonomique .....	84
5.3.1.	Désignation des types.....	84
5.3.2.	Réduction d'un taxon en synonymie.....	85
5.3.3.	Réévaluation de la classification taxonomique .....	86
6.	Evaluation de l'étendue et de la biomasse des algues de Nouvelle-Calédonie .....	88
6.1.	Quantification des algues <i>in situ</i> .....	88
6.1.1.	Méthode du transect linéaire .....	88
6.1.2.	Méthode du quadrat.....	90
6.2.	Protocole d'échantillonnage .....	90
6.2.1.	Suivi saisonnier des biomasses par espèce.....	90
6.2.2.	Estimation de l'étendue et de la biomasse des algues .....	91

---

<b>Chapitre III. Résultats .....</b>	<b>93</b>
1. Révision taxonomique du genre <i>Sargassum</i> .....	95
1.1. Révision du subgen. <i>Sargassum</i> sect. <i>Acanthocarpicae</i> .....	95
1.1.1. Résumé en français.....	95
1.1.2. Taxonomic revision of <i>Sargassum</i> sect. <i>Acanthocarpicae</i> (Fucales, Phaeophyceae). 96	
1.2. Contributions à la révision des autres sections et sous-genres .....	121
1.2.1. Phylogénie concaténée .....	124
1.2.2. Phylogénies par marqueur .....	124
1.2.3. Phylogénies par groupes de séquences.....	125
1.3. Relations phylogénétiques avec d'autres membres des Sargassaceae.....	129
2. Le sous-genre <i>Sargassum</i> dans le Pacifique.....	131
2.1. Révision de la diversité spécifique et distribution dans les îles du Pacifique Est.....	131
2.1.1. Résumé en français.....	131
2.1.2. Taxonomic revision of <i>Sargassum</i> (Fucales, Phaeophyceae) from French Polynesia based on morphological and molecular analyses.....	132
2.2. Révision de la diversité spécifique et distribution dans les îles du Pacifique Ouest .....	156
2.2.1. Résumé en français.....	156
2.2.2. Taxonomic revision and geographic distribution of subgenus <i>Sargassum</i> (Fucales, phaeophyceae) in the western and central Pacific islands based on morphological and molecular analyses.....	157
3. Le genre <i>Sargassum</i> en Nouvelle-Calédonie .....	182
3.1. Révision de la diversité du genre <i>Sargassum</i> en Nouvelle Calédonie.....	182
3.1.1. Résumé en français.....	182
3.1.2. Taxonomic revision of <i>Sargassum</i> (Fucales, Phaeophyceae) from New Caledonia based on morphological and molecular analyses.....	183
3.2. Importance écologique du genre <i>Sargassum</i> en Nouvelle-Calédonie .....	221
3.2.1. Résumé en français.....	221
3.2.2. Diversity, biomass and distribution pattern of <i>Sargassum</i> beds in the South West Lagoon of New Caledonia (South Pacific). .....	222
4. Distribution géographique du genre <i>Sargassum</i> .....	239
4.1. Distribution mondiale des espèces présentes dans le Pacifique Sud .....	239
4.2. Aires de répartition des sections du sous-genre <i>Sargassum</i> .....	240
<b>Chapitre IV. Discussion .....</b>	<b>247</b>
1. Le genre <i>Sargassum</i> en Nouvelle-Calédonie .....	249
1.1. Analyse de la diversité spécifique .....	249
1.2. Evaluation des populations du Lagon Sud-Ouest.....	249

1.3.	Applications potentielles de l'étude.....	249
1.3.1.	Gestion environnementale, suivi des espèces.....	249
1.3.2.	Valorisation économique.....	250
2.	Distribution et origine du genre <i>Sargassum</i> dans le Pacifique.....	251
2.1.	Biodiversité dans les îles.....	252
2.2.	Mode de dispersion longue distance chez <i>Sargassum</i> .....	254
2.3.	Circulation océanique contemporaine dans le Pacifique sud.....	256
2.4.	Théories de biogéographie dans le Pacifique.....	258
2.5.	Origine de la diversité du genre <i>Sargassum</i> en Nouvelle-Calédonie et dans le Pacifique Sud.....	259
2.6.	Zones de refuge lors du dernier maximum glaciaire.....	261
3.	Révision de la diversité et de la classification du genre <i>Sargassum</i> .....	262
3.1.	Les contributions de la thèse à la révision de la diversité spécifique.....	262
3.2.	Contributions de la thèse à la révision de la classification.....	262
3.2.1.	Phylogénie générale du genre <i>Sargassum</i> .....	263
3.2.2.	Sous-genre <i>Sargassum</i> .....	263
3.2.3.	Les sous-genres <i>Bactrophyucus</i> et <i>Artrophyucus</i> .....	269
3.2.4.	Les sous-genres <i>Phyllotrichia</i> et <i>Schizophycus</i> .....	270
3.3.	Notes taxonomiques sur 4 genres classés dans les Sargassaceae.....	271
3.3.1.	<i>Anthophycus longifolius</i> .....	271
3.3.2.	<i>Cystoseira trinodis</i> .....	272
3.3.3.	<i>Sargassum fusiforme</i> .....	272
3.3.4.	<i>Nizamuddinina zanardinii</i> .....	273
4.	L'outil moléculaire ADN et l'analyse de la morphologie dans la taxonomie du genre <i>Sargassum</i> : apports et limites.....	273
<b>Chapitre V. Conclusion et Perspectives.....</b>		<b>281</b>
1.	Conclusions.....	283
2.	Perspectives.....	284
<b>Références bibliographiques.....</b>		<b>287</b>
<b>Glossaire.....</b>		<b>307</b>
<b>Annexes.....</b>		<b>311</b>
1.	Annexe I. Liste des spécimens types examinés.....	312
2.	Annexe II. Illustrations choisies de quelques spécimens types.....	316

3.	Annexe III. Liste des séquences utilisées .....	327
4.	Annexe IV. Phylogénies complémentaires.....	332
4.1.	Annexe IV.A. Version développée de la Fig. III.5-A.....	332
4.2.	Annexe IV.B. Version développée de la Fig. III.5-B et alignement des séquences ITS-2... .....	333
4.3.	Annexe IV.C. Version développée de la Fig. III.5-C .....	341
4.4.	Annexe IV.D. Phylogénie complémentaire de la Fig. III.10 .....	342
5.	Annexe V. Distribution mondiale par espèces .....	342
6.	Annexe VI. Liste des synonymies proposées .....	346

## ***LISTE DES FIGURES***

### **Chapitre I. Introduction**

Fig. I.1. Arbre de vie (Tree of Life) des eucaryotes.....	24
Fig. I.2. Position du genre <i>Sargassum</i> au sein des Phaeophyceae.....	25
Fig. I.3. Morphologie générale d'un thalle de sargasse.....	28
Fig. I.4. Morphologie des feuilles .....	30
Fig. I.5. Morphologie des vésicules .....	31
Fig. I.6. Morphologie des réceptacles .....	31
Fig. I.7. Coupes transversales de réceptacles .....	32
Fig. I.8. Variabilité intra-spécifique de la morphologie des feuilles et des vésicules, exemple de <i>Sargassum spinuligerum</i> en Nouvelle-Calédonie .....	33
Fig. I.9. Carte de répartition mondiale des sous-genres du genre <i>Sargassum</i> d'après la littérature.....	34
Fig. I.10. Situation géographique de la ZEE de Nouvelle-Calédonie, et des îles et récifs néo-calédoniens.....	60

### **Chapitre II. Matériel et Méthodes générales**

Fig. II.1. Origine géographique des collections disponibles pour le Pacifique.....	67
Fig. II.2. Carte du lagon aux abords de Nouméa.....	89
Fig. II.3. Illustration des méthodes du transect linéaire et du quadrat.....	89
Fig. II.4. Méthodes du transect et du quadrat.....	90

### **Chapitre III. Résultats**

Fig. III.1. Arbre phylogénétique NJ construit à partir de l'alignement des séquences concaténées ( <i>ITS-2</i> + <i>RubisCo</i> + <i>cox3</i> ) dans le cadre de la révision de la section <i>Acanthocarpicae</i> .....	109
Fig. III.2. Arbre phylogénétique NJ construit à partir de l'alignement des séquences <i>ITS-2</i> dans le cadre de la révision de la section <i>Acanthocarpicae</i> .....	110
Fig. III.3. Arbre phylogénétique NJ construit à partir de l'alignement des séquences <i>RubisCO</i> dans le cadre de la révision de la section <i>Acanthocarpicae</i> .....	113
Fig. III.4. Vue synthétique des classifications traditionnelles et révisées du sous-genre <i>Sargassum</i> , section <i>Acanthocarpicae</i> .....	115
Fig. III.5. Phylogénies générales concaténées et par marqueur.....	123
Fig. III.6. Phylogénie ciblée du groupe 1 (subgen. <i>Sargassum</i> sect. <i>Sargassum</i> et <i>Zygocarpicae</i> ), marqueur <i>ITS-2</i> .....	126
Fig. III.7. Phylogénie ciblée du groupe 1 (subgen. <i>Sargassum</i> sect. <i>Sargassum</i> et <i>Zygocarpicae</i> ), marqueur <i>RubisCO</i> .....	127

Fig. III.8. Phylogénie ciblée du groupe 4 (sous-genres <i>Arthrophyucus</i> et <i>Bactrophyucus</i> ), marqueur <i>ITS-2</i> .....	128
Fig. III.9. Phylogénie ciblée du groupe 4 (sous-genres <i>Arthrophyucus</i> et <i>Bactrophyucus</i> ), marqueur <i>RubisCO</i> .....	129
Fig. III.10. Relations phylogénétiques du genre <i>Sargassum</i> avec d'autres taxons des Sargassaceae ..	130
Fig. III.11. Carte de Polynésie française .....	134
Fig. III.12. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences <i>ITS-2</i> des taxons de Polynésie française .....	144
Fig. III.13. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences <i>RubisCo</i> des taxons de Polynésie française .....	145
Fig. III.14. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences concaténées ( <i>ITS-2+ RubisCo+ cox3</i> ) des taxons de Polynésie française .....	146
Fig. III.15. Distribution des espèces de Polynésie française dans le Pacifique .....	150
Fig. III.16. Illustration des variations morphologiques des trois espèces de Polynésie française .....	151
Fig. III.17. Carte montrant les localités échantillonnées et la distribution géographique des espèces de <i>Sargassum</i> dans le Pacifique sud-ouest .....	160
Fig. III.18. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences <i>ITS-2</i> des taxons du Pacifique sud-ouest .....	168
Fig. III.19. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences <i>RubisCo</i> des taxons du Pacifique sud-ouest .....	170
Fig. III.20. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences <i>cox3</i> des taxons du Pacifique sud-ouest .....	171
Fig. III.21. Morphologie de <i>Sargassum polyphyllum</i> J. Agardh .....	176
Fig. III.22. Morphologie de <i>Sargassum polycystum</i> C. Agardh .....	177
Fig. III.23. Morphologie de <i>Sargassum aquifolium</i> (Turner) C. Agardh .....	179
Fig. III.24. Morphologie de <i>Sargassum ilicifolium</i> (Turner) C. Agardh .....	180
Fig. III.25. Position géographique de la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique sud-ouest .....	187
Fig. III.26. Arbre phylogénétique construit à partir de l'alignement des séquences concaténées ( <i>ITS-2+ RubisCo+ cox3</i> ) des taxons de Nouvelle-Calédonie .....	190
Fig. III. 27. Morphologie des feuilles des taxons de Nouvelle-Calédonie .....	196
Fig. III.28. Morphologie des vésicules des taxons de Nouvelle-Calédonie .....	197
Fig. III.28. Morphologie des réceptacles des taxons de Nouvelle-Calédonie .....	197
Fig. III.28. Morphologie de <i>Sargassum decurrens</i> (R. Brown ex Turner) C. Agardh de Nouvelle-Calédonie .....	198
Fig. III.31. Position géographique de la Nouvelle-Calédonie .....	225
Fig. III.32. Méthodes de mesure du quadrat et du transect .....	227
Fig. III.33. Distribution des algueraies à <i>Sargassum</i> du Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie .....	232

Fig. III.34. Variations saisonnières de la biomasse des algueraies du Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie.....	234
Fig. III.35. Carte de distribution mondiale des taxons du genre <i>Sargassum</i> actuels durant la thèse pour les îles du Pacifique Sud.....	241
Fig. III.36. Carte de répartition mondiale non exhaustive des taxons de la section <i>Sargassum</i> (sous-genre <i>Sargassum</i> ) des îles du Pacifique Sud .....	242
Fig. III.37. Carte de répartition mondiale non exhaustive des taxons de la section <i>Binderianae</i> (sous-genre <i>Sargassum</i> ) des îles du Pacifique Sud .....	243
Fig. III.38. Carte de répartition mondiale non exhaustive des taxons de la section <i>Polycystae</i> (sous-genre <i>Sargassum</i> ) des îles du Pacifique Sud .....	244
Fig. III.39. Carte de répartition mondiale non exhaustive des taxons de la section <i>Ilicifoliae</i> (sous-genre <i>Sargassum</i> ) des îles du Pacifique Sud .....	245
Fig. III.40. Carte de répartition mondiale non exhaustive des taxons de la section <i>Zygocarpicae</i> (sous-genre <i>Sargassum</i> ) des îles du Pacifique Sud .....	246

#### **Chapitre IV. Discussion**

Fig. IV.1. Reconstitution du niveau marin depuis 450 000 ans.....	253
Fig. IV.2. Courants de surface moyens observés pour la ZEE de Nouvelle-Calédonie .....	255
Fig. IV.3. Vents moyens autour de la Nouvelle-Calédonie.....	255
Fig. IV.4. Circulation océanique schématique à grande échelle dans le Pacifique .....	257
Fig. IV.5. Circulation océanique moyenne de surface estimée à partir des données climatologiques CARS .....	257
Fig. IV.6. Synthèse phylogénétique de l'historique taxonomique des taxons actuels inclus dans les analyses <i>ITS-2</i> et <i>RubisCo</i> .....	264



## ***LISTE DES TABLEAUX***

### **Chapitre I. Introduction**

Tableau I.1. Définition des termes employés pour décrire les différents types de réceptacles .....	32
Tableau I.2. Synthèse bibliographique de la classification du genre <i>Sargassum</i> avant la thèse .....	39
Tableau I.3. Clef d'identification des sous-divisions du genre <i>Sargassum</i> avant la thèse .....	43
Tableau I.4. Diversité faunistique et floristique marines de Nouvelle-Calédonie.....	61

### **Chapitre II. Matériel et Méthodes**

Tableau II.1. Marqueurs génétiques et des amorces PCR testés, au cours de la thèse .....	73
--	----

### **Chapitre III. Résultats**

Tableau III.1. Synthèse de la classification traditionnelle de la section <i>Acanthocarpicae</i> .....	98
Tableau III.2. Détail des séquences utilisées dans le cadre de la révision de la section <i>Acanthocarpicae</i> .....	100
Tableau III.3. Nomenclature et données taxonomiques relatives aux taxons de la section <i>Acanthocarpicae</i> recensés dans la littérature pour les îles du Pacifique intertropical.....	102
Tableau III.4. Description morphologique des quatre taxons identifiés dans la section <i>Acanthocarpicae</i> pour les îles du Pacifique intertropical .....	107
Tableau III.5. Nombre de séquences et de taxons correspondant publiés sur la GenBank pour le genre <i>Sargassum</i> et pour les trois marqueurs étudiés au cours de la thèse .....	122
Tableau III.6. Liste des séquences identiques non reportées sur la Fig. III.6.....	126
Tableau III.7. Liste des abréviations et des localités correspondantes utilisées pour désigner l'origine géographique des taxons .....	127
Tableau III.8. Liste des séquences identiques non reportées sur la Fig. III.7.....	127
Tableau III.9. Liste des séquences identiques non reportées sur la Fig. III.8.....	128
Tableau III.10. Taxons inclus dans les analyses phylogénétiques des taxons de Polynésie française .....	136
Tableau III.11. Liste des amorces PCR utilisées dans l'étude des taxons de Polynésie française .....	137
Tableau III.12. Taxons listés dans la littérature disponible pour la Polynésie française.....	139
Tableau III.13. Liste des spécimens des collections disponibles pour la Polynésie française et les régions voisines étudiées .....	140
Tableau III.14. Description des morphotypes identifiés en Polynésie française.....	142
Tableau III.15. Synonymies proposées pour les espèces de Polynésie française.....	147
Tableau III.16. Taxons listés dans la littérature disponible pour les régions du Pacifique sud-ouest .....	162

Tableau III.17. Spécimens types supplémentaires considérés dans l'étude des taxons du Pacifique sud-ouest .....	165
Tableau III.18. Taxons inclus dans les analyses phylogénétiques des flores de <i>Sargassum</i> du Pacifique sud-ouest et références Genbank.....	167
Tableau III.19. Synonymies proposées dans le cadre de la révision des taxons de Nouvelle-Calédonie ... ..	188
Tableau III.20. Morphologie des taxons de Nouvelle-Calédonie.....	192
Tableau III.21. Affinités biogéographiques des espèces de Nouvelle-Calédonie .....	201
Tableau III.22. Description des habitats et surfaces de recouvrement des espèces de Sargassaceae constituant les algueraies du Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie.....	226
Tableau III.23. Surfaces et biomasses estimées de chacune des algueraies étudiées .....	231
Tableau III.24. Biomasse saisonnière moyenne par espèce et par algueraies du Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie.....	231
Tableau III.25. Biomasse moyenne et écarts-types en saisons chaude et froide .....	235
Tableau III.29. Régressions linéaires entre la biomasse et la surface de recouvrement des algueraies du Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie .....	235

#### **Chapitre IV. Discussion**

Tableau IV.1. Nombre d'épithètes de <i>Sargassum</i> listés dans la littérature et nombre de taxons actuels après révision taxonomique pour les îles du Pacifique Sud étudiées au cours de la thèse .....	262
Tableau IV.2. Abréviations utilisées dans la Fig. IV.6.....	265
Tableau IV.3. Références bibliographiques utilisées dans la Fig. IV.6.....	265
Tableau IV.4. Synthèse bibliographique de la classification du genre <i>Sargassum</i> après la thèse.....	276
Tableau IV.5. Clef d'identification des sous-divisions du genre <i>Sargassum</i> après la thèse .....	279

# AVANT-PROPOS

## 1. Contexte institutionnel

Les travaux de recherche qui ont conduit à cette thèse ont été effectués à l'Institut de recherche pour le Développement (IRD) à Nouméa dans l'équipe *Biogéographie tropicale marine* rattachée à l'Unité Mixte de Recherche 7138 *Systématique, Evolution, Adaptation*, sous la direction de Claude Payri (professeur des universités, en détachement à l'IRD) et de Marc Verlaque (chargé de recherche dans l'UMR6540 DIMAR, COM). L'université de rattachement est l'Université d'Aix-Marseille II, école doctorale Environnement Marin. Les travaux ont également été suivis par un comité de thèse composé de C. Payri, M. Verlaque, V. Stiger-Pouvreau (Maître de conférences, à l'Université de Bretagne Occidentale, Brest IUEM, LEBHAM EA 3877) et P. Borsa (Charge de recherche à l'IRD, UR128 CoRéUs, Nouméa).

La thèse a été financée principalement par un Prix d'Encouragement à la Recherche de la Province Sud de Nouvelle-Calédonie, bourse d'étude attribuée pour la période de la thèse, par le Ministère de l'Outre Mer et l'UMR7138. Ont également contribué financièrement à la thèse, le programme d'évaluation des ressources marines ZoNéCo (Zone Economique Exclusive de Nouvelle-Calédonie) via l'Agence de développement économique de la Nouvelle-Calédonie (Adécal), l'UMR6540, et l'ambassade de France à Suva. Plusieurs rapports d'activité et compte-rendus ont été régulièrement produits conformément aux termes de référence des diverses aides financières reçues (Mattio 2006a, 2006b, Payri et al. 2006, Mattio et Payri 2007, Mattio 2007).

## 2. Formations, missions, congrès

Grâce à cette thèse, j'ai pu assister à plusieurs formations dont un module du DEA *Biosciences de l'environnement chimie et santé* validé au début de la thèse (module statistique spatiale), des formations Photoshop/Illustrator et Espagnol à l'IRD de Nouméa, et une formation de plongée sous-marine professionnelle pour l'obtention du Certificat d'Aptitude à l'Hyperbarie classe IB au Centre d'Océanologie de Marseille (COM) en septembre 2006.

J'ai effectué plusieurs séjours scientifiques dans des Muséums pour l'examen de collections de *Sargassum* (Paris, France: PC, Lund, Suède: LD, Copenhague, Danemark: C, Suva, Fidji: SUVA-A), participé à des campagnes de récolte et d'observation sur le terrain en Nouvelle-Calédonie (sortie à la journée ou campagne embarquée 'BIODIP' à Bord du NO. ALIS), au Vanuatu (Expédition 'Santo 2006') et à Fidji (en collaboration avec les 'Marine Studies' de l'Université du Pacifique Sud à Suva).

Au cours de cette thèse j'ai également participé à plusieurs « Doctoriales » à Nouméa (Université de Nouvelle-Calédonie et Université de Polynésie française) en donnant des communications orales, au

congrès des doctorants de Marseille en avril 2006 (communication par voie d'affiche), à l'Evolutionary Biology Meeting (EMB) de Marseille en octobre 2006 (communication par voie d'affiche), au Forum BIODÉC (Biodiversité des Ecosystèmes Coralliens) organisé à Nouméa en novembre 2006 (communication par voie d'affiche), au XIXth International Seaweed Symposium de Kobe au Japon en avril 2007 (communication orale). J'ai également donné plusieurs séminaires concernant le genre *Sargassum* à Fidji et concernant la Flore terrestre endémique de Nouvelle-Calédonie à Lund en Suède. Enfin, j'ai participé à l'encadrement d'élèves de lycée dans le cadre des activités du Club Jeune IRD à Nouméa et animé des ateliers de sensibilisation à la flore marine dans le cadre des Journées de la Fête de la Science à l'IRD de Nouméa.

### **3. Organisation du manuscrit**

Ce manuscrit est organisé selon le format traditionnel d'une thèse et comprend un chapitre Introduction générale, un chapitre Matériel et Méthodes, un chapitre Résultats, un chapitre Discussion et un chapitre Conclusion et Perspectives, ils sont suivis par les Références bibliographiques et les Annexes. Le chapitre Résultats est composé de quatre parties comprenant cinq manuscrits (rédigés en langue anglaise) publiés, sous-presses, acceptés avec révision ou soumis, ainsi que des résultats supplémentaires non publiés.



***CHAPITRE I***  
***INTRODUCTION GENERALE***



## Prologue

*Sargassum* C. Agardh est un genre appartenant aux Phaeophyceae (« algues brunes ») décrit par C. Agardh en 1820. Ce genre est réparti mondialement et reconnu comme un des plus diversifiés de l'ordre des Fucales. Il est particulièrement bien représenté dans le Pacifique tropical et intertropical où il forme de grandes algueraies structurant un habitat essentiel pour de nombreux animaux et macro- ou micro-phytes. Certaines espèces représentent un intérêt économique, en particulier dans les pays asiatiques où elles sont exploitées par les industries agro-alimentaire, textile, cosmétique et pharmaceutique. Néanmoins, avec près d'un millier de taxons décrits depuis 200 ans, identifier une espèce de *Sargassum* est une tâche souvent difficile. Le genre repose sur une classification complexe et ancienne que plusieurs auteurs recommandent fortement de réviser. La Nouvelle-Calédonie est répertoriée comme un des « hot-spots » de la biodiversité du genre *Sargassum*, pourtant les listes d'espèces disponibles pour cette région sont une compilation de travaux anciens et restreints géographiquement. La situation est comparable dans les régions voisines.

**Le but principal de la thèse était de réexaminer la diversité du genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie dans son contexte biogéographique indopacifique, en révisant en profondeur la taxonomie par une double approche morphologique et moléculaire.**

## 1. Cadre conceptuel

### 1.1. Pourquoi une étude taxonomique ?

La taxonomie est la science qui permet de décrire, nommer et classer les organismes vivants; elle est essentielle à l'inventaire et à la compréhension de la biodiversité. Elle représente un outil indispensable à toute étude systématique et phylogénétique dont le but est d'organiser les organismes vivants en groupes cohérents et de comprendre les relations évolutives entre chacun de ces groupes. Connaître et décrire les organismes suffisamment en détails est nécessaire afin (i) de pouvoir les identifier et les classer correctement, (ii) d'étudier leur biologie et leur écologie, et de comprendre leur distribution géographique, (iii) d'évaluer les points chauds de biodiversité et définir les régions d'intérêt pour la conservation, mais également (iv) de sélectionner les espèces présentant un intérêt économique. Une identification incorrecte entraîne des erreurs sur la quantification de la biodiversité, la description des patrons de distribution des espèces, la description des processus biologiques et écologiques, la définition des zones de conservation, ou enfin une mauvaise sélection de l'espèce renfermant la molécule à exploiter.



## 1.2. Pourquoi les sargasses ?

Il existe selon moi trois raisons principales d'étudier le genre *Sargassum* C. Agardh: (i) son intérêt en tant que modèle taxonomique, (ii) son importance écologique, et (iii) son potentiel économique.

Les sargasses appartiennent à l'ordre des Fucales qui est un des plus diversifiés de la classe des Phaeophyceae (« algues brunes »). Avec près de 1000 taxons décrits (Guiry et Guiry 2008), *Sargassum* représente le genre le plus riche de l'ordre des Fucales. Néanmoins, la taxonomie du genre *Sargassum* est mal connue. Les espèces sont très polymorphes et les identifier est souvent complexe et hasardeux. La systématique du genre est ambiguë et nécessite d'être profondément révisée (Abbott 1992, Stiger et al. 2003, Phillips et al. 2005). Les difficultés taxonomiques et les récentes remises en question de la classification traditionnelle font du genre *Sargassum* un genre particulièrement intéressant d'un point de vue systématique et représentent un défi dans la recherche de caractères discriminants.

Par ailleurs, les sargasses structurent un des habitats benthiques majeurs des régions tropicales et intertropicales à l'instar des forêts de Fucales et de laminaires des régions tempérées (Kilar et al. 1992). Elles jouent un rôle important voire essentiel dans le cycle de vie de différentes espèces marines (nurseries, nourriture, habitat, refuge). Connaître la diversité spécifique de ces algues, leur étendue et leur biomasse est indispensable pour les gestionnaires des espaces naturels.

Enfin, les sargasses constituent un revenu économique non négligeable dans plusieurs pays asiatiques où certaines espèces sont exploitées pour les industries textile et agroalimentaire (Prud'homme van Reine 2002) ou consommées directement (ex. *S. fusiforme*). De nombreuses études ont également montré la présence chez certaines espèces, de molécules actives qui intéressent les industries cosmétique et pharmaceutique (Smit 2004). Il est alors important de savoir identifier et localiser précisément les espèces d'intérêt.

## 1.3. Pourquoi la Nouvelle-Calédonie et les îles du Pacifique Sud?

Le genre *Sargassum* est très largement distribué et diversifié dans les régions de l'Indo-Pacifique, notamment dans le Pacifique ouest. La Nouvelle-Calédonie offre une grande variété d'habitats récifaux, lagunaires et côtiers, abritant une importante biodiversité (Payri et Richer de Forges 2007). Sa position géographique particulière, à la limite entre la zone intertropicale et tempérée et intermédiaire entre la côte Pacifique de l'Australie (influence continentale) et les îles coralliennes du Pacifique (influence océanique), fait de la Nouvelle-Calédonie un site privilégié pour l'étude de la distribution des espèces marines en général et des sargasses en particulier. Plus de 45 taxons appartenant au genre *Sargassum* ont été signalés en Nouvelle-Calédonie. Il s'agit néanmoins d'études anciennes, basées sur des collections fragmentaires et géographiquement limitées, ne représentant sans doute qu'une partie de la diversité réelle du genre dans la région. La nécessité de réviser ces listes

d'espèces et d'élargir l'investigation à d'autres sites est évidente et indispensable à l'inventaire de la biodiversité de la région. La Nouvelle-Calédonie est reconnue comme un des points chauds de la biodiversité (Myers et al. 2000) et appartient à la province biogéographique Indopacifique dont le centre de plus forte diversité spécifique se situe dans le triangle Philippines, Malaisie Salomon. Dans l'océan Pacifique la richesse spécifique de la plupart des groupes biologiques suit un gradient décroissant d'ouest en est (Véron 1995, Palumbi 1997). Cette règle s'applique également au genre *Sargassum* (Phillips 1995). Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer les patrons de distribution des espèces de *Sargassum* le long de ce gradient (Phillips 1995). Cependant, les listes d'espèces disponibles pour les îles du Pacifique sud sont à l'image de celles disponibles pour la Nouvelle-Calédonie et doivent être révisées avant qu'une description précise de leur distribution géographique ne puisse être proposée et discutée.

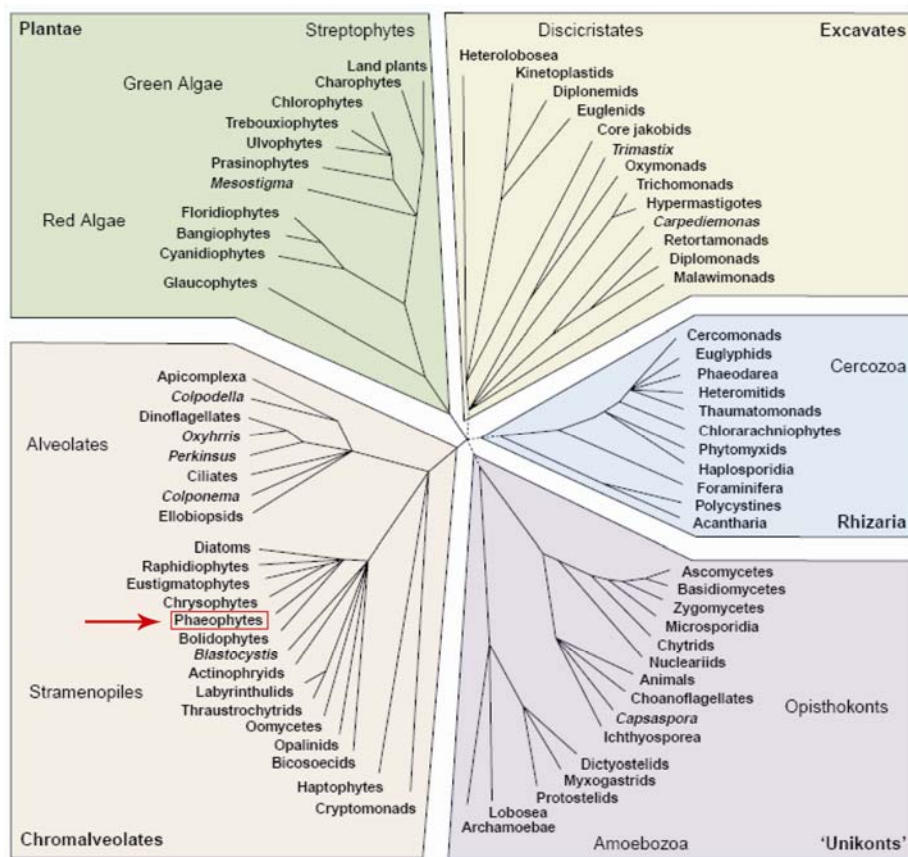
## 2. Présentation du genre *Sargassum*

### 2.1. Place des sargasses dans l'arbre du vivant.

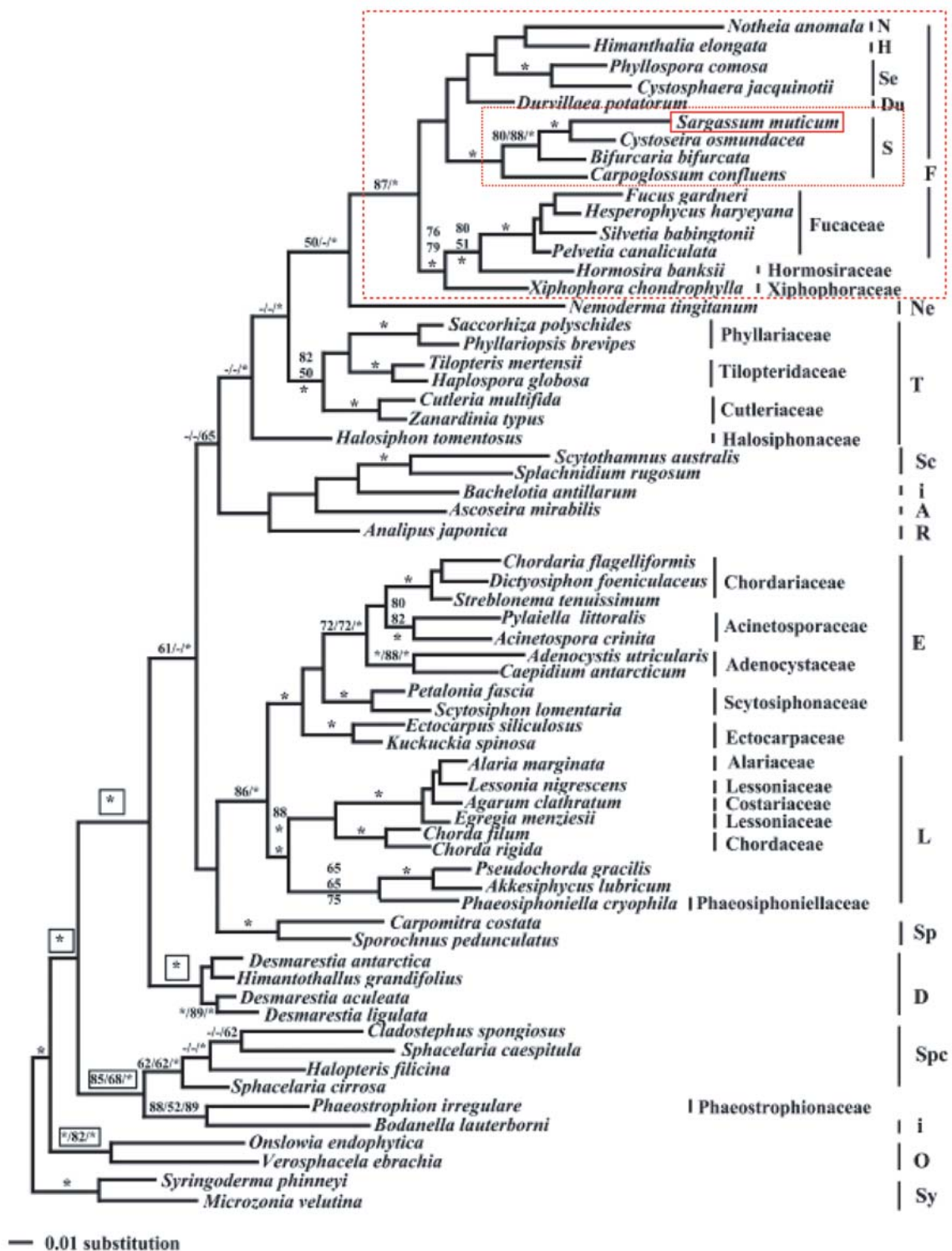
De par leur couleur brune et leur habitat aquatique, les sargasses ont longtemps été attribuées à un groupe appelé « algues brunes ». De récentes études ont montré que les organismes traditionnellement appelés « algues rouges » et « algues vertes » appartiennent au règne des Plantae alors que ceux traditionnellement appelés « algues brunes » appartiennent au règne des Chromalvéolées (Keeling 2005, Fig. I.1). L'ensemble est polyphylétique et le terme « algue » n'a donc aucun sens phylogénétique (Reviere 2002). Néanmoins, ce terme est toujours couramment employé pour des raisons évidentes de compréhension, à la fois par le *vulgum populéum* mais aussi par les scientifiques de la discipline. En l'absence d'autre terme approprié, le terme « algue » est utilisé ici pour désigner l'ensemble des organismes inféodés aux zones humides, le plus souvent photosynthétiques, possédant de la chlorophylle *a*, traditionnellement inclus au sein des Rhodophyceae, Chlorophyceae et Phaeophyceae et étudiés par des phycologues (Reviere 2002).

Les Phaeophyceae constituent un ensemble monophylétique appartenant au règne des Chromalveolata (Keeling 2005), l'infra-règne des Heterokonta (aussi appelé Stramenopiles) et l'embranchement des Ochrophyta (Fig. I.1). Au sein des Phaeophyceae, le genre *Sargassum* appartient à l'ordre des Fucales et à la famille des Sargassaceae (Rousseau et al. 2001, Cho et al. 2006, Phillips et al. 2008a, b) (Fig. I.2). La classification des sargasses dans l'arbre du vivant est donc le suivant: Empire: *Eukaryota* / Règne: *Chromalveolata* / Sous règne: *Chromobiota* / Infra règne: *Heterokonta (Stramenopiles)* / Phylum: *Ochrophyta* / Classe: *Phaeophyceae* / Ordre: *Fucales* / Famille: *Sargassaceae* / Genre: *Sargassum*. Enfin le genre *Sargassum* est couramment divisé en quatre sous-genres (*Arthrophyucus* J. Agardh, *Bactrophyucus* J. Agardh, *Sargassum* et *Phyllotrichia* (Areschoug) J. Agardh) (J. Agardh

1889) eux même encore sous-divisés en plusieurs sections, sous-sections, séries et groupes d'espèces (cf. chapitre I.3.4).



**Fig. I.1.** Arbre de vie (*Tree of Life*) des eucaryotes montrant la position des Phaeophyceae, proposé par Keeling et al. (2005) sur la base de phylogénies moléculaires et autres caractères moléculaires, ainsi que des données morphologiques et biochimiques. Sur cette figure, les Phaeophyceae (Phaeophytes) appartiennent aux Stramenopiles positionnées au sein du super-groupe des Chromalveolées (Chromalveolates).



**Fig. I.2.** Position du genre *Sargassum* au sein des Phaeophyceae, d'après une reconstruction phylogénétique Bayésienne basée sur l'alignement de séquences *rbcL* représentant les ordres et familles de la classe des Phaeophyceae (d'après Phillips et al. 2008b). A, Ascoseirales; D, Desmarestiales; Du, Durvillaeaceae; E, Ectocarpales; F, **Fucales**; i, *incertae sedis*; H, Himantaliaceae; L, Laminariales; N, Notheiaceae; Ne, Nemodermatales; O, Onslowiales; R, Ralfsiales; **S, Sargassaceae**; Sc, Scytothamniales; Se, Seirococcaceae; Sp, Sporochneales; Sphacelariaceae; Sphacelariaceae; Phaeostrophionaceae; i, *incertae sedis*; O, Onslowiales; Sy, Syringodermatales; T, Tilopteridales.

## 2.2. Biologie et écologie

### 2.2.1. Mode de vie et reproduction

Les espèces du genre *Sargassum* sont pérennes, ce sont soit des hémiphanérophyles, soit des hémicryptophytes *sensu* Feldmann (1937), c'est-à-dire que seule une partie de la plante est pérenne. Il s'agit du système de fixation, dans le cas des hémicryptophytes, et de(s) axe(s) principal(ux) avec ou sans une partie des rameaux, dans le cas des hémiphanérophyles. A la saison suivante, la plante régénère la fraction perdue. Le cycle de vie du genre *Sargassum* est digénétique haplodiplontique. Les individus adultes sont monoïques ou dioïques, ce sont des sporophytes (2n chromosomes) qui produisent des organes reproducteurs spécialisés appelés réceptacles. Chaque réceptacle contient de nombreux conceptacles qui abritent les organes reproducteurs mâles ou anthéridies (producteurs de gamètes mâles ou anthérozoïdes ou spermatozoïdes) et/ou les organes reproducteurs femelles ou oogones (producteurs de gamètes femelles ou oosphères). Plusieurs oogones sont produites par conceptacle femelle. Le noyau de chaque oogone se divise trois fois pour produire 8 oosphères à n chromosomes, 7 d'entre elles dégénèrent après la fécondation (Chapman et Chapman, 1973). Les oosphères sont ensuite libérées par rupture de la paroi cellulaire des oogones (Bold et Wynne, 1978). De nombreuses anthéridies se développent dans un conceptacle mâle. Chaque anthéridie produit généralement 64 anthérozoïdes biflagellés qui sont libérés dans le milieu. Ils se déplacent par chimiotactisme, attirés par les substances excrétées par les oosphères (Brawley et Johnson 1992; Maier et al. 1992; Maier et Clayton 1993). Après fécondation, les zygotes se forment à la surface des réceptacles (Yoshida, 1983). Les zygotes germent pour donner des plantules portant 8 à 16 rhizoïdes, qui une fois libérées, sédimentent rapidement et se fixent à un substrat dur dans un rayon d'environ un mètre du thalle parental (Stiger et Payri 1999a, b).

De rares cas de multiplication végétative ont été recensés pour des espèces du sous-genre *Sargassum*. C'est le cas de *S. stolonifolium* (= *S. plagiophyllum*) qui produit en milieu battu des rameaux rampant analogues à des stolons. Ces rameaux stolonifères produisent des crampons secondaires, à partir desquels de nouveaux thalles se développent (Phang et Yoshida 1997). *Sargassum natans* (= *S. bacciferum*), espèce structurant l'écosystème pélagique connu sous le nom de « Mer des Sargasses », se multiplie également de façon végétative par fragmentation (Børgesen 1914; Farlow 1914 et Kilar et al. 1992).

### 2.2.2. Habitat

En milieu tropical ou intertropical, les sargasses peuvent coloniser une grande diversité d'habitats depuis la zone intertidale côtière jusqu'au récif-barrière. Dans les écosystèmes coralliens du Pacifique, elles forment des populations denses ou éparées sur les platiers côtiers, sur les platiers frangeants d'îlots, sur les fonds de lagon jusqu'à 30 m de profondeur, et sur le récif-barrière jusqu'à plus de cinquante de mètres de fond (- 56 m dans le cas de *S. turbinarioides* à l'île des Pins, Nouvelle-

Calédonie). *Sargassum hawaiiensis* a été décrite à partir de spécimens collectés dans des dragages effectués à plus de 200 m de fond, néanmoins ces spécimens pourraient être des individus en épave provenant de récifs moins profonds (De Wreede et Jones 1973). Les sargasses se développent sur tous types de substrats durs: des fonds rocheux plus ou moins ensablés ou envasés, des fonds détritiques, dans les anfractuosités des récifs et sur les enrochements artificiels.

### 2.2.3. Variations saisonnières

La diversité des données publiées montre que les maxima et minima de biomasse varient avec les espèces et les régions considérées (Hurtado et Ragaza 1999, Cordero 1981). D'après De Wreede (1976) et McCourt (1984), les espèces des régions intertropicales et subtropicales présentent généralement un pic d'abondance pendant la saison froide et un minimum pendant la saison chaude. Cette tendance a été confirmée par Stiger et Payri (1999a, b) pour les espèces de Polynésie française où les valeurs de biomasse les plus fortes sont observées durant la saison froide australe (avril à octobre) et les plus faibles durant la saison chaude australe (novembre à mars). L'inverse a toutefois été observé aux Antilles pour *S. polyceratium* avec des densités et des tailles d'individus corrélées positivement avec la température (De Ruyter van Steveninck et Breeman 1987).

### 2.2.4. Mode de dispersion

Il existe deux modes de dispersion chez *Sargassum*: une dispersion marginale (ou à courte distance) et une dispersion à longue distance. Stiger et Payri (1999b) ont estimé que le rayon de dispersion des zygotes autour des spécimens adultes n'excédait généralement pas 1 m. L'installation des nouvelles recrues semble toutefois influencée par le sens du courant au moment de la libération des zygotes (Norton et Fetter 1981, Stiger et Payri 1999a, b). Cette dispersion relativement limitée contraste avec la large répartition des espèces du genre dans le monde. D'après Deysher et Norton (1982), la dérive de rameaux fertiles de *Sargassum muticum* serait responsable de la dispersion à longue distance de cette espèce. Des rameaux ou des individus entiers peuvent être arrachés au récif et ainsi dériver sur de longues distances grâce à la présence des vésicules aérifères sur les rameaux secondaires. Des auteurs ont rapporté que des espèces du genre *Sargassum* pourraient dériver sur des distances de 600 à 900 km (voir Norton 1992 pour une revue) voire même 7 000 km (Van den Hoek 1987). Des fragments fertiles pourraient libérer des zygotes à leur arrivée dans une nouvelle localité, et des individus non-fertiles pourraient le devenir en cours de route. Les travaux de Stiger et Payri (2001) ont montré que des individus ou des fragments dérivant de *Turbinaria ornata*, genre frère de *Sargassum*, peuvent rester fertiles pendant plusieurs semaines. Cette hypothèse a été avancée pour expliquer l'extension depuis les années 85 de l'aire de répartition de *T. ornata* en Polynésie française (Payri et N'Yeurt 1997, Stiger et Payri 1999a, b, Martinez et al. 2007).



**Fig. I.3.** Morphologie générale d'un thalle de sargasse (ici *Sargassum spinuligerum*) montrant un crampon (C), des axes principaux ( $A_p$ ), des rameaux primaires ( $A_1$ ), des rameaux secondaires ( $A_2$ ), des rameaux foliacés ou feuilles (F), des vésicules (V) et des réceptacles (R).

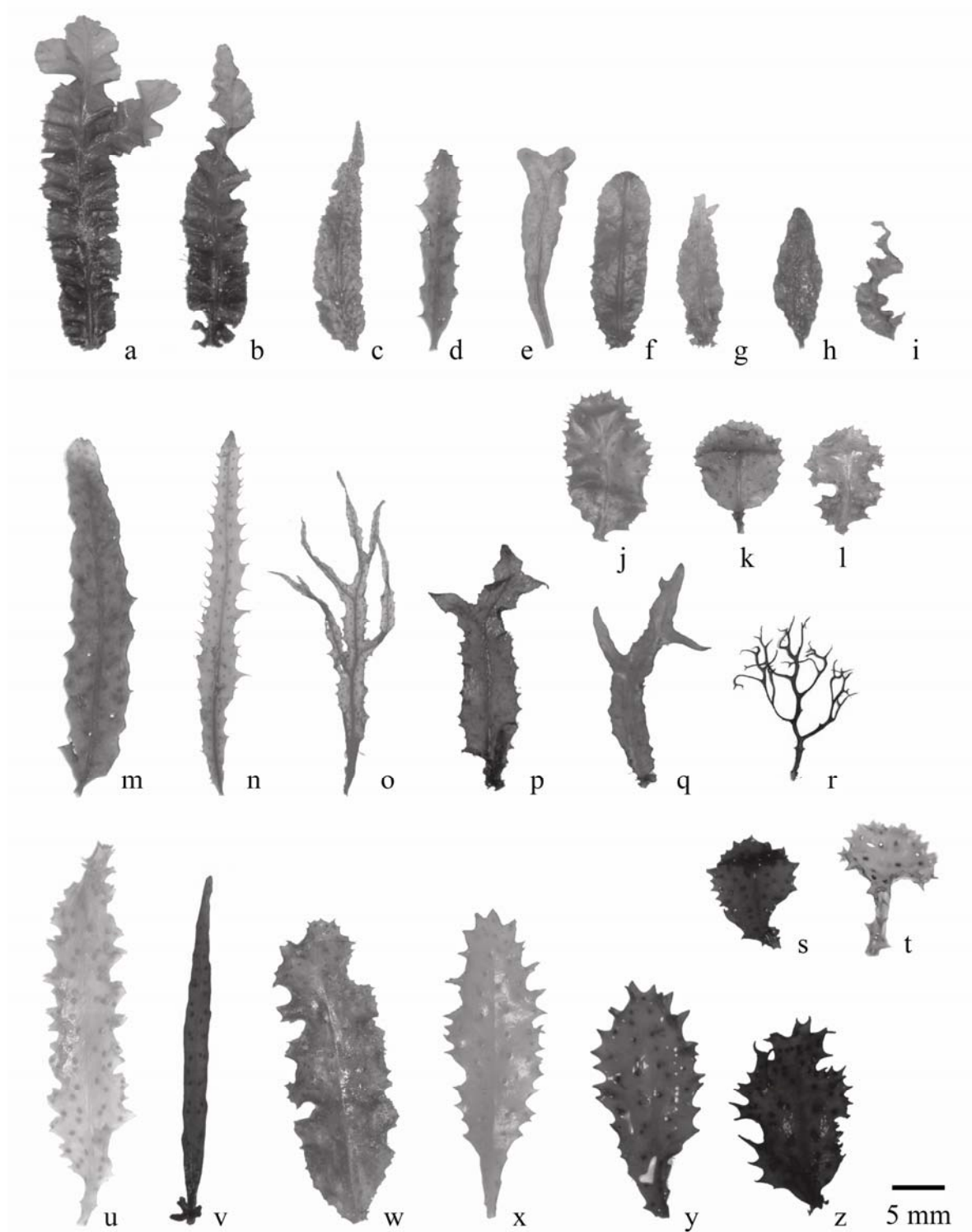
### 2.3. Diversité morphologique

Le genre *Sargassum* est le groupe le plus différencié des Fucales (Yoshida 1983). Il est caractérisé par un appareil végétatif qui se compose d'un appareil de fixation (crampon), d'un ou plusieurs axes principaux et de ramifications de plusieurs ordres dont les terminales peuvent être différenciées en appendices foliacés ou 'feuilles', en vésicules aérifères ou aérocytes et en réceptacles (organes reproducteurs) (Fig. I.3). Le thalle peut être d'allure générale allongée, étoffée ou trapue, il peut mesurer quelques centimètres dans les zones battues et jusqu'à 2 m de haut dans les zones calmes. Des individus de *S. muticum* ont montré des thalles atteignant 8 à 10 m de long (Jupin 1989).

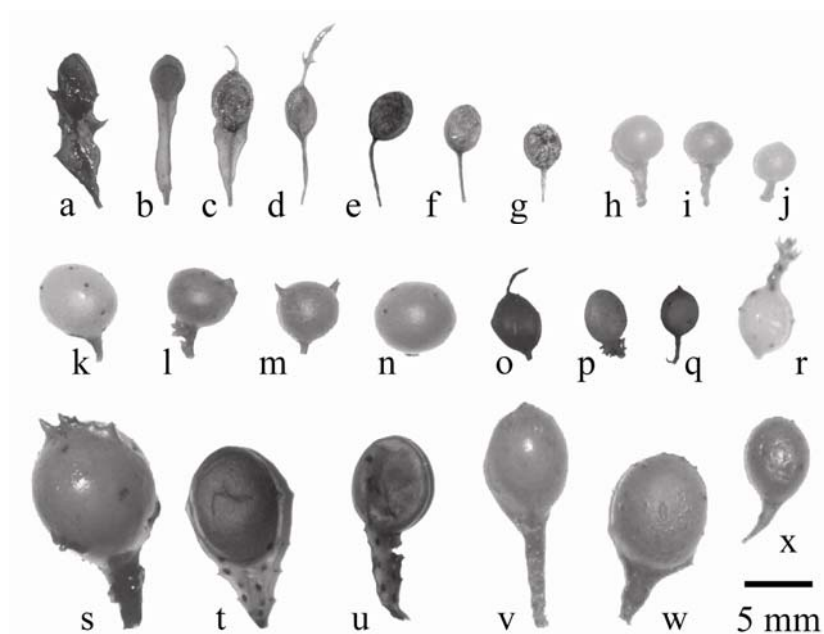
Le crampon est discoïde, conique ou rhizoïdal et ne pénètre pas le substrat. Les axes principaux pérennes sont cylindriques ou aplatis et courts, ils portent les cicatrices des rameaux caducs. Les rameaux primaires sont lisses ou épineux, de section ronde ou aplatie, et ramifiés de façon distique ou alterne. Chez certaines espèces, des rameaux primaires peuvent être différenciés en rameaux rampant analogue à des stonlon et portant des haptères (= crampons) secondaires. La forme des feuilles est très diversifiée (Fig. I.4). Elles peuvent être simples, bifides ou divisées de nombreuses fois, rondes, spatulées, turbinées, lancéolées, ovales ou linéaires ou de toutes formes intermédiaires. La base des feuilles est ronde ou atténuée, symétrique ou non. Le pédoncule est inexistant ou de longueur variable, cylindrique ou aplati, épineux ou lisse. La marge de la feuille peut être inerme (= lisse), finement serrulée (= finement denté) ou profondément dentée, elle peut être simple ou dédoublée. La nervure peut être courte et épaisse ou plus fine et atteindre l'apex, lequel peut être pointu, arrondi ou tronqué, simple ou avec une dépression (= « *cup-shaped* »). Les cryptostomates (= cryptes pilifères), de taille et de nombre variables, sont dispersés sur la surface de la feuille ou alignés en un ou plusieurs rangs de chaque côté de la nervure. Les vésicules aérifères (= aérocytes) peuvent être sphériques, ovales ou très allongées; elles sont mutiques (= lisses) ou surmontées d'un mucron fin ou foliacé, de pointes latérales (= « *ear-like spines* ») ou d'une expansion en couronne. Les vésicules sont portées par un pédoncule (= « *petiole* » ou « *pedicel* ») de taille variable, cylindrique, aplati ou foliacé (Fig. I.5). Chez certaines espèces, les vésicules peuvent apparaître dans la partie médiane d'une feuille, elles sont alors appelées phyllocystes.

Les réceptacles sont solitaires ou en bouquets, simples, ramifiés, pourvus ou non de vésicules et de feuilles de taille réduite (= réceptacles mixtes), lancéolés ou linéaires, lisses ou épineux, de section ronde ou aplatie. Les réceptacles sont dits zygo carpiques, acantho carpiques ou malaco carpiques, qualifiés de carpo phylles ou pseudo carpo phylles, disposés en cymes, en racèmes ou en glomérules (Tableau I.1). Dans le cas d'une espèce dioïque, un dimorphisme mâle/femelle peut être présent avec des réceptacles mâles souvent élancés et des réceptacles femelles plus courts et trapus (Fig. I.6 et I.7). Le dimorphisme sexuel peut concerner l'ensemble du thalle.

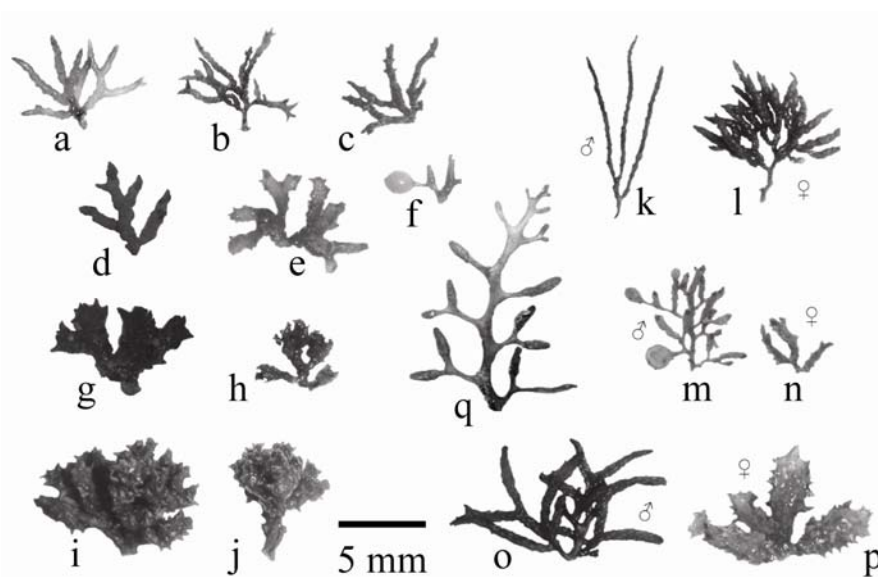




**Fig. 1.4.** Morphologie des feuilles (sous-genre *Sargassum*). Formes: simple (ex. c, m, u), bifide (ex. e), trifide (ex. a, p), divisée plusieurs fois (ex. o, q, r); ronde (ex. k), spatulée (ex. s, x, y), turbinée (ex. t), lancéolée (ex. b, c), ovale (ex. h), oblongue (ex. f, j, w), linéaire (ex. n, v); ondulée (ex. a, j, w) ou droite en vue latérale (ex. n, v, x). Base ronde (ex. a, k) ou atténuée (ex. e, n, x), symétrique (ex. v, x) ou asymétrique (ex. p, s, z). Marge inerme (ex. e, v), finement serrulée (ex. d, p, w), profondément dentée (ex. u, x, y); simple (ex. c, n, w), dédoublée (ex. t, y). Apex pointu (ex. c, v), arrondi (ex. f, j, s); simple (ex. d, m) ou avec une dépression (ex. j, k).



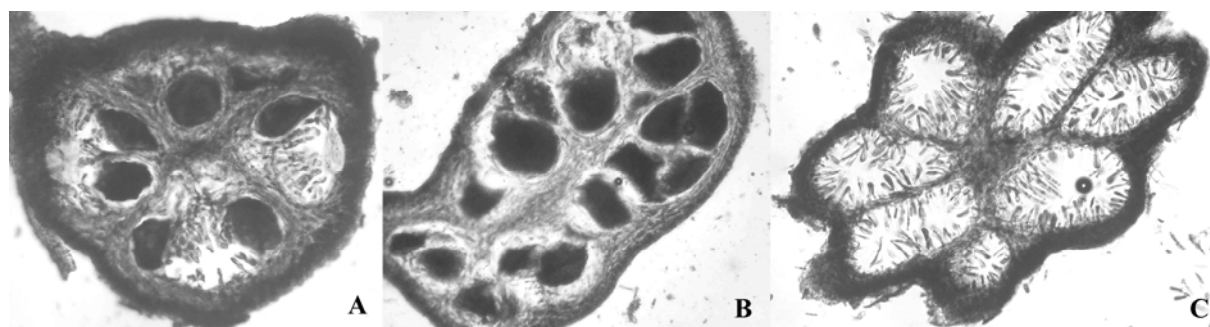
**Fig. I.5.** Morphologie des vésicules (sous-genre *Sargassum*). Vésicule sphérique (ex. h, n, s), ovale (ex. c, t, v); mutique (ex. e, k, p), surmontée d'un mucron fin (ex. c, o, q), formant deux pointes latérales (ex. m), foliacé (ex., d, r), expansion en couronne (ex. t). Pédoncule de taille variable cylindrique (ex. g, m, q), aplati (ex. v, x) ou foliacé (ex. a, c, u).



**Fig. I.6.** Morphologie des réceptacles (sous-genres *Sargassum* et *Phyllotrichia*). Réceptacle lancéolé (ex. f, q) ou linéaire (ex. a, k), lisse (ex. a, l) ou épineux (ex. c, g, p), section ronde (ex. b, o) ou aplatie (ex. e, p); arrangées en cyme (ex. a, h, o), en racème (ex. q) ou en glomérule (ex. i, j). Réceptacles zygothéciaux (ex. m, f), acanthocarpiaux (ex. h, i, p) ou malacocarpiaux (ex. a, k, o). Exemple de dimorphisme sexuel mâle/femelle (k/l, m/n, o/p).

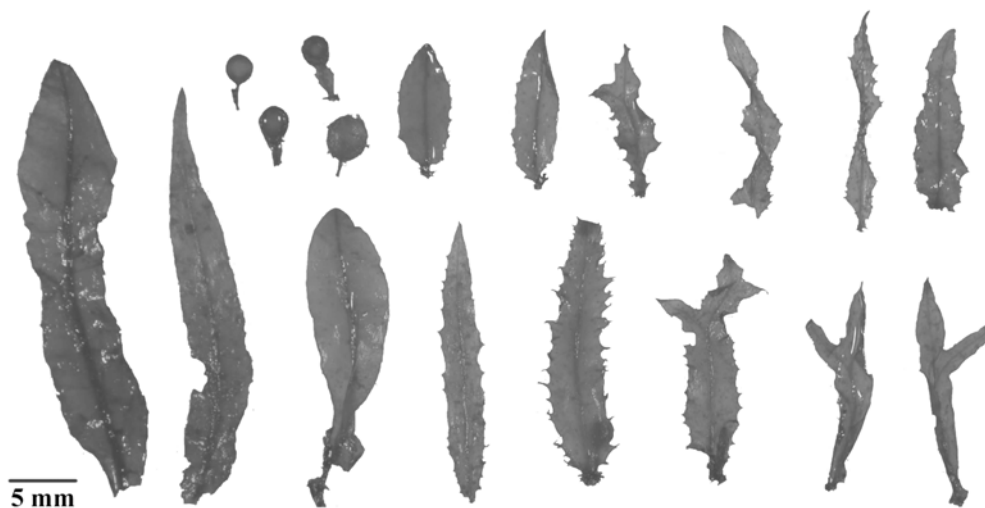
**Tableau I.1.** Définition des termes employés pour décrire les différents types de réceptacles.

Acanthocarpique	Du grec <i>akanta</i> («épine, piquant») et <i>carpo</i> (= « fruit »). Organes reproducteurs portant des épines.
Carpophylle	Du grec <i>carpo</i> (= « fruit ») et <i>pullon</i> (= « feuille »). Organes reproducteurs portant des feuilles.
Cyme	Du latin <i>cymosus</i> (= « riche en pousses »). Organes reproducteurs simples définis (ou sympodiaux), aplatis ou arrondis, en panicules.
Glomérule	Du latin <i>glomerulus</i> (= « en peloton »). Organes reproducteurs en petits amas denses.
Malacocarpique	Du grec <i>malakos</i> («molesse, mou») et <i>carpo</i> (= « fruit »). Organes reproducteurs dont l'aspect peut être qualifié de mou ou verruqueux.
Panicule	Organes reproducteurs composés, formant une ou plusieurs grappes sur un axe simple.
Pseudocarpophylle	Du grec <i>pseudēs</i> (= « faux, mensonger »), <i>carpo</i> (= « fruit ») et <i>pullon</i> (= « feuille »). Faux organes reproducteurs carpophylles.
Racème	Du latin <i>racemosus</i> (= « en grappe »). Organes reproducteurs non branchés regroupés en grappes.
Zygocarpique	Du grec <i>zygon</i> (= « attelage, paire ») et <i>carpo</i> (= « fruit »). Organes reproducteurs associés à des feuilles ou des vésicules de taille réduite.



**Fig. I.7.** Coupes transversales de réceptacles (x100) montrant (A) un réceptacle bisexuel avec des conceptacles contenant anthéridies et oogones, (B) un réceptacle femelle avec des conceptacles contenant uniquement des oogones et (C) un réceptacle mâle avec des conceptacles contenant uniquement des anthéridies.

Ces caractères morphologiques peuvent présenter une forte plasticité morphologique intra-spécifique, soit entre différentes populations (Fig. I.8), ou au sein d'une même population ou sur un même individu. Kilar et Hannisak (1989) ont distingué 47 morphotypes dans une seule population de *S. polyceratium* en Floride. Ils ont également noté un certain nombre de variations morphologiques en fonction des saisons, du type d'habitat et du mouvement des eaux. Dans un article de synthèse sur la variabilité phénotypique du genre *Sargassum*, Kilar et al. (1992) soulignent l'influence des conditions environnementales, de l'âge et de la période de reproduction sur la taille, la forme et l'aspect des feuilles. Selon ces auteurs, les caractères morphologiques d'une espèce peuvent présenter des variations temporelles et spatiales (environnementales et géographiques), à l'échelle des individus (intra-individuelles) et à l'échelle des populations (inter-individuelles).



**Fig. I.8.** Variabilité intra-spécifique de la morphologie des feuilles et des vésicules, exemple de *Sargassum spinuligerum* en Nouvelle-Calédonie, d'après Mattio 2006a.

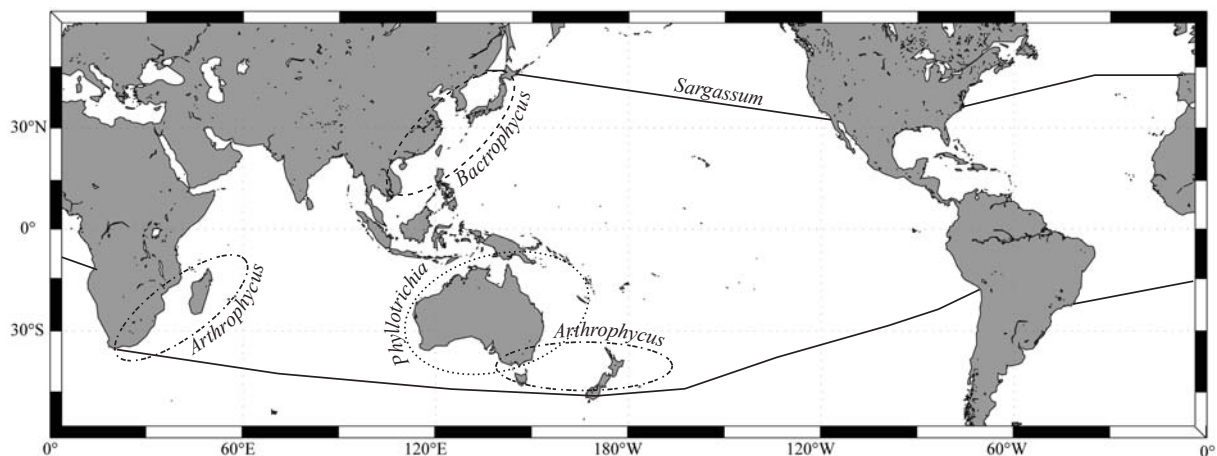
#### 2.4. Répartition géographique

Les premières études sur la distribution géographique des sargasses datent des années 30 avec les travaux de Okamura (1932) et Setchell (1935a, b). Okamura (1932) recense 175 espèces de sargasses et trouve une diversité spécifique maximale dans l'archipel malais et en Australasie. Setchell (1935a, b) recense environ 200 espèces de sargasses distribuées dans les régions intertropicales et subtropicales de tous les océans du monde. Cette répartition a depuis été confirmée par plusieurs auteurs (Yoshida 1989b, Guiry et Guiry 2008) (Fig. I.9) et *Sargassum* est reconnue comme un des genres les plus communs des régions intertropicales du Pacifique (Nizamuddin 1962, Phillips 1995). Le genre est présent dans la plupart des îles du Pacifique et montre une diversité spécifique croissante d'est en ouest. La Nouvelle-Calédonie, l'Australie, l'Indonésie, la Malaisie, les Philippines, la Chine et le Japon sont reconnus comme les régions du Pacifique abritant la plus grande diversité de taxons (Phillips 1995). D'après le travail bibliographique de Phillips (1995), les sous-genres les moins diversifiés seraient *Arthrophyucus* et *Phyllotrichia* avec respectivement 7 et 15 espèces restreintes au Pacifique ouest précisément en Nouvelle-Zélande, en Australie, en Nouvelle-Calédonie et aux Philippines. Le sous-genre *Bactrophyucus*, plus riche, serait concentré dans l'hémisphère nord en Asie du sud-est principalement, alors que le sous-genre *Arthrophyucus* serait restreint à l'hémisphère sud (Setchell 1935a, Yoshida 1983). Le sous-genre *Sargassum* est de loin le sous-genre le plus riche et le plus largement distribué avec 110 espèces dans le Pacifique (Phillips 1995).

Toujours selon Phillips (1995), le taux d'endémisme du sous-genre *Sargassum* dans le Pacifique s'élèverait à 60%. Ce résultat contraste avec la large aire de répartition du sous-genre dans le Pacifique. D'ailleurs Phillips (1995) souligne que les régions les plus riches en espèces présentent un taux d'endémisme inférieur aux régions montrant une faible diversité spécifique. A Hawaii, aux îles

Galápagos et en Polynésie française par exemple, Phillips (1995) recense une diversité faible mais un taux d'endémisme proche de 100%. D'après l'auteur, ces résultats s'accordent avec le modèle de vorticit   propos   par Jokiel et Martellini (1992) pour expliquer la r  partition biog  ographique des coraux. Le mod  le de vorticit   sugg  re que la diversit   est accumul  e    l'ouest du Pacifique sous l'influence des courants oc  aniques, alors qu'elle est att  nu  e    l'est par l'isolement g  ographique de ces   les (faible connectivit   avec les autres r  gions) (Ladd 1960). D'apr  s Phillips (1995), les courants du Pacifique et les mod  les de biog  ographie de dispersion et de vorticit   sugg  rent une dispersion d'est en ouest    travers le Pacifique, la baie de Californie repr  sentant le point d'origine potentiel du sous-genre *Sargassum*, et l'Australie un centre d'accumulation d'esp  ces. Cela implique que les flores du Pacifique ouest pourraient   tre compos  es d'entit  s originaires du Pacifique est et du Pacifique central.

Si ces patrons de distribution g  n  rale refl  tent probablement la r  partition du genre, la description de la distribution des esp  ces semble plus incertaine. Les listes d'esp  ces disponibles pour les diff  rentes r  gions du Pacifique sont souvent anciennes et incompl  tes. Elles ont   t     tablies ind  pendamment les unes des autres et ne refl  tent pas la diversit   locale. Les r  centes r  visions de la taxonomie et de la nomenclature, l'acc  s    des collections plus repr  sentatives de la polymorphie des esp  ces et l'av  nement des analyses ADN poussent    reconsid  rer ces listes dans leur contexte biog  ographique. Une r  vision taxonomique des listes d'esp  ces disponibles pour chaque r  gion appara  t indispensable pour d  crire des patrons de distribution plus justes.



**Fig. I.9.** Carte de r  partition mondiale des sous-genres du genre *Sargassum* d'apr  s la litt  rature.

### 3. Etat des lieux de la taxonomie du genre *Sargassum*

En botanique, bien que de nombreux genres soient divis  s en sous-genres, il en existe peu regroupant suffisamment d'esp  ces pour justifier l'utilisation de sous-divisions d'ordres inf  rieurs. Dans le cas du

genre *Sargassum*, les centaines d'espèces attribuées à un même sous-genre sont traditionnellement classées en sections, sous-sections, séries et groupes d'espèces.

### 3.1. Historique

Les premières espèces de sargasses, originellement attribuées au genre *Fucus* Linnaeus, ont été décrites par Linnaeus (1753) (*F. natans* Linnaeus, *F. acinarium* Linnaeus, *F. lendigerus* Linnaeus), puis par Turner (1808-1811) (36 espèces). Le genre *Sargassum* a été établi par C. Agardh (1820) qui a été le premier à poser les fondations d'un nouveau système de classification des « algues ». Le genre *Sargassum* est le premier listé dans son ordre des *Fucoidea* et recense 62 espèces divisées en sept groupes (non-nommés), selon les caractères morphologiques suivants: (i) réceptacles axillaires et feuilles entières, (ii) réceptacles axillaires et feuilles pinnatifides, (iii) vésicules et feuilles de petite taille (*Microphylla*), (iv) réceptacles terminaux, (v) vésicules ailées et feuilles spatulées et enflées, (vi) rameaux aplatis, foliacés pinnatifides, et vésicules et réceptacles axillaires, (vii) feuilles sans nervure, réceptacles marginaux, fixés aux feuilles et capsules solitaires dans chaque tubercule. Deux de ces groupes seront par la suite élevés aux genres *Turbinaria* Lamouroux (iv) et *Carpophyllum* Greville (vii). Cette classification sera suivie par Greville (1848, 1849) et Montagne (1842, 1845). Néanmoins, Kützing (1843) propose un tout autre système de classification, en maintenant seulement une partie des espèces dans le genre *Sargassum* (principalement celles correspondant aujourd'hui aux sections *Malacocarpicae* et *Zygocarpicae*, d'après Setchell 1931) et en attribuant les autres aux nouveaux genres *Pterocaulon* Kützing, *Spongocarpus* Kützing, *Halochloa* Kützing et *Carpacanthus* Kützing. En 1849, Kützing décrit deux genres supplémentaires: *Stichophora* Kützing et *Anthophycus* Kützing.

Sans retenir la classification de Kützing, J. Agardh (1848) propose une nouvelle classification composée de sections, divisées en tribus, elles-mêmes sous divisées en groupes d'espèces organisés selon des caractères morphologiques ou une répartition géographique commune. Le genre *Sargassum* contient alors trois sections (dans l'ordre donné par l'auteur):

(i) sect. *Pterophycus* J. Agardh avec une unique tribu:

- trib. *Pterocaulon* (Kützing) J. Agardh (type: non désigné)

(ii) sect. *Arthrophyucus* J. Agardh avec trois tribus:

- trib. *Schizophylla* J. Agardh (type: non désigné<sup>1</sup>).
- trib. *Holophylla* J. Agardh (type: non désigné),
- trib. *Heterophylla* J. Agardh (type: *S. heterophyllum*),

(iii) sect. *Eusargassum* avec huit tribus:

- trib. *Carpophylla* J. Agardh (type: *S. carpophyllum*),

---

<sup>1</sup> Note : J. Agardh (1848, 1889) n'a pas désigné explicitement d'espèce type; lorsqu'il utilise des nomina typificata, ils le sont automatiquement, mais quand il utilise des nomina descriptiva, ils ne le sont pas.

- trib. *Glandularia* J. Agardh (type: non désigné),
- trib. *Siliquosae* J. Agardh (type: *S. siliquosum*),
- trib. *Biserrulae* J. Agardh (type: *S. bisserula*),
- trib. *Acanthocarpa* J. Agardh (type: non désigné),
- trib. *Acinaria* J. Agardh (type: *S. acinaria*),
- trib. *Ligularia* J. Agardh (type: *S. ligulatum*),
- trib. *Cymosae* J. Agardh (type: *S. cymosum*).

Enfin, en 1889, J. Agardh, suivant les bases de sa classification de 1848, publie la classification la plus complète et divise le genre *Sargassum* en cinq sous-genres, eux-mêmes divisés en plusieurs séries, chacune sous-divisée en tribus.

(i) subgen. *Phyllotrichia* (Areschoug) J. Agardh avec cinq tribus:

- trib. *Heteromorphae* J. Agardh (type: *S. heteromorphum*),
- trib. *Cladomorphae* J. Agardh (type: non désigné),
- trib. *Phylломорphae* J. Agardh (type: non désigné),
- trib. *Pteromorphae* (Kützting ?) J. Agardh (type: non désigné),
- trib. *Dimorphae* J. Agardh (type: non désigné).

(ii) subgen. *Schizophycus* J. Agardh avec une seule espèce (type: *S. patens*)

(iii) subgen. *Bactrophycus* J. Agardh avec deux groupes d'espèces non nommés (type: non désigné)

(iv) subgen. *Arthropycus* J. Agardh avec deux groupes d'espèces non nommés (type *S. heterophyllum*)

(v) subgen. *Eusargassum* avec trois séries:

- ser. *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell avec une tribu:
  - \* trib. *Carpophyllae* J. Agardh (type: *S. carpophyllum*) avec deux groupes d'espèces non nommées
- ser. *Acanthocarpicae* J. Agardh avec deux tribus:
  - \* trib. *Glomerulatae* J. Agardh (type: non désigné) avec quatre groupes d'espèces non nommés
  - \* trib. *Bisserulae* J. Agardh (type: *S. bisserula*) avec quatre groupes d'espèces:
    - # *Ilicifolia* (espèce fondatrice: *S. ilicifolium*),
    - # *Coriifolia* (espèce fondatrice: *S. coriifolium*),
    - # *Parvifolia* (espèce fondatrice: *S. parvifolium*),
    - # *Dentifolia* (espèce fondatrice: *S. dentifolia*).
- ser. *Malacocarpicae* J. Agardh avec trois tribus:
  - \* trib. *Fruticuliferae* J. Agardh (type: non désigné),
  - \* trib. *Cymosae* J. Agardh (type: *S. cymosum*),
  - \* trib. *Racemosae* J. Agardh divisée en trois sous-tribus:
    - *Acinariae* (type: *S. acinaria*),

- *Glandulariae* (type: non désigné),
- *Siliquosae* (type: *S. siliquosum*).

Cette dernière classification a été respectée par la plupart des auteurs qui ont suivi, comme Grunow (1915, 1916a, b), Setchell (1931, 1933, 1935b, c, 1936, 1937) et Yoshida (1983), et la classification actuelle a été peu modifiée. Néanmoins, d'après l'article 4.1 du Code International de Nomenclature Botanique de Vienne (CINB, McNeil et al. 2006) seules sont acceptées comme rang au sein d'un genre les catégories suivantes: sous-genre, section, sous-section, série, sous-série et espèce. Pour cette raison, Abbott et al. (1988) et Tseng et Lu (1992a, b, 1995a, b, c, 1997a, b, 1999, 2002a, b, c) ont proposé un certain nombre de correctifs dans la classification de J. Agardh (1889) et ont élevé la majorité des séries au rang de sections et les tribus au rang de sous-sections. Certains groupes d'espèces proposés par J. Agardh (1889) ou Grunow (1915, 1916a, b) ont été élevés au rang de séries et divers auteurs tels que Tseng et Lu (1992a, b, 1995a, b, c, 1997a, b, 1999, 2002a, b, c) ou Ajisaka et al. (1995) ont proposé plusieurs nouveaux groupes d'espèces. Les groupes d'espèces permettent de rapprocher des taxons qui paraissent a priori étroitement apparentés (Abbott et al. 1988). Le CINB ne reconnaît pas de statut taxonomique à ce type de regroupement mais, d'après l'article 4.2, les groupes d'espèces peuvent être utilisés comme rang supplémentaire au-delà de la sous-série. Selon Ajisaka et al. (1995), après des analyses plus poussées au niveau populationnel, un groupe d'espèces pourrait être soit élevé à un rang différent soit réduit à une seule espèce, tous les membres du groupe étant considérés comme conspécifiques. Plus récemment, des études utilisant des marqueurs ADN ont proposé quelques modifications dans l'organisation des sous-genres et des sections, et mis en évidence la nécessité de reconsidérer la classification du genre *Sargassum* (Stiger et al. 2000, 2003, Yoshida et al. 2000, 2004, Phillips et Fredericq 2000, Phillips et al. 2005).

### 3.2. Diversité spécifique

Avec 839 taxons décrits dans le monde (Guiry et Guiry, 2008), *Sargassum* est reconnu comme le genre le plus riche des Phaeophyceae (Yoshida 1983). Néanmoins, seulement 70% de ces taxons sont considérés comme courants et 30% sont répertoriés soit comme synonymes soit comme taxons au statut incertain (Guiry et Guiry 2008). Dans son étude bibliographique sur la biogéographie du genre *Sargassum* dans l'océan Pacifique, Phillips (1995) recense un total de 166 espèces. Néanmoins l'examen des listes d'espèces fournies par l'auteur met en évidence l'absence de plusieurs taxons pourtant précédemment répertoriés dans les îles et une sous-estimation de la diversité réelle des épithètes attribués au Pacifique. Ceci peut s'expliquer par la sélection par Phillips (1995), des travaux considérés comme les plus représentatifs pour chaque région.



### 3.3. Caractères discriminants

La classification traditionnelle du genre *Sargassum* repose sur l'examen des divers caractères morphologiques (Fig. I.3- I.8, Tableau I.2 et I.3). Les sous-genres sont reconnus principalement d'après l'organisation et l'aspect des rameaux, néanmoins *Bactrophyucus* et *Arthrophyucus* sont distingués d'après la morphologie des réceptacles (Yoshida 1989a, Tableau I.2 et I.3). Les caractères morphologiques utilisés pour distinguer les différentes sous-divisions de chaque sous-genre sont variés et ne montrent pas de consensus. Ainsi les sections du sous-genre *Bactrophyucus* sont différenciées, dans un premier temps, selon la forme et l'organisation des rameaux, puis grâce à la morphologie des réceptacles. Les sections du sous-genre *Sargassum* sont exclusivement basées sur la morphologie des réceptacles (Tableau I.2 et I.3). Leurs divisions de rang inférieur reposent sur une description plus détaillée des réceptacles et du mode de reproduction (sexes séparés ou non, avec ou sans dimorphisme sexuel) et, dans une moindre mesure, des vésicules, du crampon ou encore des rameaux. Au sein de chaque sous-division, les espèces sont discriminées sur la base de caractères morphologiques supplémentaires qui incluent, le plus souvent, des variations de la morphologie, de la texture et de l'aspect des feuilles, des vésicules et des réceptacles, telles qu'elles sont décrites au chapitre I.2.3. Les rangs infra-spécifiques tels que les variétés et les formes sont le plus souvent identifiés d'après des variations morphologiques mineures qu'il est difficile de distinguer d'une simple écomorphie. Par exemple, certains taxons ont été distingués suivant l'absence ou la présence de vésicules (ex.: *S. tahitense* et *S. boraborensis*), alors que l'abondance des vésicules est clairement influencée par les conditions environnementales, par exemple l'hydrodynamisme (mode calme vs mode agité, Kilar et al. 1992).

### 3.4. Synthèse de la classification actuelle

Dans ce paragraphe est présentée une synthèse bibliographique de la classification du genre *Sargassum* (Tableau I.2) et une clef d'identification des différentes sous-divisions du genre (Tableau I.3). Les principaux travaux qui ont été considérés sont les suivants:

- classification générale: J. Agardh (1889), Grunow (1915, 1916a, b), Setchell (1931, 1933, 1935b, c), Yoshida (1983), Abbott et al. (1988), et Phillips (1995);
- subgen. *Phyllotrichia*: J. Agardh (1889), Womersley (1954), et Goldberg et Huisman (2004);
- subgen. *Bactrophyucus*: Setchell (1931), Yoshida (1983, 1989b), et Tseng et al. (1985);
- subgen. *Arthrophyucus*: J. Agardh (1889), Setchell (1931), et Womersley (1987);
- subgen. *Sargassum*: J. Agardh (1889), Tseng (1985), Abbott et al. (1988), Tseng (1985), Tseng et Lu (1988, 1992a, b, 1995a, b, c, 1997a, b, 1999, 2002a, b, c), Ajisaka et al. (1995), Stiger et al. (2000, 2003), et Yoshida et al. (2002, 2004).

**Tableau I.2.** Synthèse bibliographique de la classification du genre *Sargassum* avant la thèse; caractères morphologiques clefs utilisés dans la littérature disponible; détails des espèces-types recensées dans la littérature et désignées au cours de la thèse (cf. chap. II.5.3.1.); liste indicative et non exhaustive des espèces considérées dans chaque sous-division.

Rang taxonomique	Nom du taxon	Caractères morphologiques clefs	Espèce-type	Autres espèces <sup>1</sup>
<b>Genus</b>	<i>Sargassum</i> C. Ag.	Système de branches (axes, rameaux) spécialisés; un seul œuf par oogone; cellule apicale à trois côtés.	<i>S. bacciferum</i> (Turn.) C. Ag. (Basionyme <i>Fucus baccifer</i> ; Turner 1802 p. 56, pas d'information sur le type, Falmouth) (= <i>S. natans</i> (Linn.) Gaill.)	
<b>I. subgenus</b>	<i>Phyllotrichia</i> (Aresch.) J. Ag.	Rameaux cylindriques, aplatis à foliacés; feuilles pinnatifides peu ou pas différenciées; réceptacles simples arrangés en racèmes.	<i>S. sonderi</i> (J. Ag.) J. Ag.	<i>S. boryi</i> C. Ag., <i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag., <i>S. peronii</i> C. Ag., <i>S. heteromorplum</i> J. Ag., <i>S. decipiens</i> (R. Brown ex Turn.) J. Ag., <i>S. varians</i> Sond., <i>S. verruculosum</i> C. Ag., <i>S. piluliferum</i> (Turn.) C. Ag.
<b>II. subgenus</b>	<i>Bactrophyucus</i> J. Ag.	Rameaux bicuspidés ou anguleux; feuilles rétroflexes et perpendiculaires aux rameaux; réceptacles simples axillaires ou terminaux; distribué uniquement dans l'Hémisphère Nord.	<i>S. homeri</i> (Turn.) C. Ag.	
<b>II.1. sectio</b>	<i>Spongocarpus</i> (Kütz.) Yosh.	Axe principal dressé et long; rameaux secondaires branchés dans l'axe des feuilles, plus courts que le rameau primaire; réceptacles cylindriques et en forme de silique.	<i>S. homeri</i> (Turn.) C. Ag. (1820: p. 38, lectotype BM?, détroit de Corée)	<i>S. filicinum</i> Harv.
<b>II.2. sectio</b>	<i>Teretia</i> Yosh.	Axe principal plus ou moins court, rameaux secondaires toujours plus courts que les rameaux primaires; rameaux primaires anguleux, réceptacles cylindriques.	<i>S. confusum</i> C. Ag. (1824 p. 301, lectotype LD3230, Japon)	<i>S. boreale</i> Yosh. et Horig., <i>S. thunbergii</i> (Mert. ex Roth) Kuntze, <i>S. muticum</i> (Yendo) Fensh., <i>S. hemiphyllum</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. fulvellum</i> (Turn.) C. Ag.
<b>II.3. sectio</b>	<i>Halochloa</i> (Kütz.) Yosh.	Axe principal dressé et court; rameaux secondaires toujours plus courts que le rameau primaire; rameau primaire bicuspidé à tricuspidé; feuilles basales rétroflexes, réceptacles aplatis ou triquètres, avec des bords lisses ou serrulés.	<i>S. siliquastrum</i> (Mert. ex Turn.) C. Ag. (1820 p. 22, lectotype BM, port Nagasaki, Japon)	<i>S. ringgoldianum</i> Harv., <i>S. giganteifolium</i> Yam., <i>S. trichophyllum</i> (Kütz.) Kuntze, <i>S. autumnale</i> Yosh., <i>S. serratifolium</i> (C. Ag.) C. Ag.
<b>II.4. sectio</b>	<i>Repentia</i> Yosh.	Axe principal couché (procumbent ou decumbent), formant des haptères secondaires sur la face « ventrale » de l'axe; rameaux primaires branchés sur la face « dorsale » de l'axe principal; réceptacles comprimés ou aplatis.	<i>S. okamurae</i> Yosh. et Konno (1983: p. 153, holotype SAP-034691, Kominato, Japon)	<i>S. nigrifolium</i> Yendo, <i>S. yezoense</i> (Yam.) Yosh. et Konno, <i>S. yamadae</i> Yosh. et Konno

II.5. sectio	<i>Hizikia</i> (Okam.) Yosh.	Crampon portant des excroissances rhizoïdales; axe principal court; feuilles cylindriques à linéaires comprimées, bord denté; vésicules fusiformes; réceptacles courts, cylindriques et agrégés dans l'axe des feuilles.	<i>S. fusiforme</i> (Harv.) Setch. (1931 p. 248, type ?)	A ce jour une seule espèce est attribuée à cette section.
III. subgenus	<i>Arthropylucus</i> J. Ag.	Rameaux bicuspidés ou anguleux; feuilles rétroflexes et perpendiculaires aux rameaux; réceptacles composés; distribué uniquement dans l'Hémisphère Sud.	<i>S. heterophyllum</i> C. Ag. <sup>*2</sup> (1820 p. 21 = <i>S. incisifolium</i> (Turn.) C. Ag. 1820 p. 14, syntypes; TCD0068-71, Afrique du Sud)	<i>S. paradoxum</i> (R. Brown ex Turn.) Gaillon, <i>S. fallax</i> Sond., <i>S. vestitum</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag., <i>S. tristichum</i> Sond., <i>S. lacerifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. robustum</i> J. Ag., <i>S. incisifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. sinclairii</i> Hook. et Harv.
IV. subgenus	<i>Sargassum</i>	Rameaux cylindriques, comprimés ou aplatis (non foliacés); feuilles parallèles aux rameaux et rarement rétroflexes; vésicules issues de la portion distale des feuilles; réceptacles composés, lisses ou avec des épines.	<i>S. bacciferum</i> (Turn.) C. Ag.	
IV.1. .sectio	<i>Zygocarpicae</i> (J. Ag.) Setch.	Réceptacles associés à des feuilles et/ou des vésicules.	<i>S. carpophyllum</i> J. Ag. <sup>*3</sup>	
IV.1.1. subsectio	<i>Holozygocarpicae</i> Setch.	Réceptacles dont les pédicelles peuvent être absents, associés avec uniquement des feuilles ou à la fois des feuilles et des vésicules.	Type: non désigné	
IV.1.1.1. series	<i>Carpophyllae</i> (J. Ag. ex Setch.) Abbott et al.	- information manquante – probablement dans Setchell (1935c) non examiné.	<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	
IV.1.1.1.1. groupe d'espèce	<i>Carpophyllae</i> J. Ag.	Réceptacles bisexués, cylindriques à fusiformes, sans épines ou avec quelques épines.	<i>S. carpophyllum</i> J. Ag. (1848 p. 304, holotype: LD2306, Sri-Lanka)	<i>S. angustifolium</i> C. Ag.
IV.1.1.1.2. groupe d'espèce	<i>Tenerrima</i> Setch.	Réceptacles bisexués, comprimés à triquètres, portant des épines à l'apex.	<i>S. tenerrimum</i> J. Ag. (1848, p. 305-306, holotype LD2345, Bombay, Indes)	<i>S. assimile</i> Harv., <i>S. aemulum</i> Sond., <i>S. subtilissimum</i> Tseng et Lu
IV.1.1.1.3. groupe d'espèce	<i>Longifructa</i> Tseng et Lu	Réceptacles unisexués, réceptacles mâles et femelles cylindriques sans épines ou avec quelques épines.	<i>S. longifructum</i> Tseng et Lu (1987 p. 516, holotype AST551767, Chine)	<i>S. nozhouense</i> Tseng et Lu
IV.1.1.1.4. groupe d'espèce	<i>Tenuita</i> Setch.	Réceptacles unisexués, réceptacles mâles cylindriques sans épines, réceptacles femelles comprimés à triquètres avec des épines.	<i>S. tenue</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i> <sup>4</sup> (1848 p. 303-304, type information manquante, Indes)	<i>S. polycystum</i> C. Ag., <i>S. laxifolium</i> Tseng et Lu, <i>S. myriocystum</i> J. Ag.
IV.1.1.1.5. groupe d'espèce	<i>Vietnamensa</i> Ajisaka	Réceptacles unisexués, réceptacles mâles et femelles comprimés à triquètres avec des épines.	<i>S. vietnamense</i> Zinova et Dinh (d'après Nguyen 1986)	
IV.1.2. subsectio	<i>Pseudozygocarpicae</i> Setch.	Réceptacles souvent pédicellés, associés uniquement soit avec des feuilles soit avec des vésicules.	Type: non désigné - probablement dans Setchell (1935c) non examiné.	

IV.1.2.1. series	<i>Cinerea</i> Tseng et Lu	Réceptacles unisexués; thalle gris cendré.	<i>S. cinereum</i> J. Ag. (1848 p. 305, holotype: LD2349, Hong-Kong)	<i>S. graminifolium</i> (Turn.) J. Ag., <i>S. crispifolium</i> Yam.
IV.1.2.1.1. groupe d'espèce	<i>Yachelliana</i> Setch.	Réceptacles unisexués, réceptacles mâles et femelles cylindriques à fusiformes, sans épines ou avec quelques épines.	<i>S. yachellianum</i> Grev. (1848 p. 204, holotype: E?, Chine)	
IV.1.2.1.2. groupe d'espèce	<i>Incana</i> Ajisaka	Réceptacles bisexués, cylindriques à fusiformes, sans épines ou avec quelques épines.	<i>S. incanum</i> Grun. (1915 p. 379, syntypes: W?, Shanghai-Canton, Hong-Kong)	<i>S. bulbiferum</i> Yosh.
IV.1.2.1.3. groupe d'espèce	<i>Cinerea</i> Setch.	Réceptacles unisexués, réceptacles mâles cylindriques avec ou sans épines, réceptacles femelles comprimés avec des épines.	<i>S. cinereum</i> J. Ag. (1848 p. 305, holotype: LD2349, Hong-Kong)	<i>S. glaucescens</i> J. Ag.
IV.1.2.1.4. groupe d'espèce	<i>Denticarpa</i> Ajisaka	Réceptacles bisexués, comprimés à triquètres avec des épines.	<i>S. denticarpum</i> Ajisaka (1994 p. 394-396, type: photo dans Ajisaka et al. 1995 p. 48, Vietnam)	
IV.2. sectio	<i>Acanthocarpicae</i> (J. Ag.) Abbott et al.	Réceptacles aplatis et épineux.	<i>S. hystrix</i> J. Ag.*5 (1847: p. 7, holotype: C-AT1353, Mexique)	
IV.2.1. subsectio	<i>Glomerulatae</i> (J. Ag.) Tseng et Lu	Réceptacles bisexués, aplatis, arrangés en glomérules denses.	Type: non désigné	
IV.2.1.1. series	<i>Bindertiana</i> (Grun.) Tseng et Lu	Rameaux distiques, comprimés à aplatis	<i>S. binderi</i> Sond	
IV.2.1.1.1. groupe d'espèce	<i>Swartzia</i>	Vésicules ellipsoïdales et apiculées, avec des pédicelles aplatis plus long que les vésicules.	<i>S. swartzii</i> C. Ag. (1820: p. 11, lectotype LD 2378, Indes)	<i>S. acutifolium</i> Grev., <i>S. cervicorne</i> Grev., <i>S. dumosum</i> Grev., <i>S. echinocarpum</i> J. Ag., <i>S. wightii</i> Grev.
IV.2.1.1.2. groupe d'espèce	<i>Bindertia</i>	Vésicules sphériques, avec des pédicelles généralement plus longs ou aussi longs que les vésicules.	<i>S. binderi</i> Sond. ex J. Ag., 1848: p. 328, syntypes TCD1110-113a, Mer de Chine et détroit de la Sonde)	<i>S. feldmannii</i> Pham, <i>S. ligulatum</i> C. Ag., <i>S. oligocystum</i> Mont.
IV.2.1.2. series	<i>Platyarpae</i> (Grun.) Tseng et Lu	Partie supérieure des rameaux multiple, filiforme ou subcylindrique.	<i>S. platycarpum</i> Mont. (1842: p. 248, holotype PC MA9209, Martinique)	<i>S. berberifolium</i> J. Ag., <i>S. crassifolium</i> J. Ag., <i>S. cristaeifolium</i> C. Ag., <i>S. dazhouense</i> Tseng et Lu, <i>S. megalocystum</i> Tseng et Lu, <i>S. obovatum</i> Harv., <i>S. sanyaense</i> Tseng et Lu, <i>S. telephifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. turbinarioides</i> Grun.
IV.2.2. subsectio	<i>Bisserulae</i> (J. Ag.) Tseng et Lu	Réceptacles uni- ou bisexués en racèmes.	<i>S. bisserula</i> J. Ag. (1848 p. 318, syntypes TCD1118, Indes)	
IV.2.2.1. series	<i>Plagiophyllae</i> Tseng et Lu	Réceptacles unisexués, réceptacles femelles acanthocarpiques, réceptacles mâles malacocarpiques.	<i>S. plagiophyllum</i> C. Ag.	
IV.2.2.1.1. groupe d'espèce	<i>Plagiophylla</i>	Crampon discoïde.	<i>S. plagiophyllum</i> C. Ag. (1824 p. 304, neotype: PC ABI4948, océan Indien)	<i>S. heterocystum</i> Mont.
IV.2.2.1.2. groupe d'espèce	<i>Rhizophora</i>	Crampon rhizoïdal.	<i>S. rhizophorum</i> Tseng et Lu (2002b p. 18, holotype: AST 55-1843 pas vu, Chine)	<i>S. integerrimum</i> Tseng et Lu

IV.2.2.2. series	<i>Illicifoliae</i> (J. Ag.) Tseng et Lu	Réceptacles unisexués, réceptacles mâles et femelles acanthocarpiques; base des feuilles asymétrique, bordure intérieure entière (lisse) ou légèrement excisée et bordure extérieure distinctement dentée.	<i>S. illicifolium</i> (Turn.) C. Ag. (Turner, 1807: p. 113, holotype BM 562953, détroit de la Sonde)	<i>S. bisertula</i> J. Ag., <i>S. cinctum</i> J. Ag., <i>S. parvifolium</i> (Trun.) C. Ag., <i>S. sandei</i> Reimb.
IV.2.2.3. series	<i>Odontocarpicae</i> Tseng et Lu	Réceptacles bisexués; feuilles lancéolées à linéaires avec la plupart du temps une base asymétrique.	<i>S. odontocarpum</i> Sond. (1871: p. 43, Indes, pas d'information sur le spécimen type)	<i>S. spinifex</i> C. Ag., <i>S. turbinatifolium</i> Tseng et Lu
IV.3. sectio	<i>Malacocarpicae</i> (J. Ag.) Abbott et al.	Réceptacles cylindriques, lisses, sans épines, arrangés en cymes ou en racèmes.	Type: non désigné	
IV.3.1. subsectio	<i>Fructiliferae</i> (J. Ag.) Tseng et Lu	Réceptacles en forme de brosses, arrangés en cymes, pédicellés et sans partie stérile.	Type: non désigné	<i>S. polyporum</i> Mont., <i>S. longicaulis</i> Tseng et Lu, <i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. obtusifolium</i> J. Ag.
IV.3.2. subsectio	<i>Cymosae</i> (J. Ag.) Tseng et Lu	Réceptacles branchés, arrangés en cymes, rameaux arrangés en groupes de fascicules, avec des apex acuminés.	<i>S. cymosum</i> C. Ag. (1820 p. 20, syntypes: LD2979, 2990, Brésil)	<i>S. bacciferum</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. vulgare</i> C. Ag., <i>S. desfontainesi</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. torvum</i> J. Ag., <i>S. polyphyllum</i> J. Ag.
IV.3.3. subsectio	<i>Racemosae</i> (J. Ag.) Tseng et Lu	Réceptacles arrangés en racèmes, avec des rameaux supportés par un pédicelle stérile.	Type: non désigné	
IV.3.3.1. series	<i>Acinariae</i> J. Ag.	Réceptacles lancéolés à coniques, avec de courtes rameaux fertiles axillaires.	<i>S. acinaria</i> C. Ag. nom. illeg. (1820 p. 22, cf. Silva et al. 1996 p. 701 et 930 pour discussion sur le statut de cette espèce)	<i>S. spinuligerum</i> Sond., <i>S. podacanthum</i> Sond., <i>S. leptodum</i> Sond.
IV.3.3.2. series	<i>Glandulariae</i> J. Ag.	Réceptacles avec des rameaux courts, axillaires et glandulaires.	<i>S. bicorne</i> J. Ag. *(1848 p. 306-307, type?, type loc ?)	<i>S. baccularia</i> (Mert.) C. Ag., <i>S. plagiophyllum</i> Mont., <i>S. granuliferum</i> C. Ag.
IV.3.3.3. series	<i>Siliquosae</i> J. Ag.	Réceptacles avec des rameaux longs pédicellés, cylindriques, en forme de silique, pincées à certains endroits, et en position alternative sur les rameaux.	<i>S. siliquosum</i> J. Ag. (1848 p. 316, syntype: LD3260, Singapour)	<i>S. henslowianum</i> C. Ag., <i>S. kuetzingii</i> Setch., <i>S. paniculatum</i> J. Ag.
IV.4. sectio	<i>Phyllocystae</i> Tseng	Présence de feuilles modifiées caractérisées par une partie centrale enflée (phyllocystes); réceptacles bisexués, généralement composés et arrangés en courtes racèmes; réceptacles femelles aplatis ou triquètres, généralement dentés.	<i>S. phyllocystum</i> Tseng et Lu (1979 p. 1, Chine, pas d'information sur le spécimen type)	<i>S. emarginatum</i> Tseng et Lu, <i>S. mcclurei</i> Setch., <i>S. herklotzii</i> Setch., <i>S. quinhonense</i> Nguyen
<i>Incertae sedis</i>	<i>Schizophycus</i> J. Ag.	Rameaux primaires issus progressivement d'expansions foliacées; feuilles et rameaux développés dans le même plan; vésicules portent une feuille coronale.	<i>S. patens</i> C. Ag. *(1820 p. 27, lectotype: LD2838, Japon)	<i>S. kashiwajimanum</i> Yendo, <i>S. kushimotoense</i> Yendo, <i>S. pinnatifidum</i> Harv., <i>S. tosaense</i> Yendo,
			* <i>hic designatus</i>	

<sup>1</sup> liste non exhaustive d'après une sélection arbitraire des listes disponibles dans la littérature.

<sup>2</sup> la sect. *Arthroplycus* J. Agardh (1848) était composée de trois tribus: *Schizophylla*, *Holophylla* et *Heterophylla*. Seules les espèces de *Heterophylla* ont été conservées par J. Agardh (1889) pour former le sous-genre *Arthroplycus*. Les deux premières tribus ont été élevées au rang de sous-genre: *Schizophlycus* et *Bactrophlycus* respectivement. Dans ce contexte, c'est l'espèce-type de la tribu *Heterophylla* (*S. heterophyllum*) qui devient l'espèce-type du sous-genre *Arthroplycus*.

- <sup>3</sup> , *S. carpophyllum* est proposée ici comme l'espèce-type de la section *Zygocarpicae* car elle représente l'espèce-type de la première sous-division (tribus *Carpophyllae* J. Agardh) listée par J. Agardh (1889) (cf. chapitre III.2.2).
- <sup>4</sup> Lipkin et Silva (2002 p. 50-51) propose le nouveau nom *S. steinitzii*.
- <sup>5</sup> , *S. hystrix* est désignée ici comme l'espèce-type de la section *Acanthocarpicae* car elle représente la première espèce de la liste fournie par J. Agardh (1848) pour la tribu *Acanthocarpa* J. Agardh (1848), transférée au rang de section *Acanthocarpicae* par Abbott et al. (1988) (cf. chapitre III.1.1).
- <sup>6</sup> , *S. bicorne* est désignée ici comme l'espèce-type de la série *Glandulariae* car elle représente la première espèce listée par J. Agardh (1848) pour le basyonime de la série, la tribu *Glandularia* J. Agardh (1848).
- <sup>7</sup> , *S. patens* représente l'espèce-type du sous-genre *Schizophycus* J. Agardh (1889) car elle est la seule espèce conservée par l'auteur lors du transfert au rang de sous-genre de la tribu *Schizophylla* J. Agardh (1848). Les quatre autres espèces de la tribu *Schizophylla* ont été transférées aux sous-genres *Phylloirichia* et *Bactrophycus* (J. Agardh 1889).

**Tableau I.3.** Clef d'identification des sous-divisions (jusqu'au rang de sous-section) du genre *Sargassum* d'après les informations répertoriées dans le Tableau I.2.

1. Rameaux primaires cylindriques, aplatis à foliacés, feuilles pinnatifides peu ou pas différenciées	..... subgen. <i>Phylloirichia</i>
1. Rameaux primaires distinctement différenciés en rameaux secondaires, feuilles (principalement simples) et vésicules	..... → 2
2. Rameaux bicuspidé ou anguleux, feuilles rétroflexes (ou tournées vers le bas)	..... → 3
2. Rameaux cylindriques, comprimés ou aplatis (non foliacés), feuilles rarement rétroflexes	..... subgen. <i>Sargassum</i> → 4
3. Réceptacles simples, axillaires ou terminaux	..... subgen. <i>Bactrophycus</i> → 11
3. Réceptacles composés	..... subgen. <i>Arthropycus</i>
4. Réceptacles malacocarpiques ou acanthocarpiques associés avec des feuilles et/ou des vésicules (zygocarpiques)	..... sect. <i>Zygocarpicae</i> → 6
4. Réceptacles malacocarpiques ou acanthocarpiques sans feuilles ou vésicules associées	..... → 5
5. Réceptacles malacocarpiques (cylindriques, verruqueux et sans épines)	..... sect. <i>Malacocarpicae</i> → 7
5. Réceptacles acanthocarpiques (aplatis et épineux)	..... sect. <i>Acanthocarpicae</i> → 10
6. Réceptacles associés uniquement avec des feuilles, ou avec à la fois des feuilles et des vésicules	..... subsect. <i>Holozygocarpicae</i>
6. Réceptacles associés uniquement avec des feuilles ou des vésicules	..... subsect. <i>Pseudozygocarpicae</i>
7. Absence de vésicules foliacées (Phyllocystes)	..... → 8
7. Présence de vésicules foliacées (Phyllocystes)	..... sect. <i>Phyllocystae</i>
8. Réceptacles arrangés en cymes	..... → 9
8. Réceptacles arrangés en racèmes	..... subsect. <i>Racemosae</i>
9. Réceptacles en forme de brosse, pédicellés, sans portion stérile	..... subsect. <i>Frustriferae</i>
9. Réceptacles ramifiés, arrangés en fascicules	..... subsect. <i>Cymosae</i>
10. Réceptacles monoïques arrangés en groupes denses	..... subsect. <i>Glomerulatae</i>
10. Réceptacles dioïques ou monoïques arrangés en racèmes	..... subsect. <i>Bisserulatae</i>
11. Axe principal couché (procumbent) ou horizontal à apex redressé (decumbent)	..... sect. <i>Repentia</i>
11. Axe principal dressé	..... → 12
12. Axe principal long, rameaux primaires absents	..... sect. <i>Spongocarpus</i>
12. Axe principal plus court, rameaux primaires développés	..... → 13
13. Réceptacles comprimés ou triquètres	..... sect. <i>Halochloa</i>
13. Réceptacles cylindriques	..... → 14
14. Feuilles aplatis, avec ou sans nervure, vésicules différenciées	..... sect. <i>Teretia</i>
14. Feuilles cylindriques ou comprimées, vésicules similaires aux feuilles	..... sect. <i>Hizikia</i>

#### 3.4.1. Le sous-genre *Phyllotrichia*

*Phyllotrichia* a été originellement décrit par Areschoug comme un genre à part entière [Areschoug 1854 p. 332, espèce-type: *Phyllotrichia sonderi* (J. Agardh) Areschoug, basionyme: *Cystophora sonderi* J. Agardh 1848 p. 247], puis a été traité comme un sous-genre du genre *Sargassum* par J. Agardh [1889 p. 35, espèce-type: *S. sonderi* (J. Agardh) J. Agardh]. J. Agardh (1889) a divisé le sous-genre en cinq tribus principalement établies sur la forme des vésicules: (i) *Heteromorphae* (2 espèces), (ii) *Cladomorphae* (3 espèces), (iii) *Phyllomorphae* (4 espèces), (iv) *Pteromorphae* (4 espèces) et (v) *Dimomorphae* (2 espèces). Dans sa révision des espèces australiennes de *Sargassum* subgen. *Phyllotrichia*, Womersley (1954) liste un total de 12 espèces. L'auteur admet que les cinq tribus de J. Agardh (1889) sont une source de confusion et recommande de ne pas en tenir compte. Depuis les travaux de Womersley (1954), seules de rares études ont mentionné le sous-genre *Phyllotrichia* et ni sa taxonomie ni sa nomenclature n'ont été révisées. Goldberg et Huisman (2004) lui attribuent une nouvelle espèce, *S. kendrickii* N.A. Goldberg et Huisman, et recommandent, sur la base de la phylogénie moléculaire proposée par Stiger et al. (2003), le transfert de *S. howeanum* Lucas au subgen. *Sargassum*. Bien que Goldberg et Huisman ne discutent pas les tribus proposées par J. Agardh (1889), la clef d'identification qu'ils proposent, ne suggère aucune sous-division du sous-genre. Plus tard, Diaz-Villa et al. (2007) transfèrent *S. desfontainesii* (Turner) C. Agardh du subgen. *Phyllotrichia* au subgen. *Sargassum* sect. *Malacocarpicae* subsect. *Cymosae*. Les transferts de *S. desfontainesii* et de *S. howeanum* du subgen. *Phyllotrichia* au subgen. *Sargassum* montrent qu'il existe des ambiguïtés pour les caractères clefs décrivant les sous-genres et soulignent la nécessité de les réévaluer.

#### 3.4.2. Le sous-genre *Bactrophycus*

Le sous-genre *Bactrophycus* a été décrit par J. Agardh (1889) sur la base de 14 espèces réparties en quatre groupes morphologiques principalement d'après l'organisation des rameaux et la forme des vésicules. Ce sous-genre est sans doute celui dont la taxonomie est la mieux connue. Géographiquement distribué dans la région est-asiatique (Chine, Corée, Japon, et mer du Japon), le subgen. *Bactrophycus* a été étudié en détail par Yoshida (1983, 1989a) et Tseng et al. (1985). *Sargassum horneri*, espèce-type du genre *Spongocarpus* Kützing transféré au rang de section du subgen. *Bactrophycus* (Yoshida 1983), a été désignée comme l'espèce-type de ce sous-genre par Yoshida (1983). D'après Tseng et al. (1985), le sous-genre contient 35 taxons dont 22 espèces et une variété seraient endémiques du Japon. Ces taxons ont été répartis dans quatre sections par Yoshida (1983): sect. *Halochloa* (Kützing) Yoshida, sect. *Repentia* Yoshida, sect. *Spongocarpus* (Kützing) Yoshida et sect. *Teretia* Yoshida. Tseng (1985) décrit une cinquième section: sect. *Phyllocystae* pour regrouper les espèces possédant des phyllocystes. Enfin, sur la base de données moléculaires (marqueur ADN nucléaire *ITS-2*), Stiger et al. (2000, 2003) proposent le transfert de la sect. *Phyllocystae* au subgen. *Sargassum* et discriminent quatre clades dans le subgen. *Bactrophycus*: deux correspondant aux sections *Spongocarpus* et *Teretia*, un réunissant les espèces des sections *Halochloa*

et *Repentia* et enfin un quatrième constitué par l'espèce *Hizikia fusiformis* (Harvey) Okamura que les auteurs réintègrent au genre *Sargassum* [ $\rightarrow$  *S. fusiforme* (Harvey) Setchell] en proposant la création d'une nouvelle section, la section *Hizikia* (Okamura) Yoshida.

#### 3.4.3. Le sous-genre *Arthrophyucus*

Le sous-genre *Arthrophyucus* a été décrit par J. Agardh (1889) sur la base de 20 espèces réparties en quatre groupes morphologiques principalement d'après la morphologie des réceptacles. D'après Yoshida (1989b), aucune espèce-type n'a été proposée pour ce sous-genre qui se distingue du subgen. *Bactrophyucus* par la présence de réceptacles composés (Yoshida 1983). Selon Setchell (1931), les espèces du subgen. *Arthrophyucus* sont rencontrées exclusivement dans l'hémisphère sud le long des côtes sud de l'Australie, en Tasmanie, en Nouvelle-Zélande et en Afrique du Sud. Toutefois, Setchell (1933) attribuera deux espèces de Hong-Kong au subgen. *Arthrophyucus*. Yoshida (1983, 1989b) préfère toutefois considérer que le sous-genre est distribué uniquement dans l'hémisphère sud alors que le subgen. *Bactrophyucus* serait uniquement présent dans l'hémisphère nord (Fig. I.9). Lindauer et al. (1961) recensent trois espèces en Nouvelle-Zélande: *S. sinclairii*, *S. undulatum* et *S. undulatum* f. *serratifolium*. Selon Adams (1994), *S. sinclairii* est l'espèce la plus commune du genre *Sargassum* en Nouvelle-Zélande et il est difficile de la distinguer de *S. undulatum* et de sa forme *serratifolium* (= *S. paradoxum*, d'après Womersley 1987). D'autre part, Adams (1994) suggère que *S. undulatum* soit considéré comme synonyme de *S. sinclairii* jusqu'à ce que des études plus poussées de la variabilité morphologique soient menées. D'après Womersley (1987), cinq espèces du subgen. *Arthrophyucus* sont communes sur le littoral sud de l'Australie. Cette étude apparaît comme une des rares à traiter de ce sous-genre et à proposer plusieurs synonymies. De manière générale, le sous-genre *Arthrophyucus* est mal connu. En 2008, seule une séquence d'Australie (*S. fallax*) est disponible dans GenBank (Phillips et Fredericq 2000, Phillips et al. 2005). Au regard de la discussion ci-dessus et à l'instar du subgen. *Phyllotrichia*, il apparaît nécessaire de réévaluer les caractères morphologiques caractérisant le subgen. *Arthrophyucus* et les espèces lui étant traditionnellement attribuées.

#### 3.4.4. Le sous-genre *Sargassum*

Ce sous-genre regroupe la majorité des espèces du genre et sa classification en quatre sections (*Acanthocarpicae*, *Malacocarpicae*, *Phyllocystae* et *Zygocarpicae*) présente de nombreuses ambiguïtés. Seules de rares études se sont intéressées à la taxonomie de ce sous-genre bien qu'il soit reconnu comme le plus divers et le plus abondant dans le monde (Phillips 1995). Le placement des espèces dans l'une ou l'autre des sections qui le composent est souvent difficile et les phylogénies moléculaires disponibles montrent qu'il est nécessaire de réévaluer les caractères morphologiques ayant traditionnellement valeur taxonomique. D'après la clef d'identification de Tseng et Lu (1988a), les espèces appartenant à la section *Zygocarpicae* sont reconnues principalement sur la base de réceptacles composés carpophylliques ou pseudo-carpophylliques pouvant être malacocarpiques ou



acanthocarpiques (Tseng et Lu 1988a). Cette clef d'identification montre que certains des critères utilisés pour discriminer les sections *Malacocarpicae* et *Acanthocarpicae* se retrouvent dans la section *Zygocarpicae*. La synthèse présentée dans le Tableau I.2 montre la redondance de certains caractères morphologiques des réceptacles attribués aux différentes sous-divisions des sections du subgen. *Sargassum*. A titre d'exemple, des espèces dioïques à réceptacles femelles acanthocarpiques et à réceptacles mâles malacocarpiques se trouvent aussi bien dans la ser. *Plagiophyllae* (sect. *Acanthocarpicae* sous-sect. *Bisserulae*) que dans les groupes d'espèces *Tenuia* (sect. *Zygocarpicae*, sous-sect. *Holozygocarpicae*, ser. *Carpophyllae*) et *Cinerea* (sect. *Zygocarpicae*, sous-sect. *Pseudozygocarpicae*, ser. *Cinerea*). La seule différence entre ces sous-divisions serait la présence dans la section *Zygocarpicae* de réceptacles complexes (ou) zygo carpiques, c'est-à-dire ayant des feuilles et/ou des vésicules intercalées entre les ramifications fertiles portant les conceptacles. Ce caractère semble toutefois inconstant au regard de descriptions et d'illustrations de certaines espèces attribuées à la section *Malacocarpicae* (Tseng et Lu 1988a, 1992b, Ajisaka et al. 1995) qui montrent de manière évidente la présence de vésicules attachées aux réceptacles. Ceci illustre les problèmes taxonomiques liés à l'utilisation d'une classification instaurée au 19<sup>ième</sup> siècle, avec des notions limitées quant à la polymorphie des taxons. De nouveau, il apparaît essentiel de réviser la classification du sous-genre en prenant en compte la variabilité intrinsèque de chaque taxon.

✓ *La section Zygocarpicae*

La section *Zygocarpicae* est traditionnellement reconnue par la présence de réceptacles zygo carpiques, c'est-à-dire associés à des feuilles et des vésicules (J. Agardh 1889, Setchell 1935c, Tseng et Lu 1988a). J. Agardh (1889) lui attribue une seule sous-division (tribu *Carpophyllae*). Grunow (1915, 1916a,b) reconnaît cette même sous-division et propose une seconde tribu, plus tard confirmée et élevée au rang de sous-section par Setchell (1935c). Setchell (1935c) propose ainsi deux sous-sections, la subsect. *Holozygocarpicae* Setchell, incluant et transférant la tribu *Carpophyllae* J. Agardh au rang de série, et la subsect. *Pseudozygocarpicae* Setchell. Chacune des deux sous-sections (*Holozygocarpicae* et *Pseudozygocarpicae*) contient une unique série composée de groupes d'espèces. La distinction entre *Holozygocarpicae* et *Pseudozygocarpicae* repose sur des caractères ambigus. Dans le cas des *Holozygocarpicae*, les pédoncules des réceptacles peuvent être absents (signifiant ainsi qu'ils peuvent également être présents) alors que pour les *Pseudozygocarpicae* ils sont généralement présents (signifiant ainsi qu'ils peuvent également être absents). De la même manière, les réceptacles des *Holozygocarpicae* ont soit uniquement des feuilles, soit à la fois des feuilles et des vésicules, alors que dans le cas des *Pseudozygocarpicae*, ils présentent toujours un seul type d'organe végétatif (feuilles ou vésicules). Avec de tels critères, il apparaît difficile, par exemple, de classer une espèce à réceptacles pédonculés et feuillés, laquelle pourrait être attribuable à l'une ou l'autre de ces deux sous-sections. D'après l'étude de 17 taxons de Chine et de 10 taxons du Japon Tseng et Lu (1988a) et Ajisaka et al. (1995), respectivement, confirment les deux sous-sections de Setchell et incluent

plusieurs nouveaux groupes d'espèces. Les groupes d'espèces sont souvent monospécifiques (ex. *Vietnamensa* et *Denticarpa*) et au maximum représentés par quatre espèces (ex. *Tenuia*). On peut s'interroger alors sur l'intérêt de ces groupes d'espèces qui compliquent la taxonomie du genre et n'ont, par ailleurs, aucun statut au regard du CINB. Il est évident que les groupes d'espèces et les sous-sections appartenant à la section *Zygocarpicae* sont définis sur des caractères morphologiques ambigus et par conséquent de faible valeur taxonomique. Une étude précise des spécimens types des espèces de la section, une analyse de leur variation morphologique des divers organes et une étude phylogénétique sont nécessaires avant toute révision taxonomique des *Zygocarpicae*.

✓ *La section Malacocarpicae*

La taxonomie de cette section a été peu étudiée du fait probablement que le genre *Sargassum* a été étudié principalement dans les pays asiatiques (Chine et Japon) où le sous-genre *Sargassum*, et donc la section *Malacocarpicae*, sont peu représentés. La section *Malacocarpicae* constitue la seconde des deux séries proposées par J. Agardh (1889) qui la divise en trois tribus (*Fruticuliferae*, *Cymosae* et *Racemosae*) différenciées par la morphologie des réceptacles. La tribu *Racemosae* est elle-même divisée en trois sous-séries (*Acinariae*, *Glandulariae*, *Siliquosae*) soulignant la diversité morphologique de la section. Afin de respecter l'article 4.1 du CINB, Abbott et al. (1988) ont élevé la série *Malacocarpicae* au rang de section et Tseng et Lu (1992a) ont transféré les tribus et les sous-tribus (sous-divisions reconnues comme supra-génériques par du CINB) au rang de sous-sections et séries. L'historique du placement des espèces de *Sargassum* subgen. *Sargassum* sect. *Malacocarpicae* au sein de ces sous-sections et séries est complexe et plusieurs espèces ont été transférées d'une sous-section à une autre (cf. Tseng et Lu 1992b pour exemples).

✓ *La section Acanthocarpicae*

D'après Setchell (1931), la plupart des espèces traditionnellement attribuées à la sect. *Acanthocarpicae* avaient dans un premier temps été attribuées au genre *Carpacanthus* Kützing. Par la suite, J. Agardh (1848) décrit la tribu *Acanthocarpa* J. Agardh avec huit espèces qu'il attribue à la section *Sargassum*, puis transfère la tribu au rang de série *Acanthocarpicae* (J. Agardh 1889), et finalement Abbott et al. (1988) élèvent la série au rang de section par conformité au CINB. Cette section est traditionnellement reconnue par la présence de réceptacles épineux (acanthocarpiques). Les espèces attribuées à cette section sont largement citées dans la littérature disponible sur la région Indopacifique, notamment *S. crassifolium*, *S. cristaefolium*, *S. echinocarpum*, *S. ilicifolium*, *S. oligocystum* et *S. swartzii*. Certaines de ces espèces ont fait l'objet de plusieurs études dans le but de résoudre des ambiguïtés d'identification liées principalement à des variations morphologiques des feuilles (Ajisaka et al. 1997, Ajisaka 2006).

✓ *La section Phyllocystae*

La section *Phyllocystae* Tseng (1985) est caractérisée par la présence de vésicules foliacées appelées phyllocystes. Elle a été placée par l'auteur au sein du subgen. *Bactrophyucus*. Sur la base d'analyses ADN du marqueur nucléaire *ITS-2* effectuées sur deux de ses espèces (*S. mcclurei* et *S. quinhonense*), Stiger et al. (2000, 2003) proposent le transfert de la sect. *Phyllocystae* du subgen. *Bactrophyucus* au subgen. *Sargassum*. Ce transfert crée des ambiguïtés taxonomiques puisque les espèces de la section *Phyllocystae* exhibent des réceptacles épineux, lesquels, au sein du sous-genre *Sargassum*, sont traditionnellement caractéristiques de la section *Acanthocarpicae*. Le caractère 'réceptacles épineux' a pu apparaître, ou réverser, indépendamment plusieurs fois au cours de l'évolution, et ne devrait donc pas être considéré comme ayant une valeur systématique. Selon Yoshida et al. (2002), la position taxonomique de la section *Phyllocystae* au sein du subgen. *Sargassum* doit être revue, et les auteurs recommandent l'analyse de plusieurs marqueurs ADN en considérant plusieurs espèces issues des trois sections traditionnelles du subgen. *Sargassum* (*Malacocarpicae*, *Acanthocarpicae* et *Zygocarpicae*). Il apparaît également essentiel d'inclure dans ces analyses l'espèce-type de la section *Phyllocystae* (*S. phyllocystum*) et de compléter le travail par des études morphologiques.

✓ *La place de Schizophycus*

La tribu *Schizophylla* J. Agardh (1848) était composée de cinq espèces. Lors de son élévation au rang de sous-genre, J. Agardh (1889) a transféré trois espèces au subgen. *Phyllotrichia*, une espèce au subgen. *Bactrophyucus*, et n'a conservé que *S. patens* dans le subgen. *Schizophycus*. De facto, *S. patens* représente l'espèce-type du subgen. *Schizophycus*. Plus tard, Womersley (1954) a proposé son transfert au sein du subgen. *Phyllotrichia* sur la base de similitudes morphologiques (Womersley 1954, Yoshida 1983). Sur la base d'une séquence ADN de l'espèce-type (*S. patens*), Stiger et al. (2000) et Yoshida et al. (2004) ont proposé de fusionner les sous-genres *Schizophycus* et *Sargassum*. Malgré ces résultats et sur la base de caractères morphologiques, Goldberg et Huisman (2004) ont préféré opter pour la proposition de Womersley (1954). Les vues divergentes de ces auteurs soulignent la nécessité de nouvelles études considérant à la fois des analyses morphologiques et des marqueurs ADN supplémentaires.

### 3.5. Difficultés taxonomiques

Des ambiguïtés de nomenclature ont été recensées dès l'établissement du genre *Sargassum* (Silva et al. 1996 p. 930). *Sargassum* est consensuellement reconnu comme un groupe difficile et nécessitant une importante révision taxonomique. Ces ambiguïtés taxonomiques se rencontrent à deux échelles: (i) celle des taxons terminaux, c'est-à-dire au niveau de la discrimination des espèces, et (ii) celle de la classification, c'est-à-dire au niveau de la répartition des espèces dans les différentes sous-divisions du genre.

### 3.5.1. Ambiguïtés au niveau spécifique

La classification et la description de la plupart des espèces datent du 19<sup>ème</sup> siècle avec principalement les travaux de C. Agardh (1820, 1824) et de J. Agardh (1848, 1889). Les monographies et les collections de ces auteurs sont représentatives de la taxonomie du genre à cette époque. Les diagnoses sont constituées pour la plupart d'un court paragraphe décrivant succinctement le matériel type. Ce dernier est représenté, dans la majorité des cas, par un échantillon sec, incomplet, en mauvais état, collecté en épave (laises de mer) dans une localité mal précisée lors des premiers voyages autour du monde. Sans connaissance des individus dans leur milieu naturel, ces auteurs et leurs contemporains ont pu décrire plusieurs taxons à partir de fragments appartenant à la même espèce. La situation est également aggravée par la teneur des diagnoses qui, sans illustration, peuvent correspondre à plusieurs espèces très différentes (obs. pers.). A cela s'ajoute encore la difficulté de localiser les collections et les spécimens types, dont certains ont probablement disparu, par exemple dans l'incendie du Muséum de Berlin lors de la Seconde Guerre Mondiale.

L'origine de ces premières confusions taxonomiques est sans aucun doute liée à la forte polymorphie du genre, certainement sous-estimée à cette époque. Les caractères morphologiques impliqués dans la taxonomie du genre *Sargassum* peuvent en effet montrer une part importante de variations phénotypiques en relation avec la diversité des habitats, les saisons ou même au sein d'une population (De Wreede 1976, Magruder 1988, Gavino et Trono 1992, Killar et al. 1992, Gillespie et Critchley 1997, 2001). Cette polymorphie a parfois été interprétée à tort comme des variations interspécifiques générant alors plusieurs épithètes pour une même espèce (Womersley et Bailey 1970, Guiry et Guiry 2008). Considérant cette variabilité morphologique, Grunow (1915, 1916a,b) a décrit de nombreuses variétés et formes, contribuant ainsi à la complexification du genre. Plusieurs de ces taxons infra-spécifiques sont aujourd'hui considérés comme superflus par divers auteurs (Womersley 1954, Yoshida 1987). A ce contexte s'ajoute un manque d'information concernant la variabilité morphologique des taxons. Identifier une espèce peut alors s'avérer hasardeux.

D'après Kilar et al. (1992), les ambiguïtés taxonomiques sont liées à l'existence d'une variabilité considérable au niveau de la description des espèces. Les auteurs listent 11 motifs potentiellement responsables de ces confusions taxonomiques: (i) une plasticité phénotypique importante, (ii) des formes ontogéniques variables, (iii) un polymorphisme important, (iv) des caractères morphologiques pouvant être absents (comme par exemple les vésicules ou les réceptacles), (v) une trop grande importance donnée à des caractères très variables comme les feuilles, (vi) l'hybridation qui peut générer des spécimens de formes intermédiaires, (vii) la possibilité de polyploïdie qui peut générer des morphologies divergentes, (viii) le nombre de variétés et de formes décrites dans la littérature, (ix) l'absence de représentation de la polymorphie par les spécimens types qui ne sont souvent que des fragments, (x) l'absence d'un consensus soulignant les caractères d'importance taxonomique, et (xi) l'absence d'information complète concernant l'écologie, le développement et de la reproduction de la

plupart des espèces. Afin de circonscrire la variabilité morphologique des taxons, Kilar et al. (1992) font plusieurs recommandations incluant notamment des études sur un nombre suffisant de spécimens à plusieurs saisons et issus de populations soumises à des conditions environnementales variées. Ces auteurs recommandent également des expériences de reproduction *in vitro* et des études génétiques.

### 3.5.2. Ambiguïtés au niveau des sous-divisions infra-génériques

Le classement des espèces dans les différentes sous-divisions du genre est souvent confus et ambigu (Wormersley 1954, Yoshida 1983) en raison de la combinaison (i) d'une forte polymorphie intra-spécifique et (ii) d'un système de classification basé sur un matériel ancien et fragmentaire. Par exemple, *S. mcclurei* a été placé au sein du subgen. *Arthrophyucus* lors de sa description (Setchell 1935c), puis transféré au subgen. *Bactrophyucus* section *Phyllocystae* (Tseng et al. 1985), et enfin au subgen. *Sargassum* lors du transfert de la section *Phyllocystae* à ce sous-genre par Stiger et al. (2000). Pour aider à résoudre ces ambiguïtés de classification, Yoshida (1983) a proposé de classer les sous-genres en deux groupes: (i) ceux avec des feuilles perpendiculaires aux rameaux (= orientées horizontalement) (*Bactrophyucus* et *Arthrophyucus*), et (ii) ceux avec des feuilles parallèles aux rameaux (= orientées verticalement) (*Phyllotrichia*, *Schizophycus* et *Sargassum*). Wormersley (1954), propose d'inclure le subgen. *Schizophycus* dans le subgen. *Sargassum*, et ne reconnaît pas les différentes sous-divisions (Tribus) du sous-genre *Phyllotrichia* (J. Agardh 1889) qui, selon lui, sont mal définies et basées sur des différences minimales. Dans leurs révisions du sous-genre *Sargassum* en Chine, Tseng et Lu (1992a, b, 1995a, b, c, 1997a, b, 1999, 2002a, b, c) clarifient et synthétisent les caractères ayant valeur taxonomique pour la distinction des sections, sous-sections, séries et groupes d'espèces recensés jusqu'alors dans la littérature dédiée à ce sous-genre. Toutefois, d'après Abbott (1992, p. 1-3), le système entier de classification du genre *Sargassum* est confus et dans certains cas trop vague pour être utile. L'auteur précise qu'il existe des inconsistances à tous les niveaux y compris au niveau de la distinction des sous-genres. Selon Abbott (1992), supprimer les sous-genres ne serait pas une solution, et une approche nouvelle de la taxonomie du groupe est nécessaire pour mieux appréhender la composition et l'organisation du genre *Sargassum*.

### 3.5.3. Apport des analyses ADN

Les analyses moléculaires de l'ADN offrent une méthode alternative pour évaluer les concepts taxonomiques, systématiques et phylogénétiques traditionnels. En phycologie, les études systématiques utilisant les acides nucléiques ont permis d'appréhender les phylogénies d'une façon nouvelle dès les années 80-90 (Olsen 1990). Depuis, de nombreuses études ont démontré l'utilité des marqueurs ADN dans la compréhension de l'histoire évolutive des taxons (Kooistra et al. 1992, Hoarau et al. 2007, Phillips et al. 2008a,b), de leurs relations phylogénétiques (Kogame et al. 1999, Coyer et al. 2006, De Clerck et al. 2006), ou dans la résolution d'ambiguïtés taxonomiques (Coyer et al. 2001, Hayden et al. 2003, Faye et al. 2004). Pour les Phaeophyceae, les premières phylogénies

complètes (Draisma et al. 2001, Rousseau et al. 2001) ont permis de confirmer la monophylie de la majorité des ordres alors que les Laminariales et les Sphacelariales apparaissent comme polyphylétiques. La phylogénie des Fucales a été explorée par plusieurs auteurs utilisant des marqueurs nucléaires SSU et LSU (ADNr) (Rousseau et al. 1997, Rousseau et Reviers 1999) ou chloroplastiques *psaA* (Cho et al. 2007). Ces études ont permis de mettre en évidence la monophylie des Fucales, ainsi que celle de la majorité des huit familles couramment attribuées à cet ordre à l'exception des Cystoseiraceae. Deux nouvelles familles ont été proposées et les Cystoseiraceae ont été fusionnées aux Sargassaceae. Un nombre considérable d'études ont été consacrées aux Fucales et en particulier aux espèces de *Fucus* qui ont un rôle clef dans les écosystèmes marins européens (Wallace et al. 2004, Engel et al. 2005, Coyer et al. 2006, Oudot-Le Secq et al. 2006). Néanmoins, peu d'auteurs se sont intéressés au genre *Sargassum* malgré son importance écologique dans les régions intertropicales. La première étude à tester la classification traditionnelle et les relations phylogéniques du genre *Sargassum* au moyen de phylogénies moléculaires date de la fin du XX<sup>ème</sup> siècle (Phillips 1998). Depuis, peu de marqueurs ADN ont été testés. Les études existantes se sont limitées au marqueur nucléaire *ITS-2* (ADNr) pour le subgen. *Bactrophyucus* (Yoshida et al. 2000, 2004, Stiger et al. 2000, 2003) et au marqueur chloroplastique *RubisCo* pour le sous-genre *Sargassum* (Phillips 1998, Phillips et Fredericq 2000, Phillips et al. 2005). Ces études ont toutefois permis de mettre en évidence certaines incohérences entre le système de classification traditionnel et les phylogénies moléculaires. Ainsi, sur la base d'une approche moléculaire, Stiger et al. (2000, 2003) ont proposé le transfert de la section *Phyllocystae* du subgen. *Bactrophyucus* au subgen. *Sargassum*, et de réduire le genre *Hizikia* Okamura au rang de section au sein du genre *Sargassum* subgen. *Bactrophyucus*. Avec les mêmes approches, et contrairement à Womersley (1954) qui avait proposé d'inclure les espèces du subgen. *Schizophycus* dans le subgen. *Phyllotrichia*, Yoshida et al. (2004) ont proposé leur transfert dans le subgen. *Sargassum*. Les réarrangements taxonomiques mis en évidence par les études moléculaires basées sur les marqueurs ADN, indiquent clairement que le genre *Sargassum* doit être révisé.

#### **4. Importance écologique du genre *Sargassum***

##### **4.1. Habitat benthique majeur**

Les Fucales sont importantes au plan écologique car elles représentent une composante majeure, souvent dominante, des « forêts » sous-marines tropicales et tempérées et des communautés intertidales (Nizamuddin 1962). Dans le Pacifique tropical et intertropical, les algueraies benthiques à *Sargassum* spp. représentent l'équivalent des algueraies à *Fucus* spp. ou *Cystoseira* spp. des zones tempérées de l'Hémisphère Nord (Nizamuddin 1962, Yoshida 1989, Phillips 1995, Thibaut et al. 2005). Les algueraies naturelles à sargasses, dont la canopée n'excède généralement pas une hauteur de deux mètres, jouent un rôle essentiel dans le cycle biologique de nombreuses espèces vivantes, en

leur apportant substrat, nourriture et protection contre les conditions environnementales difficiles (ex.: dessiccation, hydrodynamisme) et la prédation (McClanahan et al. 1994, Rossier et Kulbicki 2000, Godoy et Coutinho 2002, Leite et Turra 2003). Ce sont des lieux qui abritent une grande diversité d'invertébrés (amphipodes, polychètes, mollusques...) et qui jouent le rôle de nurseries pour de nombreuses espèces de poissons (Mukai 1971, Ornellas et Coutinho 1998, Barrabe 2003, Tanaka et Leite 2003, Abruto-Oropeza et al. 2007). A titre d'exemple, en Nouvelle-Calédonie, à surfaces équivalentes, il y aurait quatre fois plus de mollusques et de crustacés dans les algueraies à sargasses que dans les herbiers de Magnoliophytes marins (Barrabe 2003).

Il faut noter cependant que si la majorité des espèces du genre *Sargassum* sont benthiques, il existe dans l'Atlantique des formes pélagiques, en particulier *S. natans* (Linnaeus) Gaillon, qui forment des radeaux flottants (Børgesen 1914). Sous la contrainte de la circulation océanique et du vent, ces radeaux s'accumulent en plein océan et constituent un écosystème dérivant (Mer des Sargasses), très riche en espèces, et très hautement productif comparativement aux autres régions océaniques (Fine 1970, Lapointe 2005).

#### **4.2. Ingénieurs de l'écosystème et espèces clefs**

Le concept d'ingénieur de l'écosystème (*Ecosystem Engineer*) a été proposé par Jones et al. (1994) selon la définition suivante: "*Ecosystem engineers are organisms that directly or indirectly modulate the availability of resources to other species by causing physical state changes in biotic or abiotic materials. In so doing, they modify, maintain or create habitats*". D'après Wright et Jones (2006), la plupart des espèces, si ce n'est toutes, sont des ingénieurs de l'écosystème car toutes les espèces modifient, dans une certaine mesure, des paramètres biotiques ou abiotiques susceptibles d'avoir un effet sur d'autres espèces. Selon Jones et al. (1994), les effets engendrés par des organismes ingénieurs de l'écosystème sont d'autant plus importants que ces organismes sont présents en grand nombre, vivent en populations denses, et forment des structures persistantes occupant des surfaces importantes et modulant la disponibilité des ressources. Le concept d'ingénieur de l'écosystème a généré plusieurs controverses quant à son bien-fondé et sa définition par rapport au concept d'espèce « clef de voûte » (*keystone species*) (Wright et Jones, 2006).

La notion d'espèce « clef de voûte » date des années 1960. Elle a émergé à la suite d'une expérience *in situ* menée par Paine (1966) dans laquelle l'auteur a étudié les conséquences de la suppression d'un « top » prédateur, l'étoile de mer *Pisaster ochraceus* Brandt, 1835, sur les communautés littorales rocheuses de Californie. Ses résultats indiquent une réduction de la diversité de la communauté de 15 à 8 espèces. Le terme « clef de voûte » illustre l'effondrement du système provoqué par la suppression d'une seule pierre de l'édifice, ici l'étoile de mer. Plus tard, Power et al. (1996) définissent une espèce « clef de voûte » comme une espèce dont l'effet est important et disproportionné par rapport à son abondance. D'après Payton et al. (2002), le statut d'une espèce « clef de voûte » est entièrement

dépendant du contexte dans lequel elle se trouve, car l'importance d'une espèce au sein d'une communauté peut varier selon les conditions environnementales. Le statut d'espèce « clef de voûte » n'est donc pas une propriété intrinsèque de l'espèce mais son rôle fonctionnel dans un assemblage donné. Ainsi lorsqu'une espèce « clef de voûte » disparaît, une autre prend sa place dans le nouveau système.

Si l'on considère les définitions ci-dessus, les espèces de *Sargassum* structurant une algueraie sont des espèces ingénieurs de l'écosystème mais ne peuvent pas être considérées comme des espèces « clefs de voûte » (sensu Power 1996). Néanmoins d'après Payton et al. (2002), dans le cas où une espèce de l'écosystème est dominante en nombre ou en biomasse, elle peut être considérée comme une espèce clef « fondatrice » (*foundation stone species*). Dans ce cas la différence entre un ingénieur de l'écosystème et une espèce fondatrice n'est pas claire. Dugeon et Petraitis (2005) considèrent *Ascophyllum nodosum*, une Fucale structurant de nombreuses communautés du littoral rocheux nord-Atlantique, comme une espèce ingénieur de l'écosystème ou une espèce fondatrice, considérant les deux notions comme similaires. En conséquence, les définitions d'espèce fondatrice et d'ingénieur de l'écosystème mériteraient d'être précisées. Dans ce contexte, il est préférable de considérer les espèces de sargasses structurant d'importantes communautés récifo-lagonnaires comme des espèces ingénieurs de l'écosystème.

D'une façon générale, les espèces « clef de voûte » sont celles qui « supportent » l'édifice biologique - l'écosystème - le plus diversifié et le plus complexe possible pour des conditions environnementales naturelles données. Leur disparition entraîne l'effondrement de l'édifice. Dans le cas des algueraies, les espèces « clef de voûte » impliquées dans le maintien de la structure et de la diversité de ces communautés sont à rechercher parmi les top-prédateurs (par exemple: poissons, étoiles de mer, mollusques) qui contrôlent naturellement les populations d'herbivores (poissons, oursins et mollusques). Une réduction importante de la pression de prédation due à la régression des top-prédateurs (ex.: poissons) entraînera la prolifération d'herbivores (ex.: oursins) et la destruction des algueraies par surpâturage (*overgrazing*), avec des conséquences majeures sur la structure et la composition des communautés.

Inversement, dans les secteurs des récifs dominés par les coraux, les espèces « clef de voûte » sont les herbivores (par exemple: poissons, oursins, mollusques) qui inhibent le développement des macrophytes. Leur disparition permet la prolifération de ces dernières au détriment des coraux.

#### **4.3. Evolution des populations de sargasses: changements de communauté**

D'une manière générale, la distribution et l'abondance des macrophytes marins sont principalement influencées par la disponibilité des ressources (lumière, nutriments), la nature et la disponibilité du substrat, leur mode vie (fécondité, dispersion, recrutement), les stress physiques auxquels elles sont exposées (profondeur, exposition, salinité, température, cyclones, sédimentation) et les interactions



entre espèces (compétition, prédation, parasitisme, maladies) (Lobban et Harrison 1994, McCook 1999, Turner 2004). Les assemblages naturels sont capables d'adaptation à des fluctuations « normales » des conditions environnementales (par exemple les fluctuations saisonnières). Néanmoins, l'addition d'un stress supplémentaire d'origine naturelle ou anthropique, entraîne potentiellement un changement de communauté. Dans le cas d'algues tropicales à *Sargassum*, deux issues semblent possibles en cas de modification d'une des composantes essentielles à leur maintien: (i) une prolifération ou (ii) une régression.

#### 4.3.1. Prolifération

En milieu corallien, l'altération environnementale des récifs est souvent suivie d'un remplacement d'une communauté à dominance de coraux, complexe et riche en espèces, par une communauté peu structurée, dominée par quelques espèces de macrophytes marins (McCook 1999). Il est couramment reconnu que la prolifération de macrophytes en milieu corallien n'est pas liée à un seul facteur déclencheur mais à la combinaison de plusieurs facteurs dont les plus courants sont l'augmentation des concentrations en nutriments, la surpêche d'espèces herbivores, la réduction de la couverture corallienne et de manière générale la dégradation des récifs (McCook 1999, Szmant 2002, McCook et Diaz-Pulido 2004). L'augmentation de la concentration en nutriments favorise la croissance des populations de sargasses et contribue à la dégradation des récifs (Smantz 2002). La dégradation des récifs réduit la compétition pour l'espace et offre de nouveaux substrats durs pour le recrutement des zygotes et la colonisation par les sargasses (McCook et Diaz-Pulido 2004). Par exemple, l'augmentation de la sédimentation peut induire l'inhibition d'espèces compétitrices et/ou la réduction de l'intensité du broutage et être ainsi favorable à la prolifération des espèces de *Sargassum* (McCook 1999). La surpêche d'espèces herbivores a un effet négatif sur le contrôle des populations de sargasses. L'effet de la surpêche a été illustré dans une étude *in situ* de Bellwood et al. (2006) visant à simuler l'effet de la surpêche sur une portion de la Grande Barrière de Corail en Australie. Leurs résultats démontrent que la suppression, en particulier, du poisson perroquet *Scarus rivulatus* Valenciennes, 1840, est à l'origine de la prolifération des espèces de sargasses sur la Grande Barrière Australienne.

Un exemple bien documenté est celui des récifs de la Jamaïque où un ensemble de macrophytes, dont *Sargassum*, a proliféré de manière durable entraînant une modification de la communauté récifale (Hughes 1994). En 20 ans, la couverture corallienne est passée de 50% à moins de 5% alors que les macroalgues ont atteint un pourcentage de couverture de 90%. L'origine et la persistance de ce changement s'expliquent par la combinaison d'un ensemble de facteurs dont la surpêche, les dégâts causés au récif par deux ouragans ainsi que la quasi-disparition due à une épizootie des populations d'oursins, principaux prédateurs des algues (Hughes 1994). En Polynésie française, *S. mangarevense* prolifère sur les récifs des îles hautes (îles montagneuses par opposition aux îles basses ou atolls) depuis 1983 au détriment des coraux (Stiger et Payri, 1999a, b). Cette prolifération pourrait être liée à

l'apport de nutriments dans le lagon dû à l'élevage de cochons, à la sédimentation et à la surpêche (Hutchings et al. 1994, Smantz 2002). Dans une étude concernant les îles Samoa, Fidji et Tonga, Zann (1994) note que la surpêche et les techniques de pêche destructives sont pratiques courantes dans les trois régions. L'auteur souligne également la destruction des mangroves et des marais, entraînant une sédimentation importante dans les lagons, et la dégradation irréversible des récifs frangeants aux abords des zones les plus peuplées. Dans l'archipel Fidjien, la prolifération de *Sargassum* a été rapportée récemment (Lovell et Tamata 1996, Moseley et Aalbersberg 2003). Selon Moseley et Aalbersberg (2003), l'eutrophisation est reconnue comme une des plus grandes menaces pesant sur les récifs de l'île de Viti Levu. Par exemple d'après Lovell et Tamata (1996), sur l'île adjacente d'Ovalau, l'eutrophisation du milieu due à l'installation d'une usine de canne à sucre serait responsable du remplacement d'un récif corallien en « bonne santé » par un récif dominé par *S. polycystum*.

Il en va de même, dans certaines zones de Nouvelle-Calédonie où la forte pression anthropique est responsable de la détérioration du complexe récifal et de la prolifération des macrophytes marins, initiant ainsi un cycle pouvant aboutir à une modification radicale des écosystèmes littoraux. Au regard de ce qu'il s'est passé dans d'autres régions du monde, il convient donc de rester vigilant quant à l'évolution des populations de sargasses dans les lagons de Nouvelle-Calédonie.

#### 4.3.2. Régression

Selon Norton (1992), la perte de l'habitat est une des plus grandes menaces qui pèsent sur les macrophytes marins. Divers types de dégradations environnementales peuvent être à l'origine de la perte de l'habitat. La dégradation physico-chimique du milieu naturel (par exemple: hyper-sédimentation, turbidité, pollution, changement climatique) est susceptible d'entraîner la régression de certaines espèces sensibles alors qu'elle favorisera d'autres espèces plus résistantes à ces perturbations (Norton 1992, Arévalo et al. 2007). Dans le cas du genre *Sargassum*, de forts taux de sédimentation aux abords d'Adélaïde en Australie ont été désignés comme responsables de la dégradation des algueraies situées à proximité de la ville (Turner 2004). D'autres types de dégradation de l'habitat peuvent être cités comme ayant un impact négatif sur les populations de sargasses du Pacifique. C'est le cas en particulier des aménagements littoraux ayant recours au remblaiement du littoral. Au Japon, la régression des herbiers et des algueraies est principalement liée à l'utilisation importante de remblais pour palier le manque d'espace terrestre (Terawaki et al. 2003). Les dégâts sont tels que des programmes de restauration des algueraies à *Sargassum* ont été entrepris (Terawaki et al. 2003). Ces programmes de restauration utilisent plusieurs techniques dont l'aménagement de l'habitat, la construction de substrats artificiels et la transplantation d'individus cultivés.

La surpêche peut également représenter une menace pour les populations de sargasses, soit directement comme dans les pays asiatiques où les populations naturelles de sargasses sont exploitées (Prud'homme van Reine 2002), soit indirectement par la surexploitation des prédateurs qui peut entraîner la prolifération des herbivores et un surpâturage des macrophytes (Tuan et Hambrey 2000).

Ainsi Bellwood et al. (2006) ont démontré l'importance du poisson papillon *Platax pinnatus* Linnaeus, 1758, dans les phénomènes de régression des algueraies de sargasses de la Grande Barrière Australienne.

La prolifération d'espèces exotiques compétitrices représente également un risque non négligeable vue l'augmentation considérable du trafic maritime et de l'aquaculture principaux vecteurs d'introduction d'espèces marines (Nelson 1999).

Les évènements climatiques cycliques et les changements climatiques (réchauffement global, intensité et fréquence des perturbations atmosphériques et des cyclones, modification de la circulation océanique) peuvent être à l'origine de la disparition de certaines espèces (Keser et al. 2005). Des études ont montré la sensibilité de certaines algues à des températures élevées (e.g. Luning et Freshwater 1988). Keser et al. (2005) soulignent que l'augmentation de la température de l'eau de mer est un facteur stressant pour la Fucales *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. Aux îles Galápagos, à la suite d'évènements ENSO (El Niño-Southern Oscillation) à la fin du 20ème siècle, plusieurs populations de sargasses ont été sévèrement diminuées. En conséquence, plusieurs espèces endémiques ont été proposées pour un classement en espèces « menacées » par l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) (Miller et al. 2007b). La sensibilité des populations de sargasses par rapport au réchauffement climatique ne semble pas avoir été étudiée expérimentalement. Au Japon, dans une étude prospective sur les effets d'un réchauffement global sur les sargasses, Komatsu et al. (2008) énumèrent les changements possibles suivants: (i) une réduction d'abondance des espèces, (ii) une baisse de la quantité de *Sargassum* en épaves dans le courant Kuroshio au sud-est du Japon, (iii) une régression subséquente de *S. horneri* (Turner) C. Agardh dont la reproduction et la dispersion sont proportionnelles à la quantité d'algues dérivantes, (iv) enfin, le remplacement de *S. horneri* par des espèces sub-tropicales comme *S. tenuifolium* Yamada.

#### 4.4. Espèces de *Sargassum* invasives

Le genre *Sargassum* retient l'attention depuis de nombreuses années du fait de l'extension géographique et du comportement invasif de certaines espèces comme *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur les côtes Pacifique de l'Amérique du Nord et Atlantique d'Europe (Boudouresque et al. 1985, Critchley et al. 1990, Cosson, 1999, Plouguerné et al. 2006). Dans le Pacifique, les cas d'introduction d'espèces de *Sargassum* sont rares. D'après Nelson (1999), *S. verruculosum* C. Agardh aurait été introduite en Nouvelle-Zélande, néanmoins il n'existe pas d'étude précise à ce sujet. Plus récemment, Miller et al. (2007a) ont rapporté l'introduction et la prolifération de l'espèce japonaise *Sargassum filicinum* Harvey le long des côtes de Californie. Selon les auteurs, *S. filicinum*, comme *S. muticum*, montre de bonnes capacités de dispersion et de colonisation. Des fragments de aux rameaux fertiles flottant grâce à la présence de vésicules aérifères peuvent se disperser localement et libérer des zygotes qui permettront la colonisation d'une nouvelle région. Le caractère monoïque et la possibilité

d'autofécondation de cette espèce favorisent également sa capacité de dispersion (Miller et al. 2007a). Plusieurs modes d'introduction de ces espèces sont possibles. Dans le cas de l'introduction de *S. muticum* sur les côtes européennes, c'est l'importation de naissains d'huîtres provenant du Japon qui serait le vecteur principal (Critchley 1983). Dans le cas de *S. filicinum*, le transport de zygotes sur la coque des bateaux ou dans les eaux de ballast pourrait être responsable de l'introduction de l'espèce japonaise en Californie (Miller et al. 2007a). D'après Nelson (1999), l'origine de la majorité des espèces de macrophytes introduits en Nouvelle-Zélande serait liée aux activités portuaires; l'aquaculture serait également responsable de l'introduction de certaines espèces. Les capacités des espèces introduites à s'établir et à coloniser, ainsi que leur impact sur la flore et la faune locales, sont très variables d'une espèce à l'autre. Néanmoins, l'introduction de certaines espèces peut avoir de lourdes conséquences écologiques. Une fois établie dans une nouvelle région, l'espèce *S. muticum* peut produire des biomasses importantes et par conséquent entrer en compétition pour l'espace et la lumière avec les espèces locales (Critchley et al. 1990). Par exemple au Danemark, Staehr et al. (2000) ont montré que les changements significatifs dans la structure des communautés de macrophytes locaux est étroitement corrélée à la colonisation par *S. muticum*. Les auteurs soulignent la diminution de l'aire de répartition d'espèces indigènes appartenant aux genres *Laminaria* J.V. Lamouroux, *Fucus* Linnaeus et *Codium* Stackhouse, indiquant une compétition avec *S. muticum* pour l'occupation des substrats durs et la lumière.

## **5. Importance économique**

### **5.1. Molécules actives**

Les algues sont utilisées dans de nombreux pays à des fins alimentaires, agronomiques ou industrielles (Prud'homme van Reine et Trono 2002). Les sargasses, en particulier, sont récoltées et utilisées dans de nombreux pays asiatiques pour leurs propriétés médicinales (Masuda et al. 1993, Hong et al. 2007), comme aliments (Wondimu et al. 2007), comme fertilisants (Sivasankari et al. 2006) ou pour leur teneur en alginates (industries textile et agroalimentaire) (Saraswathi et al. 2003). Elles peuvent être également source de composés à activité anti-inflammatoires (Dar et al. 2007). Dans sa synthèse sur les utilisations en médecine et en pharmacologie de produits naturels issus des algues, Smit (2004) souligne différentes propriétés attribuées aux sargasses: des propriétés antivirales, stimulantes pour la genèse des vaisseaux sanguins, anticancéreuses, réductrices de la prolifération des cellules, fibrinolytiques, antithrombiques et anticoagulantes. Les sargasses renferment également des composés phénoliques (Stiger et al. 2004, Plougerné et al. 2006), aux propriétés antioxydantes et antimicrobiennes, intéressant les domaines de la cosmétologie et de la pharmacie (cf. programme CRISP « Biodiversité et valorisation des Substances marines actives »).

## 5.2. Industrie agro-alimentaire et agriculture

D'autres études démontrent qu'il est possible d'incorporer jusqu'à 25% de sargasses dans de la nourriture pour animaux afin d'en diminuer le coût (Casa-Valdez et al. 2006a). L'addition de sargasse dans la nourriture donnée aux crevettes d'élevage permettrait même de les protéger contre certains virus ou de diminuer leur taux de cholestérol (Chotigeat et al. 2004, Casas-Valdez et al. 2006b). D'autre part, on peut trouver en vente sur internet de nombreux fertilisants biologiques, élaborés à partir de sargasses. Ils sont vendus comme fertilisants naturels, non toxiques, non polluants et riches en éléments traces et en hormones de croissance. Une étude bioprospectrice visant à valoriser la biomasse algale de Polynésie française a mise en évidence l'utilité de *Sargassum mangarevense* pour améliorer la croissance du maïs (Zubia 2003). D'autre part, divers extraits de *Sargassum muticum* ont montré une activité contre les micro-organismes responsables du micro-fouling en milieu marin (Plouguerné et al. 2008). L'extrait dichlorométhane, le plus actif, pourrait alors remplacer les produits chimiques, toxiques, dans les peintures antifouling, couramment utilisées pour protéger les coques des bateaux. De nombreuses études ont également mis en évidence les capacités d'adsorption (= biosorption) des sargasses pour les métaux lourds (cf. la synthèse proposée par Davis et al. 2003). Les sargasses ont également des capacités de biosorption pour les métaux lourds tels que  $Cd^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ,  $Pb^{2+}$  et  $Ni^{2+}$  (Davis et al. 2003, Sheng et al. 2004). Ainsi la biomasse des sargasses échouées sur les plages pourrait devenir un biosorbant efficace à coût réduit pour le traitement d'effluents industriels par exemple (Davis et al. 2000, Strik et Staden 2000, Pinto Padilha et al. 2005).

De manière générale, le potentiel économique des sargasses est mis en valeur par de nombreuses études documentant leurs propriétés et utilisations. Néanmoins, chaque espèce peut présenter un potentiel différent et les stocks pourraient être limités (Prud'homme van Reine 2002). De plus, l'exploitation des macrophytes marins peut avoir de lourdes conséquences écologiques, en particulier lorsqu'ils structurent un habitat majeur, ainsi une étude de gestion est nécessaire avant toute exploitation de biomasse valorisable.

## 6. Cas d'étude: la Nouvelle-Calédonie

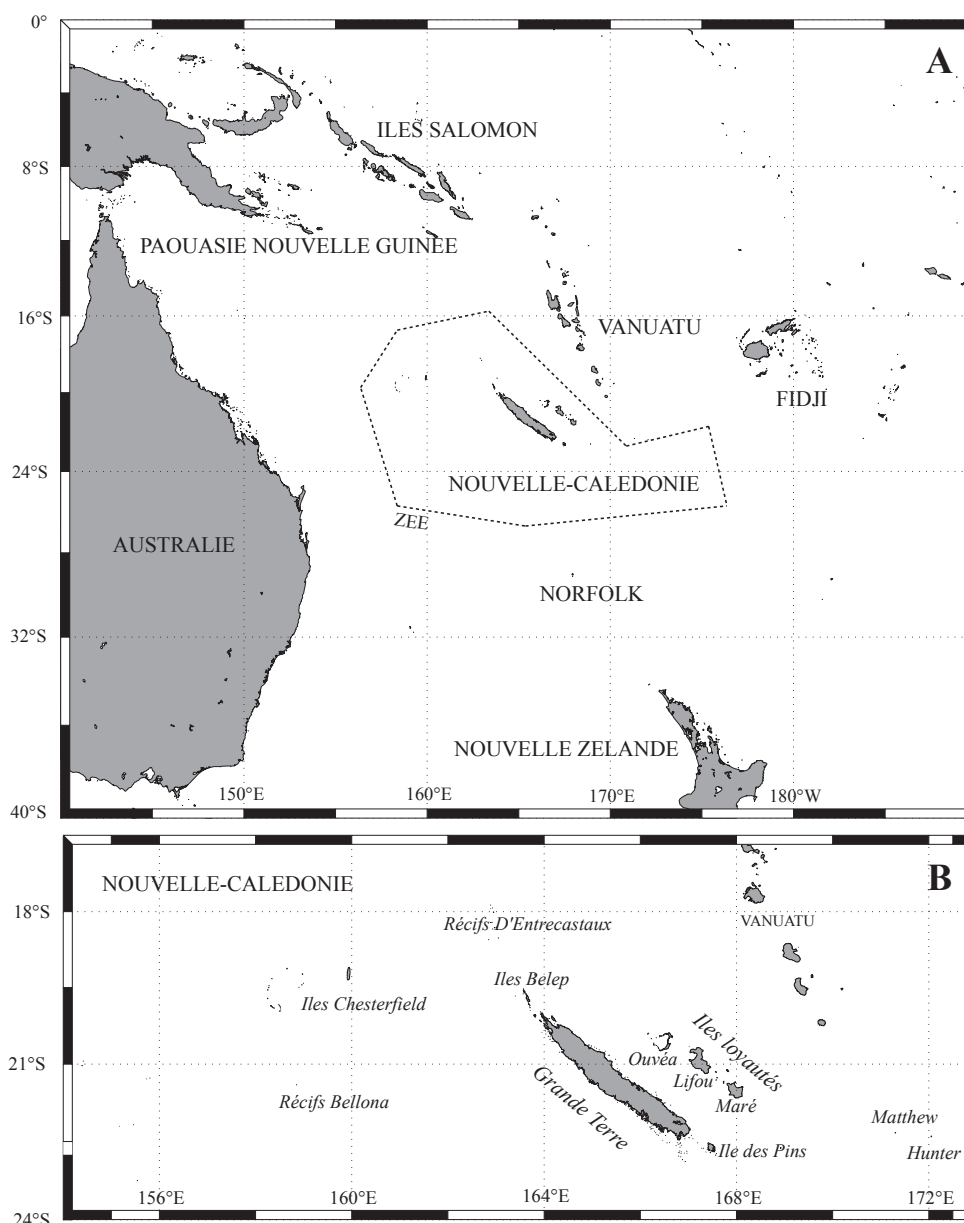
### 6.1. Situation géographique et climatique

Située dans le Pacifique sud-ouest ( $18^{\circ}$ - $23^{\circ}$  S et  $162^{\circ}$ - $168^{\circ}$  E), à l'est de l'Australie et au nord-est de la Nouvelle-Zélande, l'archipel de la Nouvelle-Calédonie est constitué d'une île principale d'environ 400 km de long et 60 km de large: la Grande-Terre, entourée des îles Loyauté, situées à l'est (principalement Ouvéa, Lifou, Tiga et Maré), de l'île des Pins au sud et des îles Béleps situées dans le Grand Lagon Nord qui s'étend jusqu'au Grand Passage. Au-delà vers le nord un ensemble d'îles coralliennes forment les récifs d'Entrecasteaux, tandis qu'à l'ouest à mi-chemin de l'Australie s'étale

le vaste plateau corallien des Bellona-Chesterfield-Bampton. Au sud, les formations récifales de la Corne Sud à l'ouest et le complexe récifal de l'Ile des Pins à l'est délimitent le Grand Lagon Sud (Fig. I.10). La Nouvelle-Calédonie est bordée à l'ouest par la Mer de Corail et à l'est par l'océan Pacifique. La Grande-Terre est entourée d'un lagon considéré comme le plus grand du monde, avec une superficie approximative de 19 000 km<sup>2</sup>. La barrière récifale qui l'entoure est considérée comme la deuxième plus longue du monde, avec environ 1 600 km de récif linéaire continu (Andréfouët et Torres-Pulliza 2004). A la limite entre zone intertropicale et tempérée, la Nouvelle-Calédonie est caractérisée par un climat tropical, avec deux saisons marquées: une saison chaude et pluvieuse de mi-novembre à mi-avril, et une saison fraîche et sèche de mi-mai à mi-septembre. Les Alizés soufflant d'est à sud-est sont largement dominants et très souvent forts (> 35 km/h). Des vents d'ouest sont également fréquents durant la saison fraîche et lors de dépressions ou de cyclones. Les conditions climatiques qui baignent la Nouvelle-Calédonie sont résumées dans l'article de synthèse de Maes et al. (2007) ([www.ird.c/biodec](http://www.ird.c/biodec)).

## **6.2. Diversité d'habitats récifo-lagonaires**

La richesse géomorphologique du lagon et des récifs néo-calédoniens est à l'origine d'une grande diversité d'habitats et de communautés benthiques. Travaillant sur la base d'images satellitaires, Andréfouët et al. (2007) utilisent une typologie appelée « Millenium » pour décrire la diversité des complexes récifaux néo-calédoniens. Les classes morphologiques de la typologie Millenium ont été choisies de manière à refléter, non seulement les processus géomorphologiques, mais aussi et principalement la diversité d'habitats destinée à plusieurs applications dont l'étude de la biodiversité. Ainsi, la Grande-Terre est considérée comme un continent alors que l'Ile des Pins, Balabio, Yandé et les Beleps sont décrites comme des îles continentales, satellites de la Grande-Terre. Les récifs d'Entrecasteaux et les îles Maré, Lifou et Tiga sont reconnus comme des îles océaniques. Finalement, Ouvéa qui possède un grand lagon avec une couronne soulevée et des îlots, est reconnue comme un atoll océanique. Andréfouët et al. (2007) considèrent la Nouvelle-Calédonie comme une région présentant une des diversités récifales les plus complexes au monde. Cette diversité inclut des récifs océaniques et continentaux qui forment des îles, des atolls, des banquettes, des récifs soulevés, des récifs immergés, des récifs frangeants, des récifs-barrières, des récifs en patch (isolés), et des lagons profonds ou peu profonds. Ces récifs montrent des expositions hydrodynamiques, des distances à la côte et des profondeurs variées. La diversité géomorphologique des récifs et lagons néo-calédoniens est décrite dans l'article de synthèse de Andréfouët et al. (2007, [www.ird.nc/biodec](http://www.ird.nc/biodec)). La diversité des récifs et lagons tient également à l'histoire géologique complexe de la Nouvelle-Calédonie résumée par Pelletier (2007, [www.ird.nc/biodec](http://www.ird.nc/biodec)).



**Fig. I.10.** Situation géographique (A) de la Zone Economique Exclusive (ZEE, ligne pointillée) de Nouvelle-Calédonie, et (B) des îles et récifs néo-calédoniens.

### 6.3. Biodiversité des récifs et lagons néo-calédoniens

A l'occasion d'un forum sur la Biodiversité des écosystèmes coralliens (BIODEC) en 2007 ([www.ird.nc/biodec](http://www.ird.nc/biodec)), la biodiversité néo-calédonienne marine recensée à nos jours a été évaluée à 9372 espèces, appartenant à 3582 genres et 1107 familles différentes (Payri et Richer de Forges 2007) (Tableau I.4). Néanmoins, cet inventaire représente seulement la biodiversité connue et de nombreuses espèces restent à recenser et à décrire. Beaucoup de groupes sont encore mal échantillonnés et insuffisamment étudiés, en particulier, les fonds durs coralliens des récifs intermédiaires et surtout les pentes externes du récif-barrière (Payri et Richer de Forges 2007). Sur la base de la littérature disponible mais également de nouvelles collectes, Payri (2007) a recensé 443 espèces de macrophytes

pour la Nouvelle-Calédonie, représentant 62 familles et 185 genres. Cependant, ceci n'est qu'une vision partielle de la diversité réelle puisque de récentes et importantes collections provenant de régions encore jamais étudiées (Côte Oubliée, Chesterfield, Bellona, récifs D'Entrecasteaux) sont en cours d'étude (Payri 2007).

**Tableau I.4.** Diversité faunistique et floristique marines de Nouvelle-Calédonie d'après Payri et De Forges (2007).

Taxa	Familles	Genres	Espèces	Auteurs <sup>1</sup>
Mangroves flora	16	26	34	J. Munzinger & M. Lebigre
Foraminifera	99	226	585	J-P. Debenay & G. Cabioch
Marine macrophytes	64	191	454	C. Payri
Porifera	54	94	149	J. Hooper & M. Schlacher-Hoenlinger
Hydrozoa	16	34	109	N. Gravier-Bonnet
Actinia	2	10	13	D. Fautin
Ceriantha	2	2	5	T. Molodtsova
Antipatharia	5	8	21	T. Molodtsova
Stylasterida	1	12	49	A. Lindner
Zoantharia	3	7	11	F. Sinniger
Alcyonaria	8	20	173	L. Van Ofwegen
Gorgonacea	13	45	93	M. Grasshoff
Scleractinia	17	66	310	M. Pichon
Bryozoa	85	190	407	D. Gordon
Brachiopoda	3	3	4	A. Bittner
Phoronida	1	2	4	C. Emig
Fish parasites	28	70	130	J.L. Justine
Polychaeta	34	145	286	F. Pleijel
Mollusca	160	669	2151	P. Bouchet <i>et al.</i>
Pycnogonida	9	24	74	R. Bamber
Copepoda	45	119	313	G. Boxshall & R. Huys
Isopoda	16	54	83	N. Bruce
Ostracoda	16	47	70	L. Kornicker & R. Maddox
Amphipoda	58	121	198	J. Lowry
Cirripedia	20	53	166	D. Jones
Caridea	13	70	154	T.Y. Chan
Peneoidea	6	30	102	A. Crosnier
Macroura	2	7	12	T.Y. Chan
Thalassinidea	8	14	26	P. Worschak
Galattheoidea	2	24	141	E. MacPherson
Paguroidea	4	27	90	P. MacLaughlin
Brachyura	42	268	552	B. Richer de Forges & P. Ng
Stomatopoda	9	35	62	S. Ayhong
Echinodermata	61	135	257	N. Ameziane
Tunicata	12	86	290	F. Monniot
Fish	152	596	1695	R. Fricke & M. Kulbicki
Sea-Snakes	1	7	15	I. Ineich
Sea turtles	2	3	4	D'Auzon
Sea birds	11	24	55	J. Spaggiari <i>et al.</i>
Sea mammals	7	18	25	C. Garrigue
<b>Total</b>	<b>1107</b>	<b>3582</b>	<b>9372</b>	

<sup>1</sup>, Références issues de Payri et De Forges (2007).

#### 6.4. Etat des connaissances sur les espèces de *Sargassum* de la Nouvelle-Calédonie

En Nouvelle-Calédonie, les sargasses forment des grandes algueraies dans le lagon et structurent un des habitats majeurs pour de nombreuses espèces (Rossier et Kulbicki 2000). Néanmoins il n'existe pas de données concernant leur distribution, leur biologie ou leur écologie. Les premières collections



phycologiques disponibles pour la Nouvelle-Calédonie datent de la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle et la première liste d'espèces de *Sargassum* néo-calédoniennes datent des travaux de Grunow (1915, 1916a, b). Ces travaux recensent 25 taxons et sont basés sur l'étude des collections propres de l'auteur en 1884, principalement aux abords de la capitale Nouméa (sud-ouest de la Grande-Terre), ainsi que les collections de E. Vieillard et B. Balansa réalisées entre 1850 et 1872 provenant pour la majorité du sud-ouest et de l'est de la Grande-Terre. Par la suite, Catala (1950) et May (1953, 1966) listent 15 taxons supplémentaires basés sur des spécimens collectés par Mme. Catala à l'anse Vata et à l'îlot Canard situés dans le lagon de Nouméa. Dans leur catalogue des algues de Nouvelle-Calédonie, Garrigue et Tsuda (1988) recensent seulement 28 taxons à partir des études précédemment publiées, considérant partiellement les travaux de Grunow (1915, 1916a,b). Enfin, Noro et Abbott (1994) identifient cinq taxons de plus d'après l'étude de la collection de G. Valet. Au total 45 épithètes différentes sont attribuées aux sargasses de Nouvelle-Calédonie. Aucune étude taxonomique n'a encore réévalué ces taxons, néanmoins Payri (2007) recommande que les listes disponibles soient révisées. De manière générale pour la région Sud du Pacifique et en particulier pour la Nouvelle-Calédonie, l'identification au niveau spécifique est compliquée par le manque de connaissances des populations de sargasses à l'échelle de la région et par l'absence de clefs d'identification au niveau spécifique. Lorsque ces clefs d'identification existent, elles sont généralement anciennes, peu précises et par conséquent l'identification des espèces est souvent incertaine.

## 7. Problématiques et objectifs de la thèse

Les différents points abordés dans cette introduction soulignent l'intérêt du genre *Sargassum* en tant que groupe taxonomique, son rôle écologique et son potentiel économique. Néanmoins, La polymorphie du genre est à l'origine d'ambiguïtés taxonomiques depuis sa description par C. Agardh en 1820. Depuis de nombreux taxons ont été décrits et il apparaît évident que les 839 taxons listés par Guiry et Guiry (2008) ne sont pas tous actuels. Un tiers d'entre-eux sont d'ailleurs déjà considérés comme synonymes ou au statut incertain (Guiry et Guiry 2008). La Nouvelle-Calédonie représente un des hot-spots de la biodiversité du genre *Sargassum*, mais les listes d'espèces disponibles sont fragmentaires, anciennes et incomplètes, et leur distribution est mal connue. De plus, en Nouvelle-Calédonie, les sargasses forment de grandes algueraies mais il n'existe aucune étude traitant de leur importance écologique ou de leur potentiel économique. Dans ce contexte plusieurs questions se posent:

- **Quelle est la réelle diversité du genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie ?**
- **Quelles sont l'étendue et la biomasse des algueraies de Nouvelle-Calédonie ?**
- **Comment les espèces sont-elles distribuées géographiquement ?**

Afin de répondre à ces questions, quatre objectifs principaux ont été fixés à cette thèse:

- 1/ Réévaluer la diversité spécifique du genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie.
- 2/ Evaluer la diversité, la biomasse, la distribution et l'étendue des algueraies à *Sargassum* spp. dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie.
- 3/ Réévaluer la diversité spécifique du genre *Sargassum* dans les autres îles du Pacifique Sud afin de décrire la distribution des espèces dans cette région.
- 4/ Proposer des révisions de la classification afin de résoudre les ambiguïtés taxonomiques rencontrées.

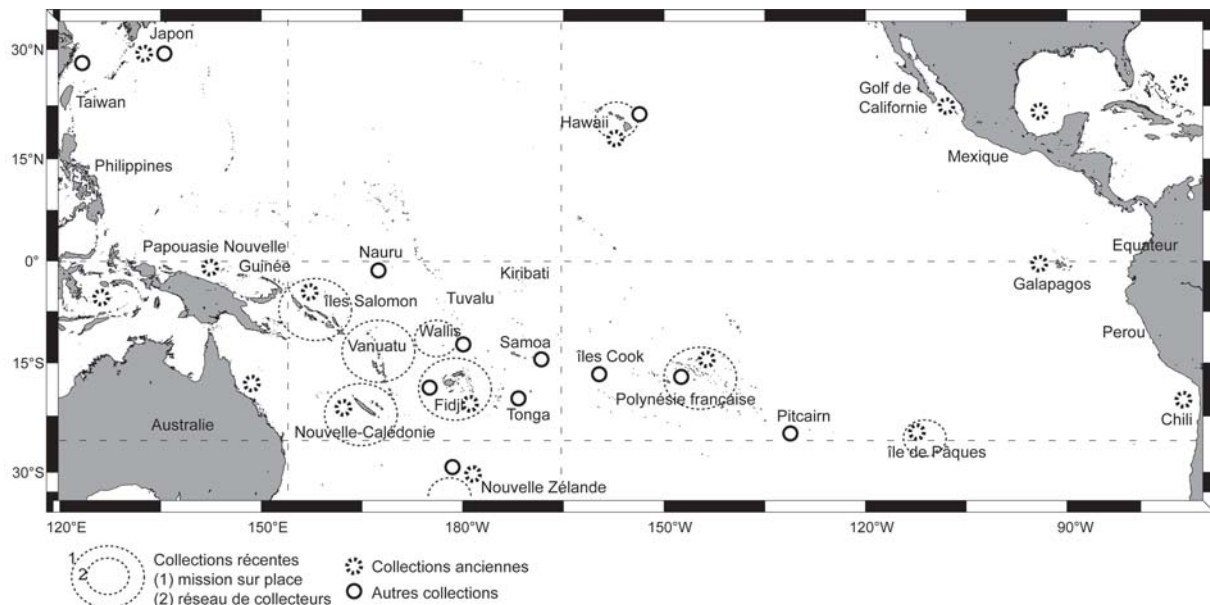


***CHAPITRE II***  
***MATERIEL ET METHODES GENERALES***



## 1. Sites d'étude en Nouvelle-Calédonie et dans le Pacifique Sud

Les sites d'étude ciblés au cours de la thèse sont représentés sur la Fig. II.1. Les campagnes d'échantillonnage et les collections correspondantes sont détaillées dans la partie relative au matériel étudié (chapitre II.2. ci-après).



**Fig. II.1.** Origine géographique des collections disponibles pour le Pacifique.

## 2. Matériel étudié

### 2.1. Collections historiques

#### 2.1.1. La collection A. Grunow

En Nouvelle-Calédonie, les premières collections phycologiques sont celles de E. Vieillard, chirurgien de la Marine Nationale basé successivement à Balade, Wagap, Canala, et Gatope de 1855 à 1860 et de 1863 à 1867. De 1869 à 1872, B. Balansa, un naturaliste français envoyé en mission en Nouvelle-Calédonie par le Muséum national d'histoire naturelle de Paris, a également échantillonné plusieurs localités de la côte est et du sud de la Grande-Terre. Les collections de ces collecteurs sont conservées principalement au Muséum national d'histoire naturelle de Paris (PC) mais on trouve également quelques spécimens au Naturhistorisches Museum de Vienne (W). Ces spécimens ont été étudiés principalement par l'autrichien A. Grunow (Grunow 1915, 1916a, b) qui a lui-même constitué une collection (conservée à W) relativement abondante en Nouvelle-Calédonie en 1884. Les collections de Sargasses annotées par A. Grunow de Nouvelle-Calédonie (Grunow 1915, 1916a, b) et celles disponibles pour les autres îles du Pacifique Sud (Grunow 1874, 1889) que nous avons étudiées, ont été prêtées par les conservateurs de W, U. Passauer puis A. Ingersheim (spécimens ou numérisation à

haute résolution des planches d'herbier). Plus d'une soixantaine de spécimens originaires de la Nouvelle-Calédonie, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, la Polynésie française et les îles Samoa ont été étudiés.

#### 2.1.2. La collection C. et J. Agardh

La majorité des spécimens types des espèces de *Sargassum* décrites par C. et J. Agardh (C. Agardh 1820, 1824, J. Agardh 1848, 1889) est conservée dans l'*Herbarium* du Botanical Museum de Lund (LD) en Suède. La collection ancienne et fragile n'a pu être empruntée et l'étude a été réalisée au cours d'une mission de 10 jours sur place grâce à l'accueil du conservateur P. Lassen. La totalité de la collection a été consultée, plus de 200 spécimens d'intérêt pour l'étude du genre *Sargassum* (tous sous-genres confondus) dans le Pacifique Sud ont été photographiés et répertoriés. Les spécimens types de nombreux taxons ont été identifiés grâce aux ouvrages de C. et J. Agardh (C. Agardh 1820, 1824, J. Agardh 1848, 1889).

#### 2.1.3. La collection W.A. Setchell et W.R. Taylor

La collection des îles Salomon de W.A. Setchell (Setchell 1935b) et les collections des îles Galapagos de W.A. Setchell (Setchell 1937) et de W.R. Taylor (Taylor 1945), conservées dans l'*herbarium* de l'Université de Californie à Berkeley (UC Berkeley), ont été étudiées grâce à des images numérisées haute résolution des planches d'herbier fournies par la conservatrice K.A. Miller.

#### 2.1.4. La collection de Madame Catala

La collection de Madame Catala est composée de spécimens collectés en Nouvelle-Calédonie principalement à Nouméa à proximité de l'anse Vata et de l'île aux canards. Cette collection a été étudiée en détail par V. May (May 1953, 1966), elle est conservée dans l'*herbarium* du Royal Botanic Garden de Sydney (NSW). Les spécimens de *Sargassum* annotés par Madame Catala et V. May ont été étudiés grâce à des images numérisées haute résolution des planches d'herbier fournies par A. Millar, conservateur au Royal Botanic Garden.

#### 2.1.5. La collection du Muséum national d'histoire naturelle de Paris

La collection de *Sargassum* de l'*Herbarium* de cryptogamie du Musée national d'histoire naturelle de Paris (PC) a été étudiée sur place en janvier 2005 (Collection générale, Collection Montagne, Collection Thuret) et grâce à l'envoi de nombreuses images haute résolution des planches d'herbier, par le conservateur de l'herbier, B. de Reviers. L'*Herbarium* de cryptogamie abrite en particulier les collections de Montagne et Bory de Saint-Vincent mais également les collections de Vieillard et Balansa annotées par Grunow, et des exsiccatae d'autres collections comme celle des îles Salomons de Womersley et Bailey ou celle de Polynésie française de Setchell.

#### 2.1.6. Autres collections anciennes

Plusieurs spécimens du British Museum de Londres (BM), et en particulier des types de certaines espèces de *Fucus* de Turner (basionymes de plusieurs espèces de *Sargassum*), ont été empruntés grâce à la collaboration de la conservatrice J. Bryant. La collection de *Sargassum* du Trinity College de Dublin (TCD) a pu être étudiée dans sa totalité grâce à des photographies prises par F. Mineur lors d'une visite de l'herbier et à des images numérisées haute résolution fournies par les conservateurs J. Parnell et S. Penne. Une partie de la collection d'Inde de C.K. Greville (Greville 1850) a été numérisée et envoyée par A. Smith, le conservateur au Royal Botanic Garden d'Edinbourg (E). La collection de *Sargassum* du Muséum de Copenhague (C) a été visitée grâce à la collaboration de la conservatrice R. Nielsen. Elle contient plusieurs exsiccatae australiens de la collection de C. et J. Agardh, et polynésiens de la collection de W.A. Setchell. Les collections de *Sargassum* de Fidji de Garbary et Chapman ont également été prêtées par les conservateurs d'UBC (J. Whitton) et d'UC-Santa Barbara (D. Chapman).

### 2.2. Spécimens types

De nombreux spécimens types ont été étudiés durant la thèse soit par l'examen direct des spécimens, sur place ou grâce à un prêt, soit à partir de images numérisées haute résolution des planches d'herbier. Une liste non exhaustive de tous les types examinés est donnée en Annexes I et II. La majorité des spécimens types du genre *Sargassum* sont conservés dans la collection de C. et J. Agardh à LD et de Turner à BM, de nombreux types se trouvent aussi dans les collections de Montagne et Bory de Saint-Vincent (PC), de Setchell (UC-Berkeley), de Greville (E), de Grunow (W), de Harvey (TCD), de Sonder (MEL) et de Taylor (UC-Berkeley). Les types d'autres auteurs ont été trouvés de façon plus ponctuelle dans divers *herbaria* tels que BISH, GB, L, MEL, NSW, NY, TCD, et US. La collection de C.K. Tseng et Lu Baoren conservée à AST (Quingdao, China) abrite de nombreux types, néanmoins, cette collection n'est accessible que sur visite car il n'y a pas de conservateur disponible pour traiter les prêts (envoi de spécimens ou d'images numérisées haute résolution). Des photographies de certains de ces types (spécimens entiers et de détails) ont été réalisées par P.O. Ang lors d'une mission sur place.

### 2.3. Collections récentes

Plusieurs collections récentes sont conservées dans les *herbaria* de l'Université du Pacifique à Fidji (SUVA-A), du Bishop Museum à Hawaii (BISH), de l'Université de Polynésie française à Tahiti (UPF) et du Muséum de Nouvelle-Zélande à Wellington (WELT). Elles abritent de riches collections de spécimens collectés dans le Pacifique Sud au cours des 50 dernières années et concernent principalement: l'archipel de Cook, de Fidji, de Hawaii, de Polynésie française et des Samoa, la



Nouvelle-Zélande (île du Nord, îles Kermadec, îles Three Kings) l'île de Pâques, de Pitcairn, de Nauru, et de Wallis.

## 2.4. Campagnes d'échantillonnage

### 2.4.1. La Polynésie française

Les spécimens étudiés appartiennent à l'*Herbarium* de l'Université de Polynésie française (UPF). Il s'agit de 118 spécimens collectés au cours de campagnes réalisées dans l'archipel des Australes en 2002 par C. Payri et A. N'Yeurt et l'archipel de la Société en 2003 par C. Payri et V. Stiger. Pour la majorité des spécimens, des échantillons conservés dans du *Silicagel* sont disponibles.

### 2.4.2. La Nouvelle-Calédonie

Pour l'inventaire des espèces de Nouvelle-Calédonie, plus de 200 stations ont été prospectées (L. Mattio et C. Payri) autour de la Grande-Terre, des îles Loyautés, de l'île des Pins et du plateau corallien des Bellona-Chesterfield. Les collectes ont été effectuées grâce aux moyens navigants de l'IRD de Nouméa au cours de sorties à la journée à bord des N.O. Coris, Diodon, Aldric (lagon sud-ouest principalement) ou en missions océanographiques de plusieurs semaines à bord du N.O. ALIS (île des Pins, îles Loyautés, Côte Oubliée, Bellona-Chesterfield). La collection phycologique de l'IRD de Nouméa abrite actuellement plus de 1000 spécimens de *Sargassum* et 200 échantillons conservés dans du *Silicagel*.

### 2.4.3. Les îles Salomon

Au total, 74 spécimens de *Sargassum* ont été collectés par C. Payri au cours d'une mission « BSM-Salomon1 » en juillet 2004 à bord du N.O. ALIS. La collection provenant essentiellement des îles Malaita et Nggela est conservée dans l'herbier phycologique de l'IRD de Nouméa. Une trentaine d'échantillons conservés dans du *Silicagel* sont disponibles.

### 2.4.4. Le Vanuatu

La collection de *Sargassum* du Vanuatu a été échantillonnée au cours de l'expédition « Santo 2006 » sur l'île de Espiritù Santo août 2006 (L. Mattio et C. Payri). La collection constituée de huit spécimens d'herbiers et d'échantillons dans du *Silicagel* est conservée dans l'herbier phycologique de l'IRD de Nouméa. Cette collection représente la première disponible pour le Vanuatu, à l'exception d'un fragment de spécimen en mauvais état conservé au BM. Seuls quelques spécimens de *Sargassum* ont été collectés à Santo malgré un effort d'échantillonnage important. Les populations de sargasses semblent plus importantes à Efaté d'où quelques échantillons ont été collectés par C. Payri, et également à Tanna où des populations de sargasses ont été observées sur les récifs (obs. pers.).

#### 2.4.5. Les îles Fidji

La collection de *Sargassum* de Fidji a été constituée au cours de deux missions concomitantes en juin-juillet 2007. L'une réalisée sur l'île de Viti Levu à l'USP (University of South Pacific) à Suva (L. Mattio) a permis d'explorer les récifs au sud et à l'ouest de l'île. L'autre effectuée à bord de N.O. ALIS a permis d'explorer les récifs de l'île de Vanua Levu (C. Payri). Des spécimens supplémentaires ont été collectés par T. Pickering sur l'île d'Ovalau. Au total 44 spécimens sont conservés dans l'herbier phycologique de l'IRD de Nouméa et 30 duplicata ont été déposés dans l'herbier phycologique de l'USP (SUVA-A).

#### 2.5. Réseau de collecteurs

Des spécimens de plusieurs localités du Pacifique ont été collectés par des collègues en Nouvelle-Zélande, à Wallis, à l'île de Pâques et dans l'archipel Hawaïen. Ainsi une trentaine de spécimens collectés dans différentes îles de l'archipel Hawaïen ont été légués par T. Sauvage (janvier-mars 2007), 10 spécimens ont été ramassés à l'île de Pâques par S. Andréfouët, 10 spécimens de *Sargassum* de Wallis ont été collectés par C. Chauvet, et 12 échantillons de Nouvelle-Zélande ont été légués par W. Nelson.

### 3. Analyses morphologiques

Le genre *Sargassum* est morphologiquement complexe et présente des caractères variables à différentes échelles (Kilar et al., 1992). Les caractères morphologiques traditionnellement utilisés pour l'identification des espèces du genre *Sargassum* ont été considérés. Il s'agit de l'allure générale du thalle, la forme du crampon, l'aspect du rameau (lisse, épineux, section ronde ou aplatie), la forme et l'aspect des feuilles (comprenant une description du pédoncule, du bord, de la nervure, de l'apex, des cryptostomates, de la texture et de la couleur) (cf. Fig. I.4.) [NB: autrefois appelées frondes, latérales, ou rameaux foliacés, le terme « feuille » est aujourd'hui de plus en plus utilisé, c'est ce terme qui est utilisé ici pour faire référence à l'organe F représenté sur la Fig. I.3], la forme des vésicules aérifères (cf. Fig. I.5.), la répartition des sexes (dioïque ou monoïque), la forme des réceptacles (lancéolés ou droits, lisses ou épineux, section ronde ou aplatie) (cf. Fig. I.6. et I.7.). Chaque spécimen collecté est décrit et classé, selon les caractères énumérés plus haut, par groupes de ressemblance morphologique (morphotype). Les organes (taille et forme) et les caractères utilisés pour la taxonomie du genre *Sargassum* varient souvent au sein d'un même taxon (cf. Fig. I.8.) en fonction des conditions environnementales (par exemple: substrat, profondeur, exposition à l'hydrodynamisme) et suivant la saison. Cette polymorphie intra-spécifique complique l'identification des taxons.

## 4. Analyses génétiques

### 4.1. Laboratoires d'analyses

L'étude génétique s'est déroulée dans un premier temps au Laboratoire d'Ecophysiologie et de Biochimie des Halophytes et Algues Marines (LEBHAM), Université de Bretagne Occidentale, en collaboration avec le Dr. V. Stiger-Pouvreau. Ces techniques ont ensuite été développées à l'IRD de Nouméa dans les installations du Dr. P. Borsa (UR 128 CoRéus) ce qui a permis de poursuivre localement les études ADN.

### 4.2. Méthodes d'analyses

Seuls les réceptacles ou les zones de croissance apicales (dans le cas de thalles non fertiles) ont été utilisés pour les analyses ADN. Ils ont été prélevés, dans la mesure du possible sur trois spécimens fraîchement récoltés, par groupe morphologique et par site de collecte, et conservés secs dans du *Silicagel* (Chase and Hills, 1991). Après broyage dans de l'azote liquide, l'ADN génomique a été extrait grâce au kit «*DNeasy plant mini kit*» (Qiagen GmbH., Hilden, Allemagne) selon les instructions du fabricant. Les préparations d'ADN génomique obtenues ont ensuite été purifiées grâce au Kit «*GeneClean III*» (Qbiogen Inc., Carlsbad, CA, Etats Unis) afin d'éliminer un maximum de substances susceptibles d'inhiber l'amplification PCR (Polymérase Chain reaction) comme par exemple les Polyphénols. Une région cible de l'ADNr nucléaire, chloroplastique ou mitochondrial a ensuite été choisie et amplifiée par PCR (PTC-100, MJ Research, Inc.) grâce à des amorces oligonucléotides (marqueurs) spécifiques et adaptées d'après la littérature (Tableau II.1). Les protocoles de PCR sont détaillés au chapitre III.2.1. Les résultats de la PCR ont été visualisés par migration sur gel d'agarose (électrophorèse), les produits de PCR montrant un résultat positif ont ensuite été purifiés (Kit *GeneClean III*) puis envoyés pour séquençage à la société MacroGen (Corée, ABI 3730 XL Automated Sequencers). Les séquences d'ADN obtenues ont été alignées et comparées grâce au logiciel BioEdit (sequence alignment editor: Hall 1999). Des matrices de similarité sont produites afin de trier les séquences éventuellement identiques. Les reconstructions phylogénétiques ont été réalisées à partir de plusieurs méthodes, certaines basées sur les distances comme la méthode du plus proche voisin (Neighbour Joining: NJ, logiciel MEGA3, Kumar et al. 2004), d'autres sur l'état de caractères avec des méthodes de parcimonie (Maximum Parsimony: MP, logiciel MEGA3, Kumar et al. 2004), deux méthodes probabilistes ont également été testées, méthode du Maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood: ML, logiciel PhyML,) et la méthode de l'inférence Bayésienne (Bayesian Inference: BI, logiciel Mr Bayes). Les arbres phylogénétiques générés ont été enracinés par des séquences de *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh (Phaeophyceae, Fucales) comme proposé par Phillips (1995) et Stiger et al. (2003). Afin d'évaluer la

robustesse des nœuds internes, des proportions de bootstrap (BP, Felsenstein 1985) ont été calculées pour 1000 réplicats pour les analyses NJ et MP, et 100 réplicats pour l'analyse ML. Les résultats suggèrent une (ou plusieurs) classification cladistique qui sera par la suite confrontée à la classification alpha-taxonomique.

### 4.3. Choix des marqueurs ADN

Dans le but de sélectionner les marqueurs génétiques les plus appropriés pour l'étude du genre *Sargassum*, et en particulier de trouver un outil performant pour aider à la discrimination des espèces, plusieurs marqueurs de la littérature ont été testés (Tableau II.1).

**Tableau II.1.** Marqueurs génétiques utilisés et amorces PCR testées, au cours de la thèse et références bibliographiques correspondantes.

Marqueurs		Amorces	Références
Nucléaire	<i>ITS-2</i>	5.8S-BF 25BR-2	Yoshida et al. 2000
	<i>ITS-1/ITS-2</i>	F5 25BR-2	Serrão et al. 1999 Yoshida et al. 2000
Mitochondrial	<i>nad11</i>	Mitnat11F Mitnat11R	Coyer et al. 2002
	<i>cox3</i>	CAF4A CAR4A	Kogame et al. 2005
	<i>cox1</i>	GAZF2 GAZR2	D. McDevit (com. pers.)
	<i>atp8S</i>	trnS-F trnS-R	Voisin et al. 2005
Chloroplastique	<i>RubisCO</i>	S97R	J. Buchanan (com. pers.)
		chlrub-F chlrub-R	Coyer et al. 2002
		L1 1F 3F CR	Philips 1998
		rbcL3F RSPR	Kogame et al. 2005
	<i>tufA</i>	APS1 APR1	Rohfritsch et al. 2007
	<i>psaA</i>	psaA130F psaA970R psaA870F psaA1760R	Yoon et al. 2002

#### 4.3.1. Marqueurs nucléaires

##### ✓ *ITS-1/5.8S/ITS-2 (Internal Transcribed Spacer)*

Les ADNs ribosomiaux nucléaires *ITS-1* et *ITS-2* ne sont pas des ARNs ribosomiaux structuraux, ils évoluent plus vite que les gènes ribosomiaux. Jousson et al. (1998), Olsen et al. (1998), Fama et al. (2000) et Durand et al. (2002) ont démontré l'utilité des séquences *ITS-1/5.8S/ITS-2* pour discriminer différentes espèces de caulerpes en Méditerranée. Selon différents auteurs (Bakker et al. 1992, Alvarez

et Wendel 2003), la forte variabilité des régions *ITS* les rend utiles pour des comparaisons au niveau spécifique ou infra-spécifique. Différents auteurs ont également montré que ce marqueur permet d'obtenir une bonne résolution phylogénétique dans la famille Fucaceae (Serrão et al. 1999), dans le genre *Fucus* L. (Leclerc et al. 1998) mais également au niveau spécifique ou infra-spécifique (Leclerc et al. 1998, Coyer et al. 2002). D'autres études peuvent être citées à titre d'exemple, elles concernent différentes Phaeophyceae: Miller et al. (1999), Coyer et al. (2001), Kawai et al. (2001). Les séquences *ITS-2* se sont avérées intéressantes pour comparer différentes espèces du genre *Sargassum* (sous-genre *Bactrophyucus*) (Stiger et al. 2000, 2003) et pour décrire l'espèce *S. boreale* (Yoshida et al. 2000). Ce marqueur s'est également révélé utile dans l'étude intra-spécifique de *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link (Kogame et al. 2005). De plus, des résultats préliminaires ont montré leur efficacité pour le sous-genre *Sargassum* de Nouvelle-Calédonie (L. Mattio et V. Stiger-Pouvreau, étude préliminaire, Brest, janvier 2005).

#### 4.3.2. Marqueurs chloroplastiques

##### ✓ *psaA* (photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A1)

Cho et al. (2004) démontrent l'utilité des marqueurs chloroplastiques *psaA* et *psbA* pour la phylogénie des Phaeophyceae. Les auteurs ont publié une séquence pour *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh (seule séquence *psaA* disponible pour le genre *Sargassum* dans la Genbank), preuve que les amorces utilisées fonctionnent pour le genre *Sargassum*. La variabilité de ce marqueur au sein du genre est à explorer. Il existe a priori peu d'études utilisant le *psaA* chez les Phaeophyceae, à part celle de Cho et al. (2004).

##### ✓ *tufA* (facteur d'élongation TU)

Le gène chloroplastique *tufA* code pour le facteur d'élongation TU. Ce marqueur est utilisé par Megumi et al. (1999) en complément du marqueur mitochondrial *cox1* et du marqueur nucléaire *rrns* pour tenter de résoudre des ambiguïtés taxonomiques au sein des Phaeophyceae. Rohfritsch et al. (2007) l'utilisent au niveau infra-spécifique pour le genre *Turbinaria* J.V. Lamouroux.

##### ✓ *RubisCO* (Ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygénase)

Coyer et al. (2002) utilisent l'espaceur de la *RubisCO* (région intergénique entre la grande sous-unité *rbcL* et la petite sous-unité *rbcS*) en complément d'un autre marqueur chloroplastique, le *nad11*, au niveau infra-spécifique dans l'étude du genre *Fucus*. Kogame et al. (2005) utilisent également ce marqueur pour l'étude des Phaeophyceae. Phillips (1998) montre l'intérêt de la *RubisCO* pour la phylogénie du genre *Sargassum* dans le Pacifique. Phillips et Fredericq (2000) utilisent l'espaceur de la *RubisCO* et Phillips et al. (2005) utilisent un fragment plus long qui inclut une partie de la grande sous-unité de la *RubisCO* (*rbcL*, environ 520 pb), l'espaceur (environ 150 à 160 pb), et un fragment de

la petite sous-unité de la *RubisCO* (*rbcS*, environ 65 pb). Les auteurs démontrent l'intérêt de ce marqueur pour l'étude du genre *Sargassum*.

✓ *nad11* (*NADH deshydrogenase*)

Coyer et al. (2002) utilisent ce marqueur en parallèle de la *RubisCO* au niveau infra-spécifique dans l'étude du genre *Fucus*.

4.3.3. Marqueurs mitochondriaux

✓ *cox1* (*Cytochrome oxydase 1*)

Le marqueur *cox1* a été utilisé en association avec *tufA* (chloroplastique) et le *rrns* (nucléaire) pour tenter de résoudre des ambiguïtés taxonomiques au sein des Phaeophyceae. Selon Megumi et al. (1999) ce marqueur est utile comme outil de reconstruction phylogénétique chez les Straménopiles. Le *cox1* représenterait une solution efficace aux problèmes d'identification chez les animaux (Hebert et al. 2003), et pourrait également s'avérer approprié pour les rhodophytes marines (Saunders 2005).

✓ *cox3* (*Cytochrome oxydase 3*)

Ce marqueur s'est révélé utile au niveau dans l'étude infra-spécifique de *Scytosiphon lomentaria* en association avec le marqueur *ITS-2* (Kogame et al., 2005). Les auteurs utilisent également l'espaceur de la *RubisCO* (*rbcLS*). Le *cox3* a été testé dans cette étude sur les conseils de K. Kogame qui avait obtenu des séquences pour le genre *Sargassum* avec les amorces publiées par Kogame et al. (2005).

✓ *atp8S* (*ATP synthetase complex*)

Voisin et al. (2005) utilisent deux régions intergéniques mitochondriales non codantes dans l'étude de la structure génétique des populations de *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar. Il s'agit de l'*atp8S* et du *trnW-I*. Selon les auteurs ces régions sont hautement informatives au niveau infra-spécifique.

✓ *trnW-I* (*Intregenic Region between the tRNA genes*)

Ce marqueur correspond à l'intergène entre les régions codant pour l'ARN de transfert du tryptophane (*trnW*) et celui de l'isoleucine (*trnI*). Voisin et al. (2005) l'utilisent dans l'étude de la structure génétique des populations de *Undaria pinnatifida*, et par Rohfritsch et al. (2007), à un niveau infra-spécifique, dans l'étude du genre *Turbinaria*.

4.3.4. Sélection des marqueurs les plus appropriés

Des analyses préliminaires effectuées sur une série d'échantillons de Polynésie française et de Nouvelle-Calédonie ont permis de sélectionner trois marqueurs, chacun issu d'un des trois compartiments cellulaires. Il s'agit du marqueur nucléaire *ITS-2* (séquence complète; couple d'amorces 5.8S-BF/25BR-2, Tableau II.1), du marqueur chloroplastique *RubisCO* (*rbcL*, séquence

partielle + espaceur, séquence complète + *rbcS*, séquence partielle; couple d'amorces: 3F/S97R, Tableau II.1) et du marqueur mitochondrial *cox3* (séquence complète; couple d'amorces: CAF4A/CAR4A, Tableau II.1). Ces marqueurs ont été choisis selon quatre critères principaux: (i) au moins un marqueur dans chacun des trois compartiments cellulaires, (ii) une variabilité génétique maximum, (iii) une facilité d'amplification en PCR, et (iv) une disponibilité de séquences dans GenBank. Les autres marqueurs n'ont pas été plus considérés soit parce qu'ils présentaient des difficultés d'amplification (*atp8S*, *trnW-I* et *nad11*), que la variabilité des séquences était inférieure à celle des marqueurs sélectionnés (*psaA*), ou qu'ils généraient des résultats similaires aux marqueurs sélectionnés et qu'ils présentaient une rentabilité d'amplification peu satisfaisante (*cox1*, *tufA*).

#### 4.4. Méthodes de reconstruction phylogénétiques

Il existe deux types principaux de reconstruction phylogénétique: l'un est basé sur les distances (par exemple la méthode du plus proche voisin) et l'autre sur l'état des caractères. Dans le second type on distingue les méthodes de parcimonie (maximum de parcimonie) et les méthodes probabilistes (maximum de vraisemblance, inférence Bayésienne). Au cours de la thèse les quatre méthodes ci-dessus ont été employées, les principes de chacune des méthodes et les tests utilisés pour évaluer leur niveau de confiance sont explicités ci-après.

##### 4.4.1. Méthode du plus proche voisin (NJ, Neighbor-Joining method)

Il existe différents modèles permettant d'estimer les distances entre séquences. Le plus simple consiste à déterminer la proportion de sites pour lesquels il existe une différence entre deux séquences; c'est la divergence nucléotidique brute. Cette distance correspond à la distance vraie uniquement si les séquences sont très proches et si le nombre de substitutions observées correspond au nombre de substitutions qui se sont réellement produites (c'est-à-dire s'il n'y a pas d'homoplasie). La méthode du plus proche voisin (NJ, Neighbor-Joining method, Saitou et Nei 1987) est un algorithme qui permet de prédire un cladogramme d'après une matrice de distance. Le principe est de regrouper successivement des paires de séquences selon leur similarité afin d'obtenir l'arbre phylogénétique le plus parcimonieux. L'algorithme procède de façon à minimiser la longueur totale des branches de l'arbre. Les logiciels *MEGA3* (Kumar et al. 2004) puis *MEGA4* (Tamura et al. 2007) ont été utilisés durant la thèse pour reconstruire des arbres phylogénétiques par la méthode du plus proche voisin.

##### 4.4.2. Méthode du maximum de parcimonie (MP, Maximum Parsimony method)

La procédure de parcimonie consiste à rechercher l'arbre le plus court, c'est-à-dire l'arbre avec le moins de pas. Un pas est un événement mutationnel (substitution, insertion/délétion). Cette méthode de reconstruction implique que chaque site évolue de manière indépendante. L'analyse ne prend en compte que les sites dits informatifs. Un site est dit informatif si pour la position considérée il existe

au moins deux nucléotides différents et que chacun d'eux est présent au moins deux fois. Pour chacun des sites, et pour une topologie donnée, les nucléotides des séquences ancestrales sont estimés, de même que le nombre minimum de substitutions nécessaires pour expliquer les différences observées. La somme de toutes ces valeurs, pour une topologie, constitue le nombre de pas, ou longueur d'arbre. La topologie pour laquelle la longueur d'arbre est la plus faible représente l'arbre le plus parcimonieux. Les logiciels *MEGA3* (Kumar et al. 2004) puis *MEGA4* (Tamura et al. 2007) ont été utilisés durant la thèse pour reconstruire des arbres phylogénétiques par la méthode du maximum de parcimonie.

#### 4.4.3. Méthode du maximum de vraisemblance (ML, Maximum Likelihood method)

La méthode du maximum de vraisemblance est une méthode de reconstruction phylogénétique qui évalue et choisit l'arbre (ordre des branchements et longueur des branches) qui prédit l'apparition des données observées avec une probabilité maximale (vraisemblance) sous un modèle évolutif donné. Les bases de toutes les séquences à chaque site sont considérées séparément et le logarithme de la vraisemblance est calculé pour une topologie donnée, en utilisant un modèle évolutif probabiliste. Ce logarithme est cumulé sur tous les sites et la somme est maximisée pour estimer la longueur de branche de l'arbre. Cette procédure est répétée pour toutes les topologies possibles et la topologie ayant la plus haute vraisemblance est choisie. La vraisemblance de l'arbre pour tous les sites est égale au produit des probabilités pour chaque site. Les arbres phylogénétiques de maximum de vraisemblance ont été construits à l'aide du logiciel *PHYML* (Guidon et Gascuel 2003). Le logiciel *FINDMODEL* (disponible en ligne: <http://www.hiv.lanl.gov>) a été utilisé pour estimer le modèle d'évolution le plus approprié. Le modèle Tamura-Nei (1993) + G a ainsi été utilisé pour les alignements des séquences *ITS-2* et *RubisCo*, le modèle HKY (Hasegawa, Kishino et Yano) + G a été utilisé pour l'alignement des séquences *cox3*, et le modèle GTR (Général Time Reversible) + G + I a été utilisé pour l'analyse des séquences concaténées.

#### 4.4.4. Bootstrap

Il est possible d'estimer statistiquement le niveau de confiance d'un arbre phylogénétique produit par les méthodes du plus proche voisin (NJ), du maximum de parcimonie (MP) et du maximum de vraisemblance (ML) grâce à la méthode du bootstrap (Felsenstein 2004). La méthode du bootstrap a pour but d'estimer le niveau de confiance des relations entre taxons prédites par les méthodes de reconstruction phylogénétique. Le principe du bootstrap est de ré-échantillonner la matrice originale en remplaçant les caractères. Ceci revient à couper la matrice de données en colonnes individuelles de données et à en sélectionner une au hasard qui deviendra le premier caractère d'une nouvelle matrice de données. La colonne sélectionnée est ensuite remise dans le groupe de colonnes issues de la première matrice et une nouvelle colonne de données est tirée au hasard. Le processus est répété jusqu'à ce que la nouvelle matrice soit de la même taille que la matrice originale. Certains caractères



pourront donc être sélectionnés plusieurs fois alors que d'autres ne seront pas sélectionnés du tout. Ce processus de bootstrap est répété plusieurs fois, généralement entre 100 et 1000 fois, et des phylogénies sont reconstruites à chaque fois. Une fois la procédure de bootstrap terminée, un arbre consensus est construit à partir des arbres optimaux générés par chacun des 100 ou 1000 bootstraps. Le support de bootstrap indiqué, en pourcentage, pour chaque nœud de l'arbre consensus correspond au nombre de fois où ce nœud a été reconstruit durant la procédure de bootstrap.

#### 4.4.5. Méthode de l'inférence Bayésienne (BI, Bayesian Inference method)

L'inférence Bayésienne est une inférence statistique dans laquelle une évidence ou des observations sont utilisées afin de mettre à jour, ou d'inférer de nouveau, une probabilité que l'hypothèse puisse être vraie. En d'autres mots, en phylogénie, l'inférence Bayésienne permet de calculer la probabilité qu'un arbre phylogénétique soit correct/vrai compte tenu d'un certain nombre d'informations. Le nom de cette inférence « Bayésienne » vient de l'utilisation fréquente du théorème de Bayes dans le processus de l'inférence. Le théorème de Bayes est dérivé du travail du Révérent et mathématicien anglais T. Bayes. Le programme utilisé durant la thèse pour reconstruire des arbres phylogénétiques par inférence Bayésienne est *MrBAYES* (Huelsenbeck et Ronquist 2001). Ce programme prédit l'inférence Bayésienne de phylogénie par l'utilisation d'un variant de la chaîne Monte Carlo de Markov.

## 5. Concepts taxonomiques et démarches utilisés

### 5.1. Concepts d'espèce

#### 5.1.1. Les concepts d'espèce classiques

L'espèce est couramment reconnue comme l'unité de base de la taxonomie, pourtant il est difficile de définir la notion d'espèce. Il y a près d'un siècle et demi, Darwin (1859) relatait les difficultés liées à la définition du terme « espèce » avec les mots suivants: « *Nor shall I here discuss the various definitions which have been given of the term species. No one definition has as yet satisfied all naturalists; yet every naturalist knows vaguely what he means when he speaks of a species* ». Pour Hey (2006), il n'existe a priori toujours pas de concept d'espèce consensus à ce jour parmi la vingtaine de concepts trouvée dans la littérature. Ceci serait dû en particulier au fait que le concept d'espèce dépend principalement des taxons considérés et des caractères observables (Manhart et McCourt 1992). D'après Reviers (2003), « *le critère d'espèce n'a donc pas de valeur absolue et relève autant de la philosophie que de la biologie* ». Dans ce contexte, il est inquiétant de réaliser que la façon de philosopher - et donc d'aborder le concept d'espèce pour un genre en particulier – dépend probablement de l'éducation et de la culture du phycologue. Deux concepts classiques d'espèces sont néanmoins à noter: le concept d'espèce « biologique » et le concept d'espèce « morphologique ».

✓ *Le concept d'espèce biologique*

Le concept d'espèce « biologique » est discuté par Mayr (1963). Dans ce concept, appartiennent à une même espèce, tous les individus de populations qui se reproduisent entre elles, ou peuvent potentiellement se reproduire entre elles, et donner naissance à une génération fertile. Des espèces différentes sont alors reconnues par leur isolement reproductif. Néanmoins, pour les algues, ce concept semble difficilement applicable et il existe aussi bien des espèces répondant au concept d'espèce « biologique » (ex. des espèces d'*Ectocarpus*, Müller et Eichenberger 1995) que des espèces capables d'hybridation (ex. des espèces de *Fucus*, Engel et al. 2005). Dans le cas du genre *Fucus*, même si l'hybridation entre deux espèces est possible naturellement quand elles sont en sympatrie, leur système de reproduction divergeant (monoïque vs dioïque) est probablement responsable du maintien de l'intégrité de chacune des espèces (Engel et al. 2005). Selon Reviers (2003), la difficulté d'appliquer le concept d'espèce « biologique » chez les macroalgues est liée à la complexité de leurs cycles de reproduction et de culture en laboratoire. Des méthodes de génétique des populations, par exemple, pourraient permettre de mesurer les flux géniques entre populations et donc éventuellement de rechercher la présence ou non d'infertilité. Cette alternative pourrait permettre d'éviter de décrire de nouvelles espèces sur la base de variants morphologiques inhabituels résultants seulement de paramètres environnementaux particuliers (Revier 2003).

✓ *Le concept d'espèce morphologique*

Pour Wattier et Maggs (2001), chez les macroalgues, la taxinomie au niveau spécifique est basée sur le concept d'espèce « morphologique », c'est-à-dire la détection de caractères morphologiques discontinus. Ainsi un spécimen appartient à une espèce donnée dès lors qu'il montre une morphologie comprise dans le gradient (borné) de variations morphologiques de cette espèce. Cronquist (1988) définit les espèces comme étant « ... *the smallest groups that are consistently and persistently distinct and distinguishable by ordinary means.* ». Le concept d'espèce « morphologique » présente plusieurs avantages (i) un aspect pratique et pragmatique qui permet d'adapter les techniques d'identification et les limites des espèces au taxon étudié, (ii) la nécessité que les espèces soient morphologiquement distinctes implique un certain degré d'isolement reproductif, et ainsi englobe dans une certaine mesure le concept d'espèce « biologique », et (iii) la reconnaissance de tous les caractères morphologiques et de leurs variations phénotypiques. Néanmoins, délimiter une espèce reste complexe car il est difficile d'évaluer toutes les variations morphologiques infra-spécifiques liées par exemple à un dimorphisme sexuel, aux différents stades de vie, ou aux conditions environnementales. Selon Wattier et Maggs (2001), les données génétiques (séquences ADN, arbres phylogénétiques, etc.) permettent de tester les limites morphologiques des espèces et éventuellement de les réévaluer.

### 5.1.2. Le concept d'espèce phylogénétique

Baum (1992) propose deux types de concept d'espèces « phylogénétiques »: (i) dans le premier, une espèce correspond à un groupe d'organismes qui possèdent au moins un caractère diagnostique commun (morphologique, biochimique ou moléculaire), (ii) et, dans le second, une espèce doit être un ensemble monophylétique et partager un ou plusieurs caractère(s) dérivé(s). Une espèce peut donc être définie de deux façons, (i) soit elle regroupe tous les descendants d'un ancêtre commun y compris cet ancêtre commun, (ii) soit elle regroupe des organismes plus proches les uns des autres que de n'importe quel autre organisme (Baum 1992). Selon Mallet (1995), le concept d'espèce « phylogénétique » implique que deux groupes d'individus dont l'histoire évolutive est suffisamment différente pour générer deux groupes génétiques monophylétiques distincts, puissent être considérés comme des espèces différentes. Ceci est applicable si les deux groupes d'individus étudiés sont en sympatrie. Dans le cas contraire, la différenciation génétique peut potentiellement être liée à l'isolement géographique de deux populations appartenant à la même espèce, et la décision de considérer une ou deux espèces reste arbitraire (suivant que l'on considère leur histoire évolutive suffisamment éloignée ou non). D'après Mallet (1995), l'aspect le plus important du concept d'espèce « phylogénétique » réside dans le fait qu'une espèce peut être affectée par les flux géniques, la sélection et l'histoire, plutôt que d'être définie par ces processus. Il est ainsi possible de discuter l'origine du maintien d'un groupe génétique (continuité géographique, flux géniques, sélection, dérive, mutations).

Le projet de « Barcoding » génétique du monde vivant repose sur le concept d'espèce « phylogénétique ». Hebert et al. (2003) démontrent qu'il est possible d'identifier de façon précise et fiable plus de 200 espèces de lépidoptères grâce au séquençage du gène mitochondrial *cox1*. Saunders (2005) démontre également que le code barre du *cox1* est efficace pour discriminer plusieurs espèces appartenant à des genres différents de Rhodophyceae. Néanmoins il apparaît que la méthode du code barre ne peut être dissociée des techniques d'alpha-taxonomie traditionnelles et représente finalement plus un outil de taxonomie supplémentaire qu'une méthode universelle (Saunders 2005, Schander et Willassen 2005). Le concept d'espèce « phylogénétique » ne peut donc pas être dissocié d'un autre concept d'espèce classique (Manhart et McCourt 1992).

### 5.1.3. Le concept d'espèce utilisé pour la taxonomie du genre *Sargassum*

Au vu de la littérature, le concept d'espèce pour le genre *Sargassum* n'a pas encore été discuté et il n'existe a priori pas d'étude relatant d'expérience d'hybridation pour le genre. Il apparaît néanmoins évident que c'est le concept d'espèce morphologique qui a été le plus souvent considéré. Cependant, l'importante variabilité morphologique reconnue pour le genre, dépendante des conditions environnementales, rend floues les limites des espèces. L'application du concept d'espèce morphologique dans ces conditions est sans aucun doute responsable du nombre pléthorique de taxons de *Sargassum* décrits à ce jour (cf. chapitre I.3.5.1). Dans ce contexte, et sur les suggestions de

Wattier et Maggs (2001), il a été choisi d'utiliser le concept d'espèce morphologique couplé à l'analyse de caractères génétiques. Néanmoins, les limitations de l'interprétation des données génétiques ne sont pas encore maîtrisées et il est difficile de définir jusqu'à quel point les données génétiques fournissent des caractères diagnostiques pour l'identification des espèces. En conséquence, l'identification des espèces s'est appuyée avant tout sur les résultats des analyses morphologiques, et les données ADN ont été utilisées pour tester la monophylie et les limites morphologiques des taxons.

## **5.2. Démarche utilisée pour l'identification des espèces**

L'étude taxonomique a été développée selon quatre volets principaux:

- (i) Une étude alpha-taxonomique du ou des spécimens à identifier, basée sur la description des caractères morphologiques ayant traditionnellement valeur taxonomique pour distinguer les espèces (cf. chapitre II.3) afin de définir des groupes d'individus de morphologie similaire (morphotypes).
- (ii) Une étude des séquences ADN (trois marqueurs) des spécimens à identifier.
- (iv) Une confrontation des études morphologiques et ADN afin de comparer les morphotypes définis en (i) et les clades obtenus en (ii), et dans le but de résoudre éventuellement les difficultés de discrimination taxonomique rencontrées au premier volet.
- (iii) Une analyse bibliographique couplée à l'étude des spécimens types et « vouchers » pour l'identification spécifique des morphotypes définis au volet (i) et éventuellement confirmés au volet (ii).

### **5.2.1. Analyse morphologique, définition des morphotypes**

Dans un premier temps, les spécimens à identifier sont triés par groupes de ressemblance morphologique - ou morphotypes. Les caractères morphologiques concernés sont ceux détaillés au chapitre II.3 et correspondent aux caractères d'importance taxonomique traditionnels pour identifier des entités taxonomiques telles que les espèces ou les rangs inférieurs. Pour chaque morphotype ces caractères sont décrits, voire schématisés, de façon précise selon les différents variants illustrés au chapitre II.3. Les morphotypes ont été considérés ici comme des groupes de spécimens morphologiquement similaires, exhibant des caractères d'importance taxonomique (cf. chapitre II.3.) compris dans un gradient de variations morphologiques, et qui pourraient représenter une entité taxonomique correspondant à l'espèce ou à un rang inférieur. Le gradient de variations morphologiques est défini d'après les spécimens examinés, selon le polymorphisme observé aux niveaux intra-individuel, et intra- et inter-populationnel, en prenant en compte autant que possible les variations ontogéniques et phénotypiques.

### 5.2.2. Analyses génétiques, définition des clades

Dans la mesure du possible, les spécimens classés par morphotypes au chapitre II.3 ont été séquencés (*ITS-2*, *RubisCO* et *cox3*, cf chapitre II.4.3.4) et leur phylogénie a été reconstruite (cf. chapitre II.4.4), soit individuellement pour chaque marqueur, soit de manière concaténée, c'est-à-dire en prenant en compte l'information génétique des trois marqueurs dans une même analyse. Les arbres phylogénétiques, ou cladogrammes, résultants représentent graphiquement des hypothèses de processus évolutifs en fonction des données disponibles (ici des séquences d'ADN issues des trois compartiments cellulaires). Le clade, nom dérivé du Grec ancien « Klados » qui signifie « branche », constitue une entité monophylétique d'un cladogramme et représente donc un groupe taxonomique (en phylogénie) contenant tous les descendants d'un seul ancêtre commun. En d'autres mots, un clade phylogénétique est un ensemble monophylétique de séquences regroupées selon leurs similarités et leurs histoires évolutives.

### 5.2.3. Confrontation des données morphologiques et génétiques

Ici, la congruence entre les regroupements des spécimens effectués par l'analyse de la morphologie (morphotypes) et ceux obtenus par l'analyse des séquences ADN (clades phylogénétiques) est évaluée. Ainsi, la confrontation des données morphologiques et moléculaires permet de proposer une hypothèse d'évolution des états de caractères morphologiques et donc d'évaluer leur valeur systématique.

Deux issues principales sont possibles:

(i) Il y a congruence entre les morphotypes et les clades phylogénétiques, c'est-à-dire que l'examen des caractères morphologiques traditionnels permet le même regroupement que l'analyse des séquences ADN – le morphotype est monophylétique.

(ii) Il n'y a pas congruence entre les morphotypes et les clades phylogénétiques. Dans ce cas deux interprétations sont possibles.

→ Soit les membres d'un morphotype sont représentés dans des clades phylogénétiques distincts – le morphotype est polyphylétique ou paraphylétique. Dans ce cas, un retour à l'observation de la morphologie peut permettre de mettre en évidence (i) de nouveaux caractères morphologiques dont la valeur taxonomique n'était pas suspectée, ou (ii) des variations morphologiques qui avaient été interprétées à tort comme du polymorphisme infra-spécifique.

→ Soit tous les membres de plusieurs morphotypes se regroupent dans un seul clade. Dans ce cas, deux situations sont possibles: (i) les variations morphologiques interprétées comme des variations interspécifiques et ayant conduit à l'identification de plusieurs morphotypes sont en réalité des variations infra-spécifiques, ou (ii) le marqueur ADN utilisé ne présente pas suffisamment de variabilité génétique pour distinguer les différents morphotypes qui sont en revanche bien différenciés au niveau morphologique.

L'analyse des résultats de la confrontation morphologique et ADN est dépendant du groupe taxonomique et des marqueurs ADN étudiés. L'étude ADN ne peut pas a priori se substituer à une

étude taxonomie morphologique traditionnelle, elle peut en revanche mettre en évidence des incohérences dans l'interprétation des caractères morphologiques, et représente à ce titre un caractère supplémentaire à considérer dans la délimitation des espèces.

#### 5.2.4. Identification des espèces

L'identification au niveau spécifique des groupes monophylétiques de spécimens, définis au paragraphe précédent, est effectuée en plusieurs étapes qui requièrent (i) une pré-identification grâce aux données de la littérature (ouvrages de systématique, clefs d'identification, flores et inventaires), (ii) une confirmation de l'identification grâce à l'analyse des diagnoses originales des espèces suspectées et à l'examen des spécimens types correspondants.

##### ✓ *Pré-identification*

Une première approche de l'identification est basée sur les critères morphologiques. Elle est réalisée grâce à la littérature et aux clefs d'identification disponibles. Il s'agit essentiellement de la collection « Taxonomy of Economic Seaweeds » éditée par I. Abbott et des travaux de Pham-Hoang (1967), Womersley (1987), Dai (1997), etc.; mais également de nombreuses autres références listées au chapitre III, en fonction de la localité géographique étudiée. Durant cette étape de « pré-identification » toutes les identifications plausibles sont envisagées.

##### ✓ *Confirmation de l'identification*

L'identification se poursuit par l'étude des diagnoses originales de chaque espèce pré-identifiée. Les travaux recensant la majorité des diagnoses du genre *Sargassum* sont ceux de C. Agardh (1820, 1824), Bory de Saint-Vincent (1828), Montagne (1843, 1845), J. Agardh (1848, 1889), Greville (1850), Sonder (1871), Grunow (1915, 1916), Setchell (1926, 1931, 1933, 1935b, c). Une analyse critique des descriptions de chaque espèce a souligné la nécessité d'examiner les spécimens types - spécimens à partir desquels les diagnoses ont été établies - et dans la mesure du possible des spécimens provenant de la localité type. En effet, les diagnoses originales en latin (ou protologues) sont souvent succinctes, incomplètes et peu précises et ne reflètent souvent que d'une manière très imparfaite et suggestive l'aspect des spécimens (obs. pers.). Une comparaison directe des spécimens types avec les spécimens à identifier a donc été réalisée chaque fois que cela a été possible. Dans ce sens, une banque d'images de spécimens types (photographies globales et de détails prises lors des visites dans les herbiers - si autorisé - ou images numérisées haute résolution des planches d'herbier) a été constituée tout au long de la thèse (Annexes I et II).

### 5.3. Révision taxonomique

#### 5.3.1. Désignation des types

##### ✓ *Types d'espèce et de taxons infra-spécifiques*

Le type du nom d'une espèce ou d'un taxon infra-spécifique (sous-espèce, variété, forme) est soit un spécimen conservé dans un herbarium soit une illustration (CINB Art. 8.1). Un type nomenclatural n'est pas nécessairement le spécimen ou l'illustration le plus typique ou le plus représentatif d'une espèce ou d'un taxon infra-spécifique (CINB Art. 7.2), néanmoins, il est attaché à son épithète de façon définitive et il règle automatiquement l'application du nom correspondant (CINB Art. 9.1). La désignation d'un spécimen type lors de la description d'un nouveau taxon n'est obligatoire que depuis le 1<sup>er</sup> janvier 1958 (CINB art. 37.1). Le genre *Sargassum* a été décrit près d'un siècle et demi plus tôt par C. Agardh (1820) et la majorité des espèces ont été décrites avant 1958. En conséquence, peu de spécimens types ont été désignés clairement par les auteurs avant cette date et peu de lectotypifications ont été proposées depuis (obs. pers.). La pertinence d'examiner les spécimens types pour confirmer ou non l'identification d'une espèce a été démontrée au paragraphe précédent, il était donc important dans le cadre de cette étude de dresser une liste des spécimens types connus et de rechercher un maximum d'informations concernant ceux qui ne l'étaient pas. Dans cette perspective, de nombreux *herbaria* parmi ceux recensés dans *l'Index Herbariorum* (Holmgren et Holmgren 1998) ont été contactés ou visités, et beaucoup de spécimens ont été examinés.

Le plus souvent, les informations disponibles dans les diagnoses anciennes se limitent au nom de l'auteur, à une localité et éventuellement à un nom de collection ou de collecteur. Dans ce contexte, retrouver un type peut paraître difficile mais par chance, les auteurs du 19<sup>ème</sup> et du début du 20<sup>ème</sup> siècle (c'est-à-dire avant 1958) ne disposaient généralement que de quelques (voire un seul) spécimens (ou fragments) pour décrire une espèce. Le ou les planches d'herbiers montrant les renseignements sus-cités sont donc éligibles au titre de type. D'autres informations peuvent également permettre de confirmer une suspicion de type, il s'agit par exemple du lieu de conservation du ou des spécimens (ex. un type de J. Agardh a plus de chances d'être trouvé dans la collection Agardh à LD), de la calligraphie de l'auteur qu'il est possible de reconnaître avec l'expérience, de la qualité du papier d'herbier (ex. un papier de type buvard bleu est souvent la signature de la collection de C. Agardh), de l'herbier ou de la collection d'origine du spécimen s'il est indiqué (ex. « *Herb. Mus. Palat. Vindob.* » pour la collection de Grunow), ou toutes autres notes laissées par l'auteur sur la planche d'herbier. Pour la désignation des spécimens types, les règles et les recommandations de l'CINB ont été suivies, en particulier celles des Art. 7, 8 et 9. Les spécimens types répertoriés dans la littérature et ceux désignés au cours de la thèse sont listés en Annexe I et II.

✓ *Espèces-types de taxons supra-spécifiques*

Le genre *Sargassum* est sous-divisé en plusieurs sous-genres, sections, sous-sections, séries et groupes d'espèces (Tableau I.2.). Pour chacun de ces rangs taxonomiques infra-génériques et à l'instar des spécimens types d'espèces, une espèce-type doit obligatoirement être désignée pour que la sous-division soit valide et ce depuis le 1<sup>er</sup> janvier 1958 (CINB art. 37.1). Selon le même schéma que celui explicité pour les espèces, les différentes sous-divisions du genre *Sargassum* ont été décrites avant 1958 et les espèces-types n'ont pas été désignées systématiquement ou de manière évidente. Connaître les espèces-types est pourtant essentiel à la révision taxonomique du genre. Pour *Sargassum*, deux cas se présentent: (i) soit la sous-division (ou rang) porte un *nomen typificatum*, (ii) soit elle porte un *nomen descriptivum*. Dans le cas d'un *nomen typificatum*, l'épithète attribuée à la sous-division est dérivée du nom de son espèce-type. Par exemple, l'espèce-type de la série *Carpophyllae* (J. Ag. ex Setch.) Abbott et al. est *S. carpophyllum* J. Ag., l'auteur a, dans ce cas, implicitement désigné l'espèce-type (Art. 22.6). Par contre dans le cas d'un *nomen descriptivum*, si l'auteur n'a pas explicitement désigné une espèce-type, il est plus difficile de savoir sur laquelle l'auteur s'est basé pour décrire la sous-division. Il est même possible que, dans ce cas, l'auteur se soit basé sur un ensemble d'espèces pour définir la sous-division. Il n'existe pas a priori de règle définie par le CINB, pour en désigner une a posteriori (Art. 10.2). Dans cette étude, en l'absence de consensus, c'est la première espèce citée par l'auteur dans la description originale de la sous-division qui a été choisie comme espèce-type, sauf cas particulier. Ainsi par exemple, *S. hystrix* C. Agardh, première espèce listée par J. Agardh (1848) pour la tribu *Acanthocarpa* J. Agardh (1848), est proposée ici comme l'espèce lectotype de la sect. *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al. (1988).

Les espèces-types recensées dans la littérature, ont été listées dans le Tableau I.2. ainsi que les espèces-types désignées au cours de la thèse, accompagnées d'une courte argumentation sous forme de notes justifiant leur désignation ou leur statut. Les règles et recommandation de l'Art. 10 de l'CINB ont été systématiquement suivies.

5.3.2. Réduction d'un taxon en synonymie

Depuis le début du 19<sup>ème</sup> siècle, de nombreuses espèces, sous-espèces, variétés et formes de *Sargassum* ont été décrites sur la base de fragments sans tenir compte de la forte polymorphie phénotypique qui caractérise le genre, ni des variations morphologiques liées aux conditions environnementales (cf. chapitre I.2.3 et I.3.5.). L'étude de la variabilité morphologique des taxons, devenue possible grâce à la constitution de collections plus importantes (en particulier au cours de cette thèse), permet aujourd'hui d'avoir une idée plus large du gradient morphologique d'une espèce (cf. chapitre II.5.1). Intuitivement, tous les individus dont la morphologie est comprise dans le gradient morphologique d'une espèce doivent être attribués à cette espèce. S'il s'avère qu'un de ces individus représente le spécimen type d'une espèce sous une épithète différente, alors une réduction en synonymie peut être proposée. Il existe deux types de synonymes: les synonymes homotypiques (qui



possèdent le même spécimen type) et les synonymes hétérotypiques (qui possèdent des spécimens types différents). Deux principes du CINB sont à respecter lors d'une proposition de réduction en synonymie: (i) le principe n°3, « la nomenclature d'un groupe taxinomique se fonde sur la priorité de la publication », et (ii) le principe n° 4, « Chaque groupe taxinomique de délimitation, position et rang donnés ne peut porter qu'un nom valide, à savoir le plus ancien en conformité avec les règles de priorité, sauf exception spécifiée ». Ainsi, si deux taxons sont jugés conspécifiques, par exemple *S. cristaefolium* et *S. duplicatum* (Guiry et Guiry 2008), c'est l'épithète publiée la première (*S. cristaefolium* C. Agardh, 1820) qui sera conservée et l'autre (*S. duplicatum* Bory de Saint-Vincent, 1828) qui sera réduit en synonymie. Enfin, selon l'article 11.2, la règle de priorité ne peut s'appliquer qu'au sein d'un même rang taxinomique, en d'autres termes, un taxon infra-spécifique, même s'il a été décrit avant une espèce, ne pourra pas avoir priorité sur cette dernière.

### 5.3.3. Réévaluation de la classification taxinomique

#### ✓ *Validation ou réarrangement de la classification*

Les méthodes de cladistique (en particulier phylogénétiques) sont devenues une routine en systématique, en particulier en botanique (Stuessy et König 2008). Selon Stuessy et König (2008), les règles principales de cette méthode sont les suivantes: (i) seules les synapomorphies sont importantes pour déterminer les branches d'un arbre phylogénétique, (ii) seuls les groupes monophylétiques sont acceptables, (iii) la classification doit être basée exclusivement sur ces patrons topologiques, et (iv) les groupes frères (clades) ont de préférence le même rang. Les analyses phylogénétiques sont devenues un outil indispensable à l'évaluation et à la révision des classifications traditionnelles des organismes vivants. Elles ont été appliquées aux Phaeophyceae (ex: Rousseau et Reviers 1999, Draisma et al. 2003, Phillips 2008) et au genre *Sargassum* principalement par Phillips et Fredericq (2000), Phillips et al. (2000) et Stiger et al. (2000, 2003).

Par comparaison des classifications traditionnelles (entités taxinomiques et hiérarchie) et des arbres phylogénétiques (clades et hiérarchie), il est possible, pour un groupe taxinomique donné, de tester l'hypothèse nulle suivante: « la classification traditionnelle (morphologique) est similaire à la classification phylogénétique (moléculaire) ». Si l'hypothèse nulle est acceptée, il est alors possible d'accepter la classification traditionnelle. Dans le cas où l'hypothèse nulle est rejetée, il est nécessaire de comprendre pourquoi la classification traditionnelle est différente de la classification phylogénétique et comment l'adapter (ou la réviser) pour qu'il y ait cohérence. Une des sources principales d'incohérence est d'ordre topologique, c'est-à-dire que l'arrangement des taxons dans la classification traditionnelle et dans la classification phylogénétique est différent. Le cas le plus fréquent est la non-monophylie des taxons traditionnels, soit le taxon est polyphylétique, soit le taxon est paraphylétique. Les deux situations mettent en évidence la nécessité de réviser la position systématique des entités traditionnellement attribuées à ces taxons.

Si le taxon traditionnel s'avère paraphylétique, c'est-à-dire qu'il ne recense pas toutes les entités taxonomiques regroupées dans le clade concerné, il s'agira par exemple de proposer le transfert d'une espèce depuis sa section traditionnelle à la section (ou autre rang) avec laquelle elle se regroupe d'après les analyses phylogénétiques. Il peut également s'agir de proposer la fusion de deux sections (paraphylétiques), dont les unités taxonomiques qui les composent traditionnellement forment un clade monophylétique.

Si le taxon traditionnel s'avère polyphylétique, c'est-à-dire que les entités taxonomiques traditionnellement attribuées à ce taxon se regroupent en deux clades distincts, il s'agira par exemple de ségréger les entités taxonomiques regroupées dans un des deux clades au taxon traditionnel (amendement du taxon) et celles regroupées dans le second clade à un nouveau taxon de même rang (description d'un nouveau taxon). Dans les deux situations (amendement et description), il est indispensable de connaître (i) la position phylogénétique de l'espèce-type du ou des taxons à réviser, car c'est elle qui détermine le clade représentant le taxon (CINB Art. 7 et 10), et (ii) l'antériorité des taxons les uns par rapport aux autres, car c'est elle qui détermine l'épithète à conserver lors de la fusion de deux (ou plus) taxons (CINB Art. 11.4 et 11.5), et (iii) les caractères diagnostiques permettant de définir ces taxons.

Dans le cas de l'amendement d'un taxon, la diagnose originale est corrigée de manière à prendre en compte les nouveaux critères diagnostiques du clade correspondant selon les entités taxonomiques qui le composent (cf. paragraphe suivant). S'il s'agit de la fusion de deux taxons, le taxon présentant l'antériorité est conservé et amendé, l'autre taxon est abandonné.

Dans le cas de la description d'un nouveau taxon (quel que soit son rang infra-générique), plusieurs étapes sont à respecter: (i) définir les caractères morphologiques diagnostiques du taxon (cf. paragraphe suivant) et le gradient de variations morphologiques qui le représente, (ii) publier une diagnose latine décrivant ces caractères morphologiques (CINB Art. 29-32), (iii) désigner un spécimen type ou une espèce-type (CINB Art. 7, 8 et 10) qui sera (ou est déjà) déposé dans un herbier publique.

#### ✓ *Réévaluation des critères diagnostiques*

Les remaniements taxonomiques discutés au paragraphe précédent peuvent permettre de mettre en évidence l'incohérence de caractères à valeur taxonomique traditionnels. C'est le cas lorsque les caractères, sur lesquels est basée la description de taxons, ne permettent pas une classification similaire à la classification phylogénétique. Il convient alors de trouver des caractères morphologiques cohérents et diagnostiques permettant de redéfinir le ou les groupes taxonomiques concernés. Pour ce faire, les caractères morphologiques de chaque taxon sont confrontés aux caractères morphologiques de toutes les entités composant le clade phylogénétique auquel il appartient. Tous les caractères synapomorphes sont retenus, puis sélectionnés en fonction des caractères synapomorphes reconnus pour les autres entités taxonomiques de la classification. La sélection est effectuée de manière à ce que les caractères soient diagnostiques. Maggs et al. (2003) soulignent la difficulté de trouver des

synapomorphies morphologiques pour des clades phylogénétiques. Ces difficultés sont évidentes puisque, par définition, l'arbre phylogénétique n'est pas basé sur des caractères morphologiques. Si des synapomorphies sont identifiées, elles n'auront a priori pas de lien direct avec le marqueur séquencé et l'adéquation entre les caractères morphologiques trouvés et la topologie de l'arbre phylogénétique ne sera qu'indirecte.

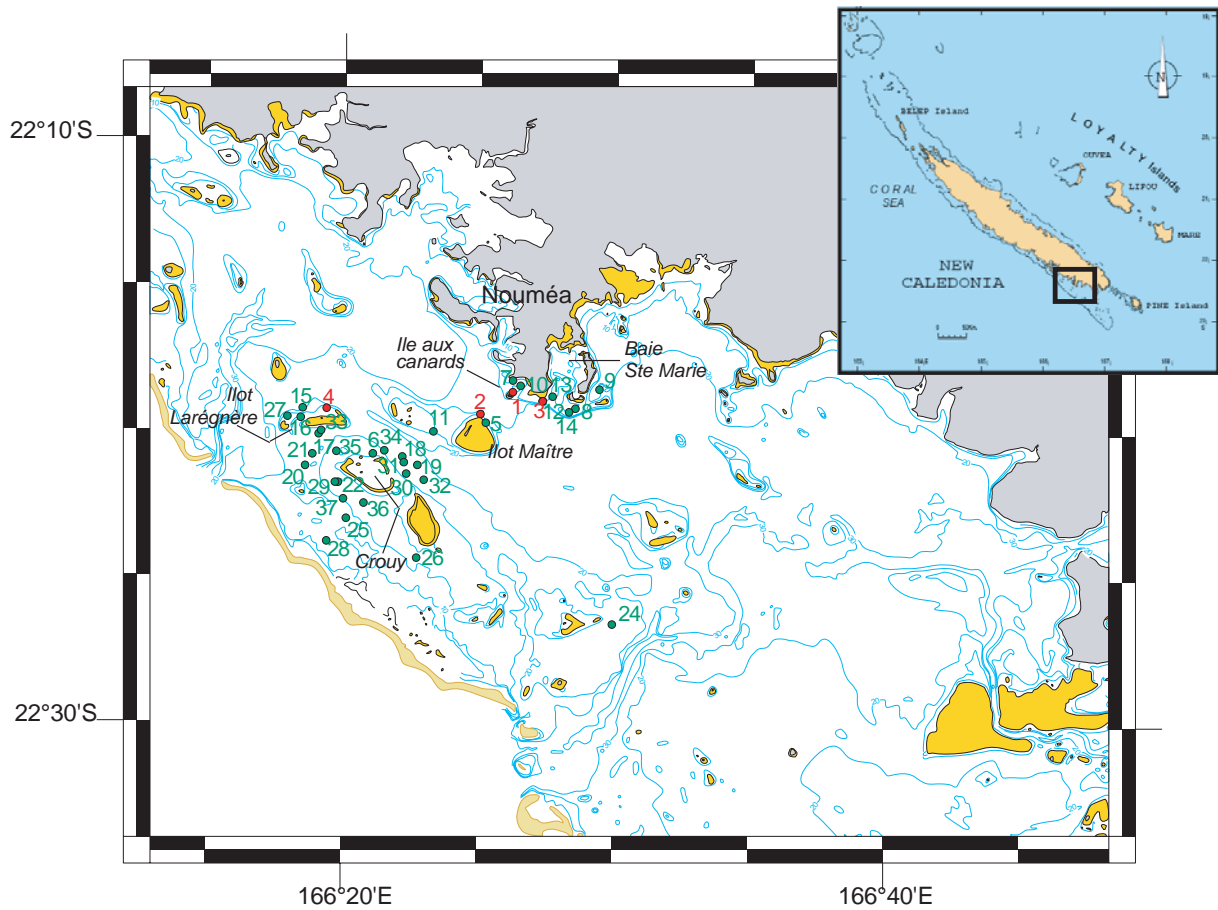
## **6. Evaluation de l'étendue et de la biomasse des algueraies de Nouvelle-Calédonie**

L'étude des algueraies menée pendant la thèse s'est intéressée principalement à la région sud-ouest du lagon de Nouvelle-Calédonie en raison de la présence d'importantes algueraies. Ces algueraies se situent dans une zone potentiellement soumise aux influences anthropiques de la capitale Nouméa (Fig. II.2.) et dans une zone où la circulation maritime est importante. Cette étude visait à tester une méthode d'estimation rapide, par télédétection à partir d'imagerie satellitale, de l'étendue des algueraies et de leur biomasse à des fins de gestion par les collectivités territoriales. L'étude s'est déroulée en quatre volets: (i) une estimation de la surface de recouvrement des algueraies par télédétection optique à partir d'images satellitales (co-auteurs), (ii) une étude de la diversité spécifique et de la variabilité saisonnière des espèces composant les algueraies concernées, (iii) une estimation de la biomasse de chaque algueraie repérée par l'étude de télédétection satellitale, (iv) la proposition de plusieurs méthodes, de degrés de précision variables, pour estimer cette biomasse à partir des images satellitales.

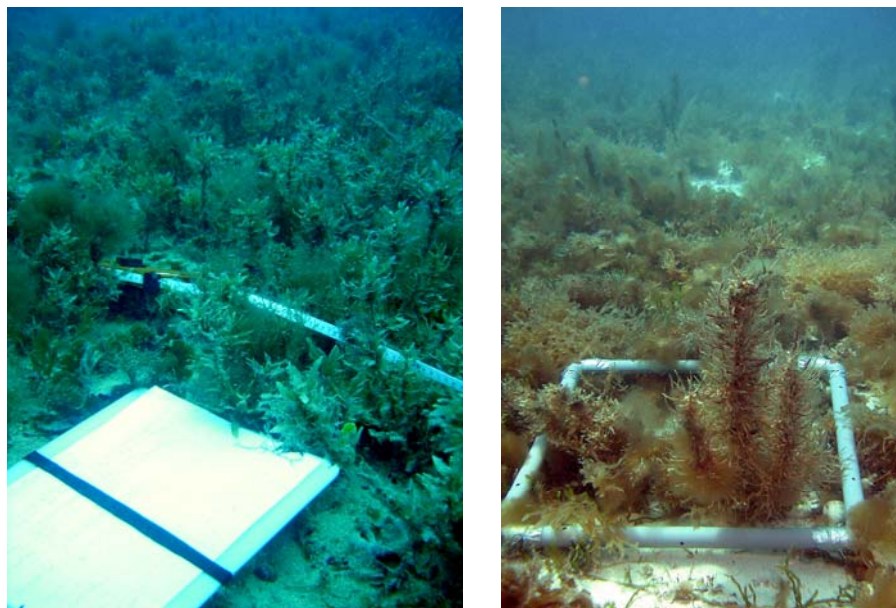
### **6.1. Quantification des algueraies *in situ***

#### **6.1.1. Méthode du transect linéaire**

Cette méthode, largement utilisée en écologie végétale, permet d'enregistrer la fréquence des espèces et la couverture de la végétation (Loya, 1978). Un décamètre est déroulé sur la zone dont on cherche à évaluer la couverture végétale et la proportion de chaque taxon qui compose la couverture végétale (Figs. II.3 et II.4). Pour se faire, la longueur (en cm) de transect interceptée par un individu ou un groupe d'individus est relevée. Les longueurs sont ensuite additionnées par taxon. La mesure de couverture, généralement exprimée sous forme de pourcentage, est considérée comme un estimateur non biaisé de la proportion d'aire couverte par un objet donné, sous certaines conditions: (i) la taille de l'objet est relativement petite par rapport à celle du transect, (ii) la longueur du transect est relativement petite par rapport à la zone d'intérêt et (iii) les transects sont répétés plusieurs fois pour capturer l'hétérogénéité du milieu.



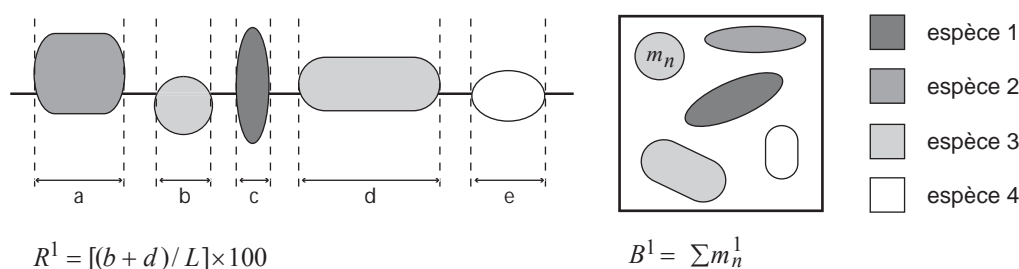
**Fig. II.2.** Carte du lagon aux abords de Nouméa. Les points rouges représentent les stations du suivi saisonnier (4) pour lesquelles des transects et des quadrats ont été réalisés; les points verts représentent les autres stations pour lesquelles seuls des transects ont été réalisés.



**Fig.II.3.** Illustration des méthodes du transect linéaire (gauche) et du quadrat (droite).

### 6.1.2. Méthode du quadrat

Cette méthode permet d'évaluer la biomasse (c'est-à-dire une masse de matière vivante - ici des macrophytes marines - par unité de surface soit en  $g/m^2$ ) présente sur une zone ciblée, afin de compléter les estimations du pourcentage de couverture obtenues par la méthode des transects. Sur le terrain, les taxons présents à l'intérieur d'une surface définie par un quadrat de 50 x 50 cm sont récoltés (Figs. II.3 et II.4). Au laboratoire, les différents taxons sont triés, identifiés et pesés séparément. Dans un premier temps, les masses humides essorées sont mesurées, puis les masses sèches sont obtenues après séchage pendant 48 heures dans une étuve à 60°C jusqu'à obtention d'une masse constante.



**Fig. II.4.** Méthode du transect et du quadrat. La couverture ou taux de recouvrement ( $R_i$ ) de l'espèce 1 est égal à la somme des intercepts (en cm) mesurés le long du transect pour cette espèce divisée par la longueur totale du transect. Il est généralement exprimé en pourcentage. La biomasse ( $B$ ) de l'espèce 1 exprimée en  $g/m^2$  est la somme des masses sèches  $m_i$  (en  $g/m^2$ ) mesurées dans 4 quadrats de  $0.25 m^2$ .

## 6.2. Protocole d'échantillonnage

Pour chaque station étudiée, quatre transects de 10 m de long ont été disposés parallèlement entre eux et réalisés dans les zones les plus représentatives et homogènes de l'algueraie. Dans les cas de changement de faciès, différentes stations ont été distinguées. En parallèle, quatre quadrats (réplicats indépendants) de  $0,25m^2$  ( $1m^2$  au total) ont été répartis de manière aléatoire sur la station et récoltés. Au laboratoire, les données des transects et des quadrats ont été traitées sous *Excel*. Le pourcentage de recouvrement de chaque taxon a été moyenné pour les quatre transects effectués à chaque station. La masse sèche correspondant à chaque taxon, par quadrat pour une station donnée, a été additionnée afin d'obtenir une valeur de biomasse en  $g/m^2$  pour chaque station concernée.

### 6.2.1. Suivi saisonnier des biomasses par espèce

Afin d'évaluer la variation de la biomasse des algueraies au cours de l'année, un suivi saisonnier a été mis en place sur quatre stations. Ces stations ont été choisies en fonction de la diversité spécifique, du taux de recouvrement et des substrats. Il s'agit d'une part d'un site peu profond ( $\sim 2,5 m$ ), non exposé

et à couverture dense (l'île aux Canards, Fig. II.2), d'un platier côtier peu profond (~ 5 m) et exposé (le récif Ricaudy), et d'autre part de sites à fond de dalle variant de 2,5 à 10 m de profondeur et présentant des assemblages spécifiques différents (îlots Larégnère et Maître, Fig. II.2). Dans chaque station, quatre transects ont été mesurés et quatre quadrats ont été prélevés à trois mois d'intervalle entre l'hiver austral 2005 et l'été austral 2007.

#### 6.2.2. Estimation de l'étendue et de la biomasse des algueraies

L'estimation de la surface de couverture des algueraies du lagon Sud-Ouest a été effectuée en collaboration avec G. Dirberg et S. Andréfouët (UR128 CoRéUs, IRD de Nouméa) à partir d'une image satellitale Landsat7 à 30 m de résolution. Trente-cinq stations ont été choisies par photo-interprétation afin de capturer l'hétérogénéité de la couverture des onze algueraies de la zone d'étude (Fig. II.2). Quatre transects de 10 m de long chacun ont été mesurés à chacune des 35 stations, soit un total de 140 transects.

Dans le projet initial, une méthode non-destructive des algues dans les quadrats avait été envisagée grâce à une technique de photoquadrats (Preskitt al. 2004) analysées a posteriori par ordinateur à l'aide de logiciels spécifiques. Sur le terrain cette méthode s'est avérée difficile à déployer en raison des conditions de courant et de visibilité. Les premiers traitements d'images numérisées ont permis d'identifier un certain nombre de difficultés techniques principalement dues aux problèmes d'identification des taxons à partir des photographies. De plus, bien que l'erreur d'estimation de la biomasse se soit avérée acceptable (36,7%), le coût lié à la méthode et au traitement des données nous a contraint à rechercher une méthode plus efficace optimisant le temps dédié à l'acquisition des données et à leur traitement.

Une seconde méthode a été choisie, elle consiste à estimer la biomasse à partir du pourcentage de recouvrement de chaque espèce présente le long des transects et d'une relation préétablie entre le taux de recouvrement et la biomasse. Cette méthode a été utilisée dans une étude employant la télédétection à des fins de cartographie par Andréfouët et al. (2004). Les auteurs ont démontré son efficacité pour l'évaluation de la biomasse de deux taxons appartenant aux Sargassaceae (*Sargassum* et *Turbinaria*) en Polynésie française. Le principe est d'établir une relation statistique entre le taux de recouvrement ( $R_i$  en %) et la biomasse ( $B$  en  $g/m^2$ ) pour chaque espèce des genres majoritaires de Phaeophyceae constituant les algueraies: *Sargassum* spp, *Hormophysa cuneiformis* (J.F. Gmelin) P.C. Silva, *Cystoseira trinodis* (Forsskål) C. Agardh et *Lobophora variegata* (J.V. Lamouroux) Womersley ex Oliveira. Afin de prendre en compte les variations saisonnières de la biomasse des algueraies, la relation  $R_i.f(m)$  a été calculée à l'aide des transects et des quadrats mesurés lors du suivi saisonnier.



***CHAPITRE III***  
***RESULTATS***





## 1. Révision taxonomique du genre *Sargassum*

### 1.1. Révision du subgen. *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae*

Les travaux présentés dans ce chapitre ont été acceptés pour publication dans la revue *TAXON*:  
Mattoo L., Payri CE., Verlaque M. & Reviers B. de, *accepté* b. Taxonomic revision of *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* (Fucales, Phaeophyceae). *Taxon*.

#### 1.1.1. Résumé en français

*Sargassum* est un des genres morphologiquement les plus complexes de la classe des Phaeophyceae. Ce genre est divisé en sous-genres, sections, sous-sections, séries et groupes d'espèces sur la base de caractères morphologiques très polymorphes tels que la forme des rameaux, des feuilles, des vésicules et des réceptacles. Des analyses ADN récentes ont mis en évidence des incongruïtés dans la classification traditionnelle du genre. Le but de cette étude était de réévaluer les relations entre taxons couramment attribués au subgen. *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* dans le bassin Pacifique, et de proposer, si nécessaire, des changements de la nomenclature. L'étude taxonomique a été entreprise en deux étapes principales: (i) un examen morphologique d'importantes collections originaires des îles du Pacifique intertropical et de spécimens types originaires de plusieurs localités dans le monde; et (ii) des analyses ADN basées sur un jeu de trois marqueurs moléculaires (nucléaire *ITS-2*, chloroplastique *RubisCO* et mitochondrial *cox3*). L'étude attentive et méthodique des diagnoses et des spécimens types ont conduit à identifier les quatre taxons suivants: *S. aquifolium*, *S. ilicifolium*, *S. swartzii*, et *S. turbinarioides*. Les membres d'un cinquième taxon n'ont pu être attribués à aucun des taxons examinés. Néanmoins, les analyses ADN ont permis de confirmer l'existence de cinq taxons distincts. En outre, l'évaluation taxonomique de plusieurs diagnoses anciennes et spécimens types ont conduit à proposer 15 nouvelles synonymies pour des taxons attribués traditionnellement aux diverses sous-divisions de la sect. *Acanthocarpicae*; elles s'ajoutent ainsi aux 43 synonymies déjà proposées dans la littérature. De plus, les analyses phylogénétiques ont mis en évidence que la sect. *Acanthocarpicae* ne forme pas une entité taxonomique cohérente et que la taxonomie traditionnellement est basée sur des caractères morphologiques ambigus et non discriminants. Sur la base de ces résultats, nous proposons: (i) d'abandonner les sous-divisions de la sect. *Acanthocarpicae*, (ii) de considérer la sect. *Acanthocarpicae* comme synonyme de la sect. *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*), et (iii) d'élever les séries *Ilicifoliae* et *Binderianae* au rang de section ainsi que de les amender selon un nouveau jeu de caractères morphologiques.

**Note.** Ce travail représente le quatrième article soumis pour publication dans le cadre de la thèse. Il constitue le travail le plus abouti au plan de la révision taxonomique et amende notamment certaines révisions proposées précédemment dans les travaux soumis pour publication au cours de la thèse. Ces

révisions sont indiquées dans le manuscrit qui suit sous forme d'une note de bas de page à la première apparition de la référence bibliographique correspondante.

1.1.2. Taxonomic revision of *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* (Fucales, Phaeophyceae)

**ABSTRACT**

*Sargassum* is one of the morphologically most complex phaeophyceae genera. This genus is divided into subgenera, sections, subsections, series, and species groups based on highly polymorphic characters such as the shape of axes, leaves, vesicles, and receptacles. However, recent DNA analyses have highlighted incongruities in the traditional classification of the genus. Our goals were thus to reassess the relationships among taxa currently attributed to subgen. *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* in the Pacific basin, and to propose, where necessary, nomenclatural changes. We undertook the taxonomic study in two main steps: (i) the morphological examination of large collections from inter-tropical Pacific islands and type specimens from worldwide localities; and (ii) DNA analyses using a set of three markers (nuclear *ITS-2*, chloroplastic partial *rbcLS*-operon and mitochondrial *cox3*). The careful and methodical study of diagnoses and type specimens led us to identify four taxa as *S. aquifolium*, *S. ilicifolium*, *S. swartzii*, and *S. turbinarioides*. Members of a fifth taxon could not be conclusively assigned to any of the taxa screened in this study. Taxonomic assessment of many old diagnoses and types resulted in 15 new synonymies of taxa traditionally attributed to various *Acanthocarpicae* subsections and series adding to 43 synonyms already proposed in the literature. Morphological and DNA analyses revealed that the section *Acanthocarpicae* is based on unsuitable morphological characters and does not form a monophyletic entity. As major results of this work we recommend (i) to abandon sect. *Acanthocarpicae* subsectional ranks, (ii) to synonymize sect. *Acanthocarpicae* with sect. *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*), and (iii) to elevate ser. *Ilicifoliae* and ser. *Binderianae* to section rank as well as re-describe them according to new sets of morphological characters.

**Key words:** *Acanthocarpicae*, *Binderianae*, *Ilicifoliae*, molecular phylogeny, Pacific, taxonomic revision.

**INTRODUCTION**

*Sargassum* C. Agardh is of the morphologically most complex phaeophyceae genera and represents the most species-rich genus of the brown algal order Fucales Bory de Saint-Vincent (Phaeophyceae). The genus' classification system dates back to the 19<sup>th</sup> century and is based on observed differences in

macro-morphological characters such as the development of axes as well as the shape of leaves, vesicles, and receptacles (Yoshida, 1983). However, those morphological characters may display important variations within individual species, and several authors have linked the taxonomic complexity of the genus to its highly polymorphic nature and phenotypic plasticity (Ang & Trono, 1987; Kilar & al., 1992). In addition, pioneer *Sargassum* taxonomists, with little or no experience of populations in the field, originally described numerous species from dry and altered fragments. In a number of instances, these were not necessarily representative of their natural range in morphological variation (pers. obs.). Among the large choice of existing epithets (about 1000, pers. obs.), identifying taxa accurately is a difficult task, often relying on authors' interpretation of short Latin diagnoses or descriptions published in local Floras. Furthermore, type specimens are rarely consulted in the process. Although *Sargassum* taxonomy has been the focus of increased attention since 1985 (Abbott & McDermid, 2004), it is still in need of close systematic re-examination (Womersley, 1954; Yoshida, 1983; Magruder, 1988; Kilar & al., 1992; Mattio & al., 2008b). C. Agardh (1820) was the first author to lay the foundations of a classification system for *Sargassum* by partitioning it into seven unnamed morphological groups. Later, J. Agardh (1848) divided the genus into three sections (*Pterophycus* J. Agardh, *Arthrophyucus* J. Agardh, and *Sargassum* [*Eusargassum*']), themselves further divided into tribes and species groups based on morphological characters or geographical origin. Still later, J. Agardh (1889) proposed a more evolved system of classification based on five subgenera [*Phyllotrichia* (Areschoug) J. Agardh, *Schizophycus* J. Agardh, *Bactrophycus* J. Agardh, *Arthrophyucus* J. Agardh and *Sargassum*] divided into several series and tribes. This system of classification was largely adopted by subsequent authors (Grunow, 1915, 1916a, b; Setchell, 1931, 1933, 1935b, c), and the current classification has undergone only minor modifications and correction since - chiefly to follow the recommendations of the ICBN (International Code of Botanical Nomenclature, McNeill & al., 2007) (Abbott & al., 1988; Tseng & Lu, 1992a, 1995a, 1997a, 2002a).

*Sargassum* is now currently divided into subgenera, sections, sub-sections, series, species groups and species. Several varieties and forms may be recognized under the latter. Four subgenera are presently recognized: (i) *Arthrophyucus*, (ii) *Bactrophycus*, (iii) *Sargassum*, and (iv) *Phyllotrichia* (J. Agardh, 1848, 1889; Womersley, 1954; Abbott & al., 1988; Yoshida & al., 2004). The subgen. *Sargassum* is probably the most abundant and diversified subgenus in the Pacific (Phillips, 1995; Mattio & al., 2008b). It is traditionally divided into three sections named *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell, *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al., and *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott & al. (J. Agardh, 1889; Abbott & al., 1988). Among those three sections, the taxonomy of sect. *Acanthocarpicae* is particularly complex. It was first described as tribe *Acanthocarpa* by J. Agardh (1848), later elevated to series level by the same author (J. Agardh, 1889), and more recently transferred to section rank following the ICBN (Abbott & al., 1988). The next revisions were those of Tseng & Lu (1992a, b, 1995a—c, 1997a, b, 1999, 2002a—c), who provided key morphological characters for the

**Table III.1.** Synthesis of current classification for sect. *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott & al. based on the various works by Tseng & Lu (1995a—c, 1997a, b, 1999, 2002a—c).

Taxonomic level	Designation	Key morphological characters	Type species
Section	<i>Acanthocarpicae</i> (J. Ag.) Abbott & al.	Flattened and spiny receptacles	<i>S. hystrix</i> J. Ag. <sup>(1)</sup>
1. Subsection	<i>Glomerulatae</i> (J. Ag.) Tseng & Lu	Receptacles bisexual in dense glomerules	unknown
1.1. Series	<i>Binderianae</i> (Grun.) Tseng & Lu	Axis distichous, complanate to compressed	<i>S. binderi</i> Sond.
1.1.1. Species group	<i>Swartzia</i> <sup>(2)</sup>	Vesicles ellipsoidal and apiculate, with flattened pedicels longer than vesicles	<i>S. swartzii</i> C. Ag.
1.1.2. Species group	<i>Binderia</i> <sup>(2)</sup>	Vesicles spherical, with pedicels generally as long as or shorter than vesicles	<i>S. binderi</i> Sond.
1.2. Series	<i>Platycarpae</i> (Grun.) Tseng & Lu	Upper parts of axis multifarious filiform or subcylindrical	<i>S. platycarpum</i> Mont.
2. Subsection	<i>Biserrulae</i> (J. Ag.) Tseng & Lu	Receptacles unisexual or bisexual in racemes	<i>S. biserrula</i> J. Ag.
2.1. Series	<i>Plagiophyllae</i> Tseng & Lu	Receptacles unisexual, female acanthocarpic, male malacocarpic	<i>S. plagiophyllum</i> C. Ag.
2.1.1. Species group	<i>Plagiophylla</i> <sup>(2)</sup>	Holdfast discoidal	<i>S. plagiophyllum</i> C. Ag.
2.1.2. Species group	<i>Rhizophora</i> <sup>(2)</sup>	Holdfast rhizoidal	<i>S. rhizophorum</i> Tseng & Lu
2.2. Series	<i>Ilicifoliae</i> (J. Ag.) Tseng & Lu	Receptacles unisexual, female and male receptacles acanthocarpic; leaves with unequal basal parts, inner leaf margin entire or slightly excised, outer leaf margin distinctly dentate	<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.
2.3. Series	<i>Odontocarpicae</i> Tseng & Lu	Receptacles bisexual, leaves lanceolate to linear with mostly unequal basal parts	<i>S. odontocarpum</i> Sond.

<sup>(1)</sup> *hic designatus*, see *Typification & new combinations* section in this paper.

<sup>(2)</sup> Species groups have no nomenclatural status with regard to the ICBN, no authorities are indicated.

identification of *Acanthocarpicae* subsections, series, and species groups. The currently accepted *Acanthocarpicae* classification is synthesized in Table III.1.

The first authors to challenge the traditional classification and phylogenetic relationships in *Sargassum* using DNA markers (*ITS-2* and partial *rbcLS*-operon) were Phillips (1998), Phillips & Fredericq (2000), Phillips & al. (2005), Stiger & al. (2000, 2003), and Yoshida & al. (2000, 2002, 2004). Due to reduced taxon representation and limited inter-species resolution obtained with markers for the *ITS-2* region and the partial *rbcLS*-operon used independently, these studies resulted in several taxonomic revisions. Stiger & al. (2000, 2003) transferred sect. *Phyllocystae* Tseng (1985) from subgen. *Bactrophyucus* to subgen. *Sargassum* and the genus *Hizikia* Okamura to section level within subgen. *Bactrophyucus*. Yoshida & al. (2004) merged subgen. *Schizophycus* J. Agardh into subgen. *Sargassum*. These rearrangements provided strong evidence for the re-assessment of some taxonomic concepts within *Sargassum*. In a recent study, combining detailed results provided by a three markers-DNA phylogeny, analyses of morphology, and old herbarium collections including species types, Mattio & al. (2008b)<sup>2</sup> provided some taxonomic clarifications for Pacific islands *Sargassum* diversity. Mattio & al. (in press)<sup>3</sup> further resolved a number of taxonomic ambiguities at species level within the subgenus *Sargassum*, and described the new section *Polycystae* Mattio & Payri. These authors confirmed the polyphyletic nature of subgen. *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* previously shown by Phillips & al. (2005), and recommended that this section be re-assessed to clarify the status of several species and to resolve taxonomic incongruities.

The aim of this paper is to provide a comprehensive phylogeny of subgen. *Sargassum* based on combined analyses of morphology and nuclear (*ITS-2*), chloroplastic (partial *rbcLS*-operon), and mitochondrial (*cox3*) DNA regions. The objectives are (i) to further investigate the relationships of taxa currently assigned to sect. *Acanthocarpicae*, and (ii) to re-assess the taxonomic value of morphological characters.

## MATERIAL AND METHODS

### *Taxon selection*

*Acanthocarpicae* taxa were selected from material recently collected in French Polynesia (2002, coll. C. Payri & V. Stiger-Pouvreau), Easter Island (2007, Coll. S. Andréfouët), Hawaii (2007, coll. T. Sauvage), Fiji (2007, coll. L. Mattio), Vanuatu (2006, coll. L. Mattio & C. Payri), the Solomon Islands (2004, coll. C. Payri), New Caledonia (2004—2008, coll. L. Mattio & C. Payri), and New Zealand (2004, 2005, several collectors) to ensure a broad representation of *Acanthocarpicae* throughout the Pacific basin. Specimens from French Polynesia are housed in the herbarium of the Université de Polynésie française in Tahiti, French Polynesia (UPF); specimens from New Zealand are housed in the

---

<sup>2</sup> cf. chapitre III.2.1.

<sup>3</sup> cf. chapitre III.2.2.

herbarium of Te Papa Museum in Wellington, New Zealand (WELT); and other specimens are housed in the algal herbarium of the Institut de Recherche pour le Développement in Nouméa, New Caledonia (IRD-A).

**Table III.2.** Details of sequences used in this study and produced by the first author with voucher informations and GenBank accessions. Taxa and Hebarium accessions are in bold, GenBank accessions for new sequences are in *Italic*. NA: data not available.

**Taxon -- herbarium accession: country (collection site, date, collector), GebnBank accessions for ITS-2, rbcLS, and cox3.**

***S. aquifolium*** – **Sh1466**: Hawaii (Oahu Is., Jan-06, T. Sauvage), EU100796, EU100821, EU100835. **IRD-A1531**: New Caledonia (Ile des Pins, Dec-05, L. Mattio), EU100800, EU100808, *EU882243*. **IRD-A1546**: Hawaii (Mahukona, Mar-06, T. Sauvage), EU833429, NA, EU833389. **IRD-A1582**: Fiji (Navutulevu reef, May-07, L. Mattio), EU833432, EU833464, EU833406. **IRD-A1592**: Fiji (Kiuva reef, May-07, L. Mattio), EU833433, EU833466, EU833411. **IRD-A1622**: New Caledonia (Ile des Pins, Dec-05, L. Mattio), *EU882252*, *EU882262*, *EU882241*. **IRD-A1624**: New Caledonia (Ile Nouaré, Oct-05, L. Mattio), *EU882253*, *EU882263*, *EU882242*. **IRD-A1632**: Hawaii (Mahukona, Mar-06, T. Sauvage), EU833430, NA, NA. **IRD-A1653**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-04, C. Payri), EU833449, NA, EU833400. **IRD-A1660**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-04, C. Payri), EU833447, EU833462, EU833497. **IRD-A1662**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-04, C. Payri), EU833445, NA, EU833395. **IRD-A1681**: Vanuatu (Santo, Aug-06, L. Mattio), EU833456, EU833476, EU833412. **IRD-A1682**: Vanuatu (Santo, Aug-06, L. Mattio), EU833455, EU833477, EU833413. **IRD-A4009**: Chile (Easter Island, Ovahe Is., Sep-07, S. Andréfouët), NA, NA, *EU882244*. **UPF3976**: French Polynesia (Raivavae Is., Dec-05, S. Andréfouët), EU100795, EU100809, EU100833. **WELT-A23190**: New Zealand (Kermadec, Raoul Is., Oct-04, R. Stanley), *EU882250*, *EU882261*, *EU882240*. **WELT-A028413**: New Zealand (Kermadec, Raoul Is., Nov-04, L. Chadderton), *EU882251*, NA, NA. ***S. carpophyllum*** – **IRD-A1511**: New Caledonia, (îlot Freycinet, Jul-05, L. Mattio), EU100797, EU100804, EU833415. **IRD-A1516**: New Caledonia, (Basse de Taui, Jul-05, L. Mattio), EU100799, EU100806, EU833416. **IRD-A1519**: New Caledonia, (îlot Porc Epic, Oct-05, L. Mattio), EU100798, EU100805, EU833417. ***S. decurrens*** – **IRD-A1526**: New Caledonia, (Konduyo Is., Apr-04, L. Mattio), EU100773, EU100803, EU100822. **IRD-A1602**: New Caledonia (Ilot M'Bo, Jul-05, L. Mattio), *EU882258*, *EU882267*, *EU882247*. **IRD-A4010**: New Caledonia, (Ile aux Canards, May-05, L. Mattio), *EU882257*, *EU882266*, *EU882246*. ***S. ilicifolium*** -- **IRD-A1651**: The Solomon Islands (Nggela, Jul-04, C. Payri), EU833454, NA, NA. **IRD-A1562**: Fiji (Makuluva Is., Apr-07, L. Mattio), EU833436, EU833468, NA. **IRD-A1569**: Fiji (Makuluva Is., Apr-07, L. Mattio), EU833437, EU833469, EU833403. **IRD-A1586**: Fiji (Navutulevu reef, May-07, L. Mattio), EU833438, NA, EU833407. **IRD-A1588**: Fiji (Kiuva reef, May-07, L. Mattio), NA, EU833467, EU833408. **IRD-A1589**: Fiji (Kiuva reef, May-07, L. Mattio), EU833439, EU833470, NA. **IRD-A1620**: New Caledonia (Rocher à la voile, May-05, L. Mattio), NA, NA, *EU882238*. **IRD-A1616**: New Caledonia (Ile des Pins, Dec-05, L. Mattio), EU833435, EU833460, EU833391. **IRD-A1617**: New Caledonia (Ile des Pins, Dec-05, L. Mattio), *EU882249*, *EU882260*, *EU882239*. **IRD-A1618**: New Caledonia (île Nouaré, Oct-05, L. Mattio), EU833434, EU833461, EU833390. **IRD-A1645**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-04, C. Payri), EU833452, NA, NA. **IRD-A1647**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-04, C. Payri), EU833453, NA, NA. ***S. obtusifolium*** – **IRD-A1537**: Hawaii (Maui, Mar-06, T. Sauvage), EU100794, EU100820, EU100834. **IRD-A1538**: Hawaii (Molokai SE, Fev-07, T. Sauvage), EU833428, NA, NA. **IRD-A1633**: Hawaii (Molokai W, Fev-07, T. Sauvage), EU833427, NA, NA. ***S. pacificum*** – **UPF2754**: French Polynesia (Bora Bora, Mar-03, C. Payri & V. Stiger), EU100783, EU100812, EU100824. **UPF2783**: French Polynesia (Raiatea, Mar-03, C. Payri & V. Stiger), EU100774, EU100811, EU100823. **UPF3972**: French Polynesia (Raiatea, Mar-03, C. Payri & V. Stiger), EU100784, EU100813, EU100828. ***S. polycystum*** -- **IRD-A1571**: Fiji (Makuluva Is., Apr-07, L. Mattio), EU833422, EU833471, EU833405. **IRD-A1590**: Fiji (Kiuva reef, May-07, L. Mattio), EU833421, EU833472, EU833410. **IRD-A1640**: Vanuatu (Effate, Port Villa, Aug-06, C. Payri), EU833420, EU833475, EU833388. **IRD-A1642**: Vanuatu (Effate, Port Villa, Aug-06, C. Payri), EU833419, EU833474, EU833387. **IRD-A1680**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-04, C. Payri), EU833423, NA, EU833399. ***S. sp.*** – **IRD-A1609**: New Caledonia (Rocher à la voile, May-05, L. Mattio), *EU882248*, *EU882259*, *EU882237*. **IRD-A1634**: Vanuatu (Effate, Port Villa, Sept-06, C. Payri), EU833457, EU833473, EU833414. **IRD-A1644**: The Solomon Islands (Malaita, Jul-06, C. Payri), EU833450, NA, NA. ***S. sp. 2*** – **SEY1F**: Seychelles (Rohfritsch & al., unpub. data), EU169861, NA, NA. ***S. swartzii*** -- **IRD-A1532**: New Caledonia (Thio, Oct-06, C. Berthault), *EU882254*, EU100807, NA. **IRD-A3912**: New Caledonia (Ilot Maître, Sep-05, L. Mattio), *EU882255*, *EU882264*, NA. ***S. turbinarioides*** -- **IRD-A1604**: New Caledonia (Ile des Pins, Dec-05, C. Payri), *EU882256*, *EU882265*, *EU882245*. ***Turbinaria ornata*** -- **IRD-A1536**: New Caledonia (île Nouaré, Oct-05, L. Mattio), EU100772, EU100812, EU833384.

Additional collections from worldwide localities were examined through loans or visits to various herbaria: the complete *Sargassum* collections from the LD Agardh's herbarium (Lund, Sweden) and PC cryptogamic herbarium including Bory de Saint-Vincent and Montagne's collections (Paris, France); Grunow's collection from W (Vienna, Austria); collections from TCD (Dublin, Ireland), C (Copenhagen, Denmark), and SUVA-A (Suva, Fiji); several specimens from BISH (Honolulu, Hawaii); specimens from Brown's, Setchell's, and Turner's collections at BM (London, England); several specimens from Setchell's collection at UC-Berkeley (Berkeley, California), and Greville's specimens at E (Edinburg, Scotland); supplementary material from AD (Adelaide, Australia), FH (Harvard, Massachusetts), GB (Göteborg, Sweden), L (Leiden, Netherlands), MEL (Melbourne, Australia), NSW (Sydney, Australia), NY (New York, USA), S (Stockholm, Sweden), SAP (Sapporo, Japan), SGO (Santiago, Chile), UBC (Vancouver, Canada), UC-Santa Barbara (Santa Barbara, California), UPF (Papeete, French Polynesia), US (Washington, USA), and WELT (Wellington, New Zealand). We photographed (when permitted) or scanned each specimen of interest, and took detailed notes on observed morphological characters.

### ***Species identification***

We analyzed the morphological characters of traditional taxonomic value (holdfast, axes, branching pattern, leaves, vesicles, and receptacles) and identified sexual expression (monoecy or dioecy) based on transversally sectioned receptacles using a freezing microtome and a light microscope (Olympus BH2). This led us to consider groups of morphologically similar specimens representing a morphological *continuum* as taxa. The range in morphological variation of individual taxa was delimited from the study of intra-individual, intra- and inter-populational polymorphism, taking into account phenotypic variations.

Preliminary species determinations were made according to available literature for the Indo-Pacific region. Species identification was confirmed by examination of type specimens and/or original diagnoses of *Acanthocarpicae* taxa of interest.

### ***DNA processing and phylogenetic analyses***

DNA sequences for taxa from Fiji, French Polynesia, Hawaii, the Solomon Islands, and Vanuatu have been obtained previously (Mattio & al., 2008b; Mattio & al., in press, see Table III.2). Samples of taxa from the recent collections in New Caledonia, Easter Island, and the Kermadec Islands were processed during this study (Table III.2). Overall, the selected sequences were representative of Pacific islands *Acanthocarpicae* species. Additional sequences were retrieved from the GenBank (Phillips & Fredericq, 2000; Stiger & al., 2000, 2003; Phillips & al., 2005) to ensure representation of all sections of subgen. *Sargassum*.

DNA extractions were made on samples (receptacles or apical tips) preserved in silicagel (Chase & Hills, 1991) and crushed in liquid nitrogen (see Mattio & al., 2008b). DNA extraction was performed



**Table III.3.** Nomenclatural and taxonomic data relating to *Sargassum* (sect. *Acanthocarpicae* sensu J. Agardh 1889) taxa from inter-tropical Pacific islands and type species of sect. *Acanthocarpicae*'s subdivisions, including existing and newly proposed synonymies, and type specimen informations with geographic origin and taxonomic position.

Taxon	Reference	Type informations	Synonym designation
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>(MF)</sup>	C. Agardh, 1820: 12—13		
<b>B:</b> <i>Fucus aquifolius</i> Turn.	Turner, 1807: 111—112	BM 563434, syntypes, Sunda Strait	This study
= <i>S. binderi</i> var. <i>incisifolium</i> Sond. ex Grun. <sup>(AGBB)</sup>	Grunow, 1915: 384	TCD 1116, holotype, China sea	This study
= <i>S. biserrula</i> J. Ag. <sup>(ABD)</sup>	J. Agardh, 1848: 318	TCD 1118, syntype, West Indies	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>(AGP)</sup>	J. Agardh, 1848: 326—327	LD 2416, 2417, syntypes, Western Pacific & South Africa	J. Agardh, 1848:327
= <i>S. aquifolium</i> sensu Bory 1828:128	NA	NA	Ajisaka & al., 1997: 34
= <i>S. feldmannii</i> Pham <sup>(AGBB)</sup>	Pham-Hoang, 1967:297	NA, Vietnam	Tseng & Lu, 1995:104
= <i>S. echinocarpum</i> var. <i>phyllocystum</i> Grun. <sup>(AGBS)</sup>	Grunow, 1915: 383	NA, Tonga	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>(AGBS)</sup>	J. Agardh, 1848: 327	LD 2392, 2389, syntypes, Oahu, Hawaii	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. anapense</i> Setch. & Gardn. in Setch.	Setchell, 1924: 165	US 56954, BISH 560771, isotypes, Tuila Is., Samoa	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. crassifolium</i> var. <i>samoense</i> Grun. <sup>(AGP)</sup>	Grunow, 1915: 390	W 82, 83, 84, syntypes, Upolu Is., Samoa.	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. fonanonense</i> Setch. & Gardn.	Setchell, 1924: 166	BISH 560762, isotype, Tuila Is., Samoa	Mattio & al., in press ; This study
= <i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>(AGBB)</sup>	Montagne, 1845: 67	PC AB14904, holotype, Sumatra, Indonesia	Tsuda, 1988: 59; This study
= <i>S. oligocystum</i> sensu De Wreede (1973) <sup>(AGBB)</sup>	NA	NA	Noro & al., 1994: 25
= <i>S. grevillei</i> J. Ag.	J. Agardh, 1848:336	TCD 1114, 1115, syntypes, India and Indonesia	Setchell, 1935c: 267
= <i>S. binderi</i> Sond. ex J. Ag. <sup>(AGBB)</sup>	J. Agardh, 1848:328	TCD 1110—113a, syntypes, China sea and Sunda Strait	Womersley & Bailey, 1970:299; This study
= <i>S. binderi</i> f. <i>latifolium</i> Sond. <sup>(AGBB)</sup>	Sonder, 1871:43	TCD 1117, holotype, China sea	Grunow, 1915:383; This study
= <i>S. oligocystoides</i> Grun.	Grunow, 1916:33	NA, Malaysia & Indonesia	Setchell, 1935c: 267
= <i>S. porosum</i> Grev.	Greville, 1849:106-107	E 00270741, holotype, India <sup>(e)</sup>	J. Agardh, 1889: 105; Setchell, 1935c: 267
= <i>S. echinocarpum</i> var. <i>vitiense</i> Grun. <sup>(AGBS)</sup>	Grunow, 1874: 28	NA, Ovalau Is., Fiji	This study
= <i>S. binderi</i> var. <i>vitiense</i> Grun. in Askenasy <sup>(AGBB)</sup>	Grunow in Askenasy, 1889: 28	NA, Tonga	Grunow in Askenasy, 1889:28

= <i>S. heterocystum</i> Mont. <sup>(ABPP)</sup>	Montagne, 1842: 250	PC MA9192, holotype, Vietnam	This study
= <i>S. odontocarpum</i> Sond. <sup>(ABO)</sup>	Sonder, 1871: 43	NA, India	This study
= <i>S. coriifolium</i> J. Ag. nom. illeg. <sup>(ABO)</sup>	J. Agardh, 1889: 96	E 00270110, 111, syntypes, India <sup>(a)</sup>	Silva & al., 1996:690; Tseng & Lu, 1999: 9; This study
= <i>S. coriifolium</i> var. <i>echinocarpum</i> (Grev.) Grun.	Grunow, 1915:436	E 00270111, holotype, India <sup>(a)</sup>	Silva & al., 1996: 690; Tseng & Lu, 1999:9; This study
= <i>S. echinocarpum</i> Grev. nom. illeg.	Greville, 1848:274-275	E 00270111, holotype, India <sup>(a)</sup>	Grunow, 1915: 436; This study
= <i>S. odontocarpum</i> var. <i>lanceolatum</i> (Grun.) Silva.	Silva & al., 1996:690	NA, India <sup>(a)</sup>	Tseng & Lu, 1999: 9; This study
= <i>S. lanceolatum</i> Grev. nom. illeg.	Greville, 1848:431-432	E 00270110, holotype, India <sup>(a)</sup>	Silva & al., 1996:690; Tseng & Lu, 1999: 9; This study
= <i>S. coriifolium</i> var. <i>lanceolatum</i> (Grun.) Grun.	Grunow, 1915:436	E 00270110, holotype, India <sup>(a)</sup>	Grunow, 1915: 436; Silva & al., 1996:690; Tseng & Lu, 1999: 9; This study
= <i>S. oocyste</i> J. Ag.	J. Agardh, 1848: 317	PC TA8158, 8571, 8573, syntypes, New Guinea	This study
= <i>S. spathulaefolium</i> var. <i>neocaledonicum</i> Grun. <sup>(MF)</sup>	Grunow, 1916a: 22	W 2535, 2536, syntypes, Noumea, New Caledonia	This study
= <i>S. obovatum</i> Grev. nom. illeg.	Greville, 1849:216-217	NA, India <sup>(a)</sup>	J. Agardh, 1889: 102
<b><i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>(ABB)</sup></b>	C. Agardh 1820: 11		
<b><i>B: Fucus ilicifolius</i> Turn.</b>	Turner, 1807: 113		
= <i>S. cristaeifolium</i> C. Ag. <sup>(AGP)</sup>	C. Agardh, 1820: 13	BM 562953, holotype, Sunda Strait, Indonesia	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. berberifolium</i> J. Ag. <sup>(AGP)</sup>	J. Agardh, 1848: 337	LD 2451, holotype, unknown loc.	Noro & al., 1994:29; This study
= <i>S. duplicatum</i> Bory <sup>(AGP)</sup>	Bory, 1828:127	LD 2418, 2436, 2437, syntypes, Admiralty Is. and Australia	Grunow, 1915:398; This study
= <i>S. dazhohense</i> Tseng & Lu <sup>(AGP)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: 487	PC TA8267, syntypes, Pacific <sup>(b)</sup> and Falklands	Grunow, 1915:398; This study
= <i>S. duplicatum</i> J. Agardh nom. illeg. <sup>(AGP)</sup>	J. Agardh, 1889:90	AST 57-5615, holotype, Dazhou Is., China	Ajisaka, 2006:178; This study
= <i>S. megalocystum</i> Tseng & Lu <sup>(AGP)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: 489	NA, Moluccas & Mauritius	Ajisaka & al., 1997:28
= <i>S. sanyaense</i> Tseng & Lu <sup>(AGP)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: 485	AST 57-516, holotype, Dazhou Is., China	Ajisaka, 2006:178; This study
= <i>S. yongxingense</i> Tseng & Lu <sup>(AGP)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: 483	AST 76-1972, holotype, Sanya, China	Ajisaka, 2006 :178; This study
= <i>S. duplicatum</i> J. Agardh nom. illeg. <sup>(AGP)</sup>	J. Agardh, 1889:90	AST 58-4012, holotype, Xisha Is., China	Ajisaka, 2006 :178; This study
= <i>S. cristaeifolium</i> sensu Harvey <sup>(AGP)</sup>	NA	NA, Moluccas & Mauritius	Womersley & Bailey, 1970:296
= <i>S. cristaeifolium</i> var. <i>upolense</i> Grun. <sup>(GP)</sup>	Grunow, 1874: 27	NA	J. Agardh, 1889: 90
			Grunow, 1874: 27

= <i>S. pfeifferae</i> Grun. <sup>(AGP)</sup>	Grunow, 1874: 27	NA, Mauritius	J. Agardh, 1889: 90; This study
= <i>S. obovatum</i> Harv. var. <i>pfeifferae</i> (Grun.) Grun. <sup>(AGP)</sup>	Grunow, 1915: 392	NA, Mauritius	Grunow, 1915:392
= <i>S. ilicifolium</i> (Turn) J. Ag.	NA	NA	Tsuda, 1988: 60
= <i>S. ilicifolium</i> var. <i>conduplicatum</i> Grun. ex Reinb. <sup>(ABI)</sup>	Reinbold, 1913:160	NA, Ceylon, Philippines & Indonesia	Womersley & Bailey, 1970:299; This study
= <i>S. ilicifolium</i> var. <i>duplicatum</i> J. Ag. <sup>(ABI)</sup>	J. Agardh, 1848: 318	NA, Moluccas & Mauritius	Womersley & Bailey, 1970:296; This study
= <i>S. cristaefolium</i> var. <i>condensatum</i> Sond. <sup>(AGP)</sup>	Sonder, 1871:42	NA, Port Denison, Ceylon	Grunow, 1874:27; J. Agardh, 1889: 90
= <i>S. droserifolium</i> Bory	Grunow, 1915:393	NA, Several localities, Australia	Grunow, 1915:393
= <i>S. ilicifolium</i> var. <i>oocystoides</i> Grun. <sup>(ABI)</sup>	Bory, 1828: 129	PC TA8308, syntype, Port Praslin, New Ireland	This study
= <i>S. ilicifolium</i> var. <i>venustum</i> Grun. <sup>(ABI)</sup>	Grunow in Askenasy, 1889: 27	NA, Australia	This study
= <i>S. turbinatifolium</i> Tseng & Lu <sup>(ABO)</sup>	Grunow in Askenasy, 1889: 27	TCD 1119, syntype, Singapore, Indonesia	This study
<i>S. hystrix</i> J. Ag. <sup>(A)</sup>	Tseng & lu, 1979: 9	AST 76-1569, holotype, Xisha Is., China	This study
<i>S. mcclurei</i> Setch.	J. Agardh, 1847:7	C AT1353, lectotype, Campeche bank, Mexico	
<i>S. parvifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>(ABI)</sup>	Setchell, 1933:45	US 2222—2224, syntypes, Repulse Bay, Hong-Kong	
<i>S. patens</i> C. Ag.	Turner, 1811:33, as <i>Fucus parvifolius</i>	NA, unknown loc.	
<i>S. platycarpum</i> Mont. <sup>(AGP)</sup>	C. Agardh 1820:27	LD 2838, lectotype, Japan Sea	
<i>S. plagiophyllum</i> Mert. ex C. Ag. <sup>(ABPP)</sup>	Montagne, 1842:248	PC MA9209, holotype, Martinique	
= <i>S. stolonifolium</i> Phang & Yoshida <sup>(P)</sup>	C. Agardh, 1824:304	PC AB14948, neotype, Indian Ocean	
<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>(P)</sup>	Phang & Yoshida 1997: 63	SAP 062135, holotype, Penang Is., Malaysia	This study
= <i>S. cornigerum</i> Sond. ex Grun. <sup>(ABP)</sup>	Sonder in Grunow 1915:443	TCD 1129, syntype, China Sea	Mattio & al., in press; This study
= <i>S. gaudichaudii</i> Mont. <sup>(ABPP)</sup>	Montagne, 1842: 249	PC MA9187, MA9188, AB14585, AB14586, syntypes, Mauritius & Philippines	This study
<i>S. quinhonense</i> Nguyen	Nguyen, 2002:109	NA, Vietnam	
<i>S. rhyzophorum</i> Tseng & Lu <sup>(ABPR)</sup>	Tseng & Lu, 2002b:18	AST 55.1843, holotype, Weizhou Is., China	
<i>S. swartzii</i> C. Ag. <sup>(AGBS)</sup>	C. Agardh, 1820: 11	LD 2378, lectotype, India	

≡ *Fucus swartzii* Turn. *nom. illeg.*

= *S. acutifolium* Grev. <sup>(AGBS)</sup>

= *S. spathulaelaefolium* J. Ag. <sup>(ME)</sup>

= *S. wightii* Grev. <sup>(AGBS)</sup>

***S. turbinarioides* Grun.** <sup>(AGP)</sup>

Turner, 1811: 120—121	MEL696669, isotype <sup>(c)</sup> , unknown loc.	NA
Greville, 1849:256-257	LD 2377, E270747, syntypes, India <sup>(a)</sup>	J. Agardh, 1848:328; This study
J. Agardh, 1848: 330	LD 2769—71, syntypes, India and Indonesia	This study
Greville, 1848: 329	TCD 1120, 1121, syntypes, India <sup>(a)</sup>	This study
Grunow, 1915:395	W 164, 165, syntypes, Noumea, New Caledonia	

**Bold:** current names; **B:** basionym; =: heterotypic synonym; ≡: homotypic synonym; NA: data not available. Taxonomy. <sup>(Δ)</sup>: sect. *Acanthocarpicae*; <sup>(ABL)</sup>: subsect. *Biserrulae*, ser. *Illicifoliae*; <sup>(ABO)</sup>: subsect. *Biserrulae*, ser. *Odontocarpae*; <sup>(ABPP)</sup>: subsect. *Biserrulae*, ser. *Plagiophyllae*; <sup>(ABPR)</sup>: subsect. *Biserrulae*, ser. *Plagiophyllae* sp. gp. *Rhizophora*; <sup>(AGBB)</sup>: subsect. *Glomerulatae*, ser. *Binderiana*, sp. gp. *Binderia*; <sup>(AGBS)</sup>: subsect. *Glomerulatae*, ser. *Binderiana*, sp. gp. *Swratzia*; <sup>(AGP)</sup>: subsect. *Glomerulatae*, ser. *Platycarpae*; <sup>(ME)</sup>: sect. *Malacocarpicae*, subsect. *Fruiliferae*; <sup>(P)</sup>: sect. *Polycystae*; <sup>(ZH)</sup>: sect. *Zygocarpicae*, subsect. *Holozygocarpicae*. <sup>(a)</sup>, *In Mari Penisulae Indiae Orientalis*; <sup>(b)</sup>, between New Zealand and Tahiti; <sup>(c)</sup>, specimen not examined.

using the DNeasy Plant mini Kit (Qiagen GmbH., Hilden, Germany). DNA extracts were systematically purified using the GeneClean kit III (Qbiogen Inc., Carlsbad, CA, USA) prior to PCR amplification. PCR amplification and sequencing were carried out as detailed in Mattio & al. (2008b) using the following primers (i) for nuclear *ITS*-2: 5.8S-BF (5'-CGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGAT-3') and 25BR-2 (5'-TCCTCCGCTTAGTATATGCTTAA-3') (Yoshida & al., 2000); (ii) chloroplastic partial *rbcLS*-operon: 3F (5'-CATCGTGCTGGTAACTCTAC-3') (Phillips, 1998), and S97R (5'-CATCTGTCCATTCWACACTAAC-3') (Peters & Ramirez, 2001); and (iii) mitochondrial *cox3*: CAF4A (5'-ATGTTTACTTGGTGRAGRGA-3') and CAR4A (5'-CCCCACCARTAWATNGTNAG-3') (Kogame & al., 2005). Sequences were submitted to GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) and sequence alignments were made using the BioEdit sequence alignment editor (Hall 1999). Nuclear *ITS*-2 alignment required the addition of several gaps and was treated following the alignment based on sequences' secondary structure used by Stiger & al. (2003). Partial *rbcLS*-operon and *cox3* sequences were aligned by eye without ambiguity. *ITS*-2, partial *rbcLS*-operon and *cox3* sequences were concatenated manually. Neighbour Joining (NJ), Maximum Parsimony (MP), and Maximum Likelihood (ML) analyses were completed on all sequence alignments. NJ (model: Kimura 2-parameters) and MP analyses were carried out using MEGA4 software (Tamura & al., 2007). ML (model: GTR+ $\Gamma$ +I) analyses were performed with PHYML (Guindon & Gascuel, 2003). To estimate the robustness of internal nodes, bootstrap proportion (BP) values (Felsenstein, 1985) were derived from the parsimony analysis using 2000 replicates. Based on results, robustness of nodes was ranked as strong (BP  $\geq$  85%), moderate (BP = 70–85%), or weakly supported (BP  $\leq$  70%). All trees were rooted with a sequence of the Sargassaceae *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh (Stiger et al., 2000, 2003; Phillips et al., 2005; Mattio & al., 2008b).

## RESULTS

### *Acanthocarpicae diversity in the Pacific and nomenclature*

An in-depth review of the available literature provided 68 *Acanthocarpicae* taxa and related synonyms originating from the Pacific region (45) and worldwide localities (23) (Table III.3). The resulting dataset mainly includes taxa recorded from inter-tropical Pacific islands but also lists additional taxa of interest from worldwide localities and type species of the various *Acanthocarpicae* subdivisions (Table III.1).

Over 300 *Acanthocarpicae* specimens were examined from material recently collected on field trips to a number of Pacific islands and from the various herbarium collections studied. Within this dataset, we identified five taxa based on morphological characters (Table III.4). Considering synonymies and the type specimen analysis, four of the five taxa were identified as *S. aquifolium*, *S. ilicifolium*, *S. swartzii*, and *S. turbinarioides*. The specimens of the fifth taxon did not match any of the species screened in this study, and no similar specimen could be found in any of the herbarium collections examined. It is

**Table III.4.** Morphological description of *Acanthocarpicae* species of intertropical Pacific islands, including distribution, habitat, morphological description and systematic position.

<i>Taxa</i>	<i>S. turbinarioides</i>	<i>S. sp.</i>	<i>S. ilicifolium</i>	<i>S. swartzii</i>	<i>S. aquifolium</i>
<i>Distribution</i>	Ile des Pins, New Caledonia	Solomon, Vanuatu, New Caledonia	western Pacific islands	New Caledonia	eastern and western Pacific islands
<i>Habitat</i>	shallow coastal reef down to 56 m deep	reef flat	reef flat and barrier reef	reef flat	reef flat and barrier reef
<i>No of specimens</i> <sup>(1)</sup>	5+2	14+0	100+30	7+15	100+30
<i>Morphological description</i>					
<i>Axis</i>	smooth, slightly compressed, upper parts scorioid	smooth, cylindrical to compressed, and slightly twisted	smooth, cylindrical to compressed, and twisted	smooth and flattened	smooth and flattened
<i>Leaves</i>					
<i>General shape</i>	turbinate	oblanccolate, obovate or linear, thin, simple rarely bifid	obovate to spatulate, ovate or orbicular, coriaceous or thin, simple	linear to oblanceolate, slim, coriaceous, simple	obovate to elliptical, oblong or linear, coriaceous, simple
<i>Disposition</i>	distichous	alternate and spirally arranged	alternate and spirally arranged	distichous	distichous
<i>Mean length/width</i>	15/9 mm	22/5 mm	16/11 mm	27/4 mm	30/6 mm
<i>Midrib</i>	unconspicuous	thin, running near apex or percurrent	thin, running near apex or percurrent	thin, almost unspicuous, undulate to dentate	thick, short or running near apex
<i>Margin</i>	deeply dentate to serrate	thinly denticulate to erose or biserrate	denticulate to erose or biserrate		deeply dentate to serrate, often with 2 rows of serrations
<i>Base</i>	strongly attenuate, conical, coarsely dentate	cuneate, asymmetrical	rounded or oblique	attenuate, often slightly asymmetrical	attenuate, often slightly asymmetrical
<i>Apex</i>	turbinate, forming a deep depression	round to acute	obtuse, round or acute, often with a cup-shaped depression	mostly acute	obtuse, round or acute
<i>Cryptostomata</i>	large, prominent, dispersed	thin, numerous, dispersed	thin, numerous, dispersed, rarely aligned	thin, mostly aligned on each side of the midrib	large, prominent, often aligned on each side of the midrib

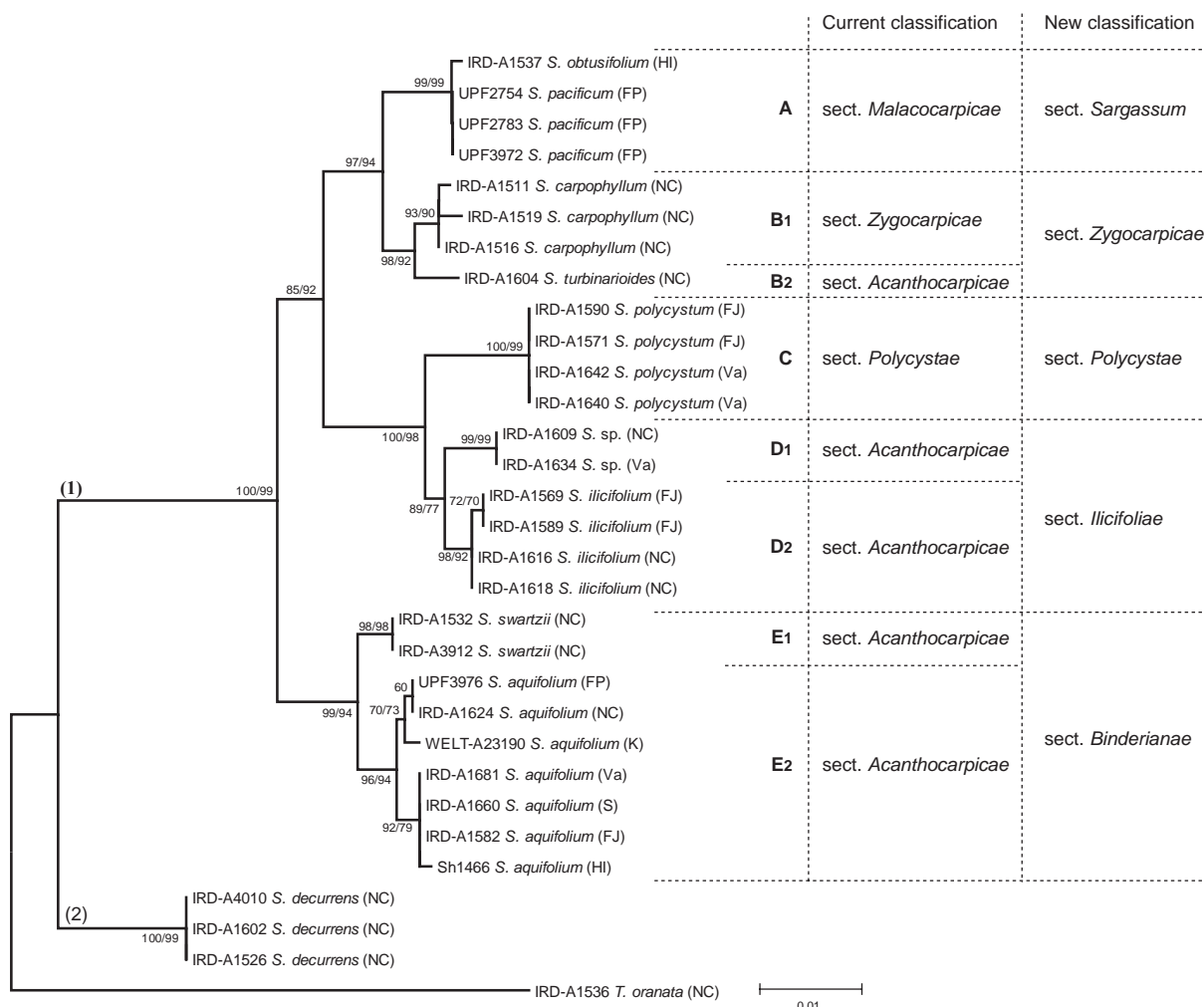
<i>Vesicles</i>	
Shape	spherical, with raised cryptostomata and a spine-like or leaf-like appendage short and flattened or absent 4 mm
Pedicel	small obovoid or spherical, with elevated cryptostomata, and a short spine like mucro short and cylindrical, or slightly compressed 4 mm
mean diameter	6 mm
<i>Reproduction</i>	
Receptacles	unisexuality or bisexual
Shape	flattened, simple or branched, with few spines on the apex, in small cymes, rarely associated with a small leaf.
	mainly unisexual, possibly bisexual flattened and stocky, simple, with serrate margins (♀), or cylindrical and slim, with small spines (♂), in cymes, occasionally in dense glomerules, with coarse spines on margins
	small obovoid or spherical, smooth or with a short spine-like mucro short, or long and flattened 4 mm
	large obovoid or spherical, smooth, with a short mucro, a foliar appendage or a crown long, mostly flattened, and leaf like 8 mm
	mainly bisexual, possibly unisexual compressed, branches with spines on margins, in dense glomerules, occasionally flattened and stocky with serrate margin (♀), or cylindrical and slim with small spines (♂), in cymes.

*Systematic placement*

Current classification <sup>(2)</sup>	<i>Acanthocarpicae</i> subsect. <i>Glomerulatae</i> , ser. <i>Platyarpae</i>	non applicable	<i>Acanthocarpicae</i> subsect. <i>Biserrulae</i> ser. <i>Illicifoliae</i>	<i>Malacocarpicae</i> subsect. <i>Fruutiliferae</i>
DNA phylogenies <sup>(3)</sup>	clade B	sub-clade D <sub>1</sub>	sub-clade D <sub>2</sub>	clade E <sub>2</sub>
This study <sup>(4)</sup>	<i>Zygocarpicae</i>	<i>Illicifoliae</i> stat. nov.	<i>Illicifoliae</i> stat. nov.	<i>Binderiana</i> stat. nov.

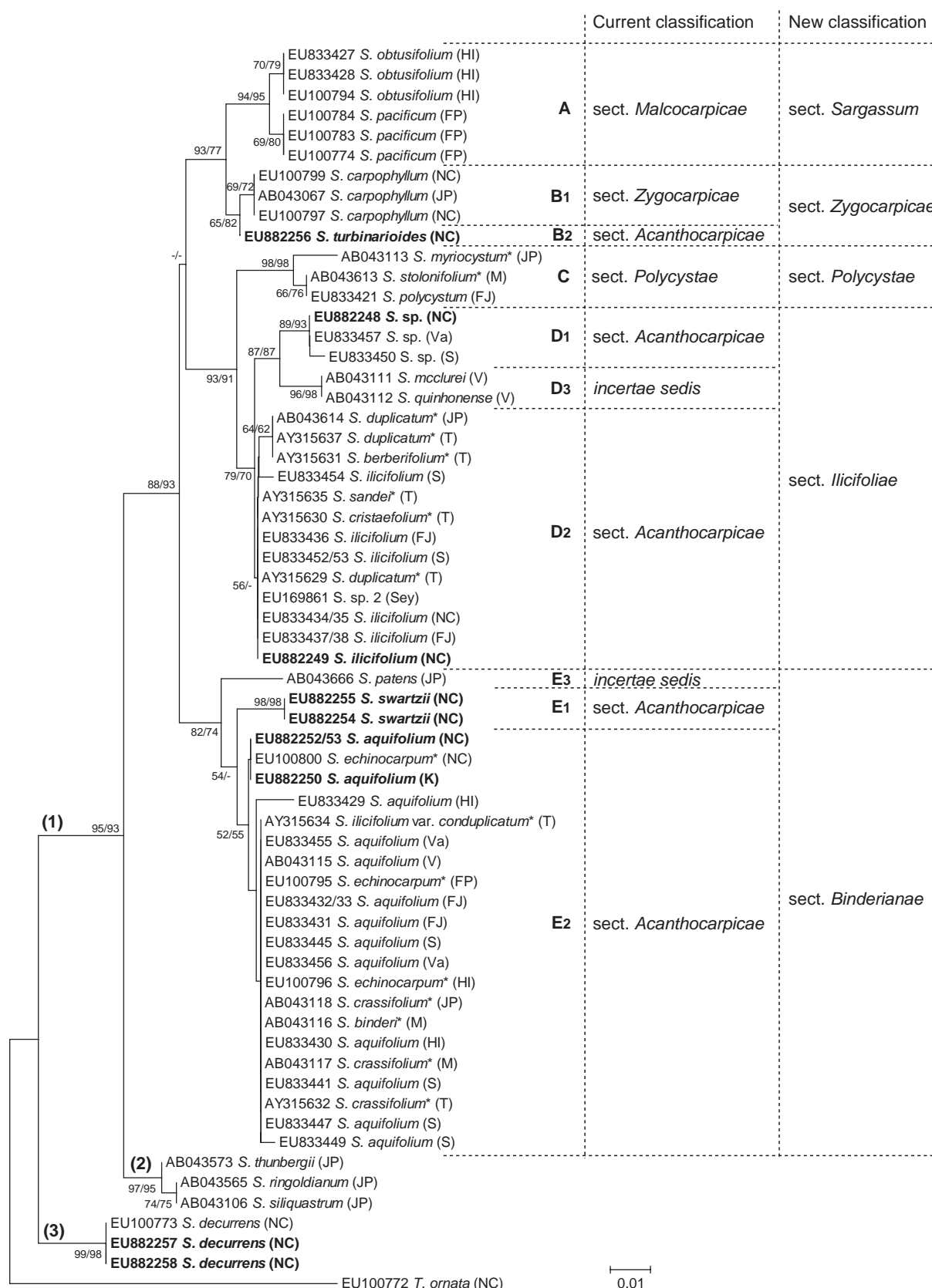
<sup>(1)</sup>, number of specimens examined, including recent collections from Pacific islands (first number), and herbarium specimens from localities worldwide (second number); <sup>(2)</sup>, current classification according to available literature; <sup>(3)</sup>, position in phylogenetic trees (Figs III.1—III.3); <sup>(4)</sup>, revised taxonomic placement based on morphological characters and DNA analyses.

labeled here as *S. sp.* Moreover, after the careful analysis of original diagnoses and the thorough morphological study of type specimens, we propose 15 new synonymies and confirm 27 of the 43 synonymies previously proposed in the literature (Table III.3). As a result, we recognize 30 synonym epithets to *S. aquifolium*, 22 to *S. ilicifolium* and three to *S. swartzii*.



**Figure III.1.** NJ tree based on concatenate alignment (*ITS-2* + partial *rbcLS*-operon + *cox3*), BP are indicated for NJ/MP methods when above 50. (1) subgen. *Sargassum*; (2) subgen. *Phyllotrichia*. Current classification: (A) sect. *Malacocarpicae*, (B<sub>1</sub>) sect. *Zygocarpicae*, (B<sub>2</sub>, D & E) sect. *Acanthocarpicae*, (C) sect. *Polycystae*. New classification as proposed in this study: (A) sect. *Sargassum* (= *Malacocarpicae*), (B) sect. *Zygocarpicae*, (C) sect. *Polycystae*, (D) sect. *Ilicifoliae*, (E) sect. *Binderianae*; Root: *Turbinaria ornata*. Sampling area abbreviations: C, China; EI, Easter Island; FJ, Fiji; FP, French Polynesia; G, Guadeloupe; HI, Hawaii; JP, Japan; K, the Kermadec Islands; M, Malaysia; NC, New Caledonia; Pan, Panama; S, the Solomon Islands; Sey, Seychelles; T, Taiwan; V, Vietnam; Va, Vanuatu.





**Figure III.2.** NJ tree based on *ITS-2* alignment, BP are indicated for NJ/MP methods when above 50. (1) subgen. *Sargassum*; (2) subgen. *Bactrophycus*; (3) subgen. *Phyllotrichia*. Current classification: (A) sect. *Malacocarpicae*, (B<sub>1</sub>) sect. *Zygocarpicae*, (B<sub>2</sub>, D & E) sect. *Acanthocarpicae*, (C) sect. *Polycystae* (D<sub>3</sub> & E<sub>3</sub>) *incertae sedis*. New classification as proposed in this study: (A) sect. *Sargassum* (= *Malacocarpicae*), (B) sect. *Zygocarpicae*, (C) sect. *Polycystae*, (D) sect. *Ilicifoliae*, (E) sect. *Binderianae*. Root: *Turbinaria ornata*. See

Fig. III.1 footnote for sampling area abbreviations. (\*) indicates synonym epithets (see Appendix 2). For details on sequences starting with 'EU' see Appendix 1, with 'AB' see Stiger & al. (2000, 2003), and with 'AY' see Oak & al. (unpublished data available on GenBank).

### **DNA analyses**

A total of 30 new sequences were obtained for specimens from New Caledonia, Easter Island, and the Kermadec Islands and submitted to GenBank (Table III.2). A total of 73 *ITS-2*, 46 partial *rbcLS*-operon, and 41 *cox3* sequences, including 63, 37, and 30 GenBank sequences, respectively, were aligned. Total length of *ITS-2* sequences were 600 bp including gaps. The partial *rbcLS*-operon sequences included 513 bp of the flanking *rbcL*, the complete spacer (155 bp), and 67 bp of the flanking *rbcS* for a total length of 747 bp including gaps; except for the GenBank sequences of *S. hystrix* (AF301228), *S. natans* (AF301234), and *S. platycarpum* (AF301230) (Phillips & Fredericq, 2005) which corresponded only to the 337 last bp of the alignment. The *cox3* sequences were 435 bp long with no gap in alignment. Concatenate sequences (*ITS-2* + partial *rbcLS*-operon + *cox3*) were 1695 bp long including gaps. NJ, MP, and ML analyses of the three markers - concatenate or separate - produced similar tree topologies; we thus choose to show only NJ-phylogenies based on the alignment of (i) the concatenate sequences (*ITS-2* + partial *rbcLS*-operon + *cox3*, Fig. III.1), (ii) the nuclear *ITS-2* sequences (Fig. III.2) and, (iii) the chloroplastic partial *rbcLS*-operon sequences (Fig. III.3). Analyses displayed two or three strongly supported monophyletic groups representing subgenera *Sargassum*, *Bactrophyucus*, and *Phyllotrichia* (BP  $\geq$  85(64)%, Figs III.1—III.3). The analyses based on concatenate sequences displayed five strongly supported clades (A—E, Fig. III.1) within subgen. *Sargassum*. They represented the current sections *Malacocarpicae* (clade A, BP: 99%), *Zygocarpicae* (sub-clade B<sub>1</sub>, BP  $\geq$  90%), *Acanthocarpicae* (sub-clade B<sub>2</sub> and clades D & E, BP  $\geq$  92%) and, *Polycystae* (clade C, BP  $\geq$  99%). Analyses based on separate markers (Figs III.2 & III.3) displayed similar results but included additional clades due to sequences published by Stiger & al. (2000, 2003) (sub-clades D<sub>3</sub> & E<sub>3</sub>, Fig. III.2) and Phillips & Fredericq (2000) (clade F, Fig. III.3). In all analyses, the *Acanthocarpicae* section appeared clearly polyphyletic with representatives clustering in sub-clades B<sub>2</sub>, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, E<sub>1</sub>, and E<sub>2</sub> (Figs III.1—III.3). Sequences for the five taxa identified in this study clustered in the in these five distinct clades leading to the hypothesis that they should be regarded as separate entities.

The representatives of the unidentified taxon (*S. sp.*) clustered in sub-clade D<sub>1</sub> (Figs III.1—III.3, BP 90-100%), as a sister group of the GenBank *ITS-2* sequences available for *S. mcclurei* and *S. quinhonense* (Stiger & al., 2000; subclade D<sub>3</sub>, Fig. III.1). Representatives of *S. ilicifolium* sequenced in this study clustered in sub-clade D<sub>2</sub> (Figs III.1—III.3, BP 56-98%) with GenBank sequences *S. ilicifolium* from Japan (Stiger & al., 2003, as *S. duplicatum*; Fig. III.2), from Taiwan (Oak et al., unpub. data, as *S. berberifolium*, *S. cristaefolium*, *S. duplicatum*, and *S. sandei*; Fig. III.2), and from Fiji, New Caledonia, and the Solomon Islands (Mattio & al., in press; Figs III.1—III.3). The GenBank *ITS-2* sequence available for *S. patens* from Japan clustered in clade D (subclade D<sub>3</sub>, Fig. III.2), as a

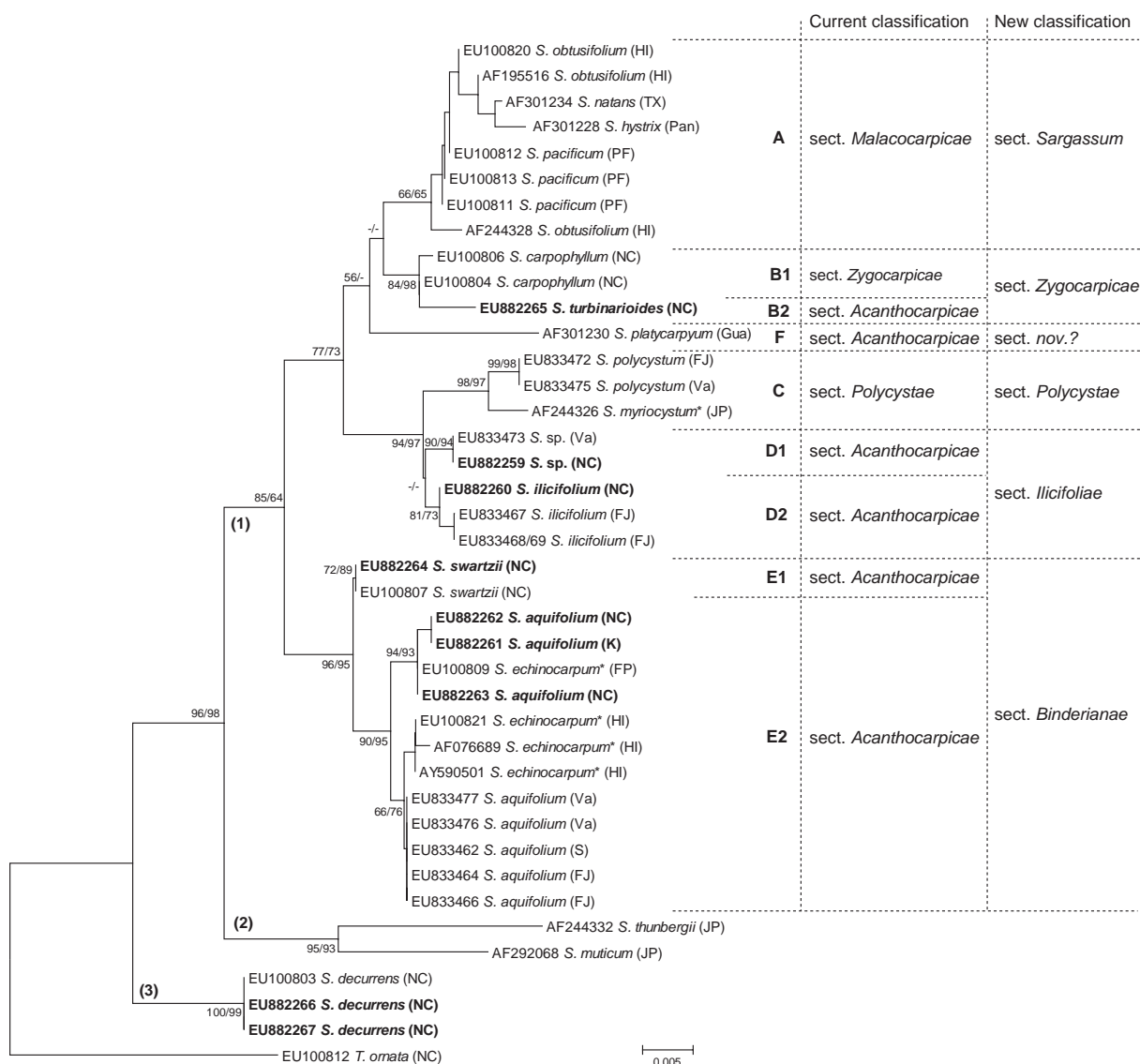
sister group to the two representatives of *S. swartzii* (Figs III.1—III.3, subclade E<sub>1</sub>, BP 72—98%) and the various representatives of *S. aquifolium* (Figs III.1—III.3, sub-clade E<sub>2</sub>, BP 52—96%). The subclade E<sub>2</sub> contained representatives of *S. aquifolium* sequenced in this study as well as GenBank sequences for the same taxon from Vietnam, Malaysia, and Japan (Stiger & al., 2003, as *S. crassifolium* and *S. binderi*, Fig. III.2), from Taiwan (Oak & al, unpub. data, as *S. crassifolium* and *S. ilicifolium* var. *conduplicatum*, Fig. III.2), from South Pacific islands (Mattio & al. in press, Figs III.1—III.3), and from Hawaii (Phillips & al., 2005, as *S. echinocarpum*, Fig. III.3). The sequences available for *S. turbinarioides* from New Caledonia clustered with the *Zygocarpicae* group (clade B, Figs III.1—III.3) with sequences available for *S. carpophyllum* from New Caledonia (Mattio & al., in press; this study, Figs III.1—III.3) and Japan (Stiger & al., 2003, Fig. III.2) and not with other *Acanthocarpicae* taxa as expected. Similarly, the GenBank *rbcLS* sequence available for *S. hystrix* (type species for sect. *Acanthocarpicae*, see Table III.1 and the *Typification & new combinations* section in this paper) clustered within the *Malacocarpicae* group (clade A, Fig. III.3) and not with other *Acanthocarpicae* taxa as expected. Finally, the GenBank *rbcLS* sequence available for *S. platycarpum* (Phillips & Fredericq, 2000) clustered as a separate entity (clade F, Fig. III.3).

## DISCUSSION

The wide polymorphy range observed in *Sargassum* species has led to several taxonomic ambiguities since the original description of this genus. The study of individual species' morphological range underlined inconsistencies within low taxonomic levels (subsections, series, and species groups), and highlighted the weak taxonomic value of traditional characters used to classify species into sections. Based on a comprehensive specimen dataset, a three-markers phylogeny, and the study of numerous type specimens, our work sought to elucidate significant taxonomic issues within subgen. *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae*. Our findings demonstrate that the section *Acanthocarpicae* is not monophyletic and should be considered as a synonym of the section *Malacocarpicae*. As such we propose to that several taxa traditionally attributed to sect. *Acanthocarpicae* be classified into two new sections. Based on our morphological analyses, we also recommend that a number of new synonymies be recognized and propose to abandon the use of subsectional taxonomic levels such as sub-sections, series, and species groups.

### ***Polyphyly of sect. Acanthocarpicae***

The section *Acanthocarpicae* is traditionally recognized from *Malacocarpicae* and *Zygocarpicae* on the basis of flattened and spiny receptacles. In our phylogenies, taxa exhibiting spiny receptacles were represented in five of the six clades (A—F, Figs III.1—III.3) of subgen. *Sargassum*: (i) *Sargassum hystrix* (type species for sect. *Acanthocarpicae*, see the *Typification & new combinations* section in this study) clustered within the sect. *Sargassum* group (clade A) (= sect. *Malacocarpicae*, see the *New*



**Figure III.3.** NJ tree based on partial *rbcLS*-operon alignment alignment, BP are indicated for NJ/MP methods when above 50. (1) subgen. *Sargassum*; (2) subgen. *Phyllotrichia* Current classification: (A) sect. *Malacocarpicae*, (B<sub>1</sub>) sect. *Zygocarpicae*, (B<sub>2</sub>, D, E & F) sect. *Acanthocarpicae*, (C) sect. *Polycystae*. New classification as proposed in this study: (A) sect. *Sargassum* (= *Malacocarpicae*), (B) sect. *Zygocarpicae*, (C) sect. *Polycystae*, (D) sect. *Ilicifoliae*, (E) sect. *Binderianae*, (F) *sectio nova?*. Root: *Turbinaria ornata*. See Fig. III.1 footnote for sampling area abbreviations. (\*) indicates synonym epithets (see Appendix 2). For details on sequences starting with ‘EU’ see Appendix 1, with ‘AF’ see Phillips & Fredericq (2000).

combination section in this study); (ii) *S. turbinarioides* clustered with the type species of sect. *Zygocarpicae* (*S. carpophyllum*, clade B); and (iii) the sequences for seven other taxa clustered into three independent clades (D, E & F; Figs III.1—III.3). Clade D included GenBank sequences for representatives of sect. *Phyllocystae* (*S. mcclurei* and *S. quinhonense*, sub-clade D<sub>3</sub>, Fig. III.2), the unidentified taxon *S. sp.* (sub-clade D<sub>1</sub>, Figs III.1—III.3), and *S. ilicifolium* (sub-clade D<sub>2</sub>, Figs III.1—III.3). Clade E included sequences for representatives of *S. swartzii* (sub-clade E<sub>1</sub>) and *S. aquifolium* (sub-clade E<sub>2</sub>). Clade F (Fig. III.3) included only one sequence of *S. platycarpum*. These results suggest that (i) the type species for sect. *Acanthocarpicae* (*S. hystrix*) is related to sect. *Sargassum*

(=sect. *Malacocarpicae*, see the *New combination* section in this study); (ii) three distinct and independent evolutionary entities (clades D, E & F) are included under the traditional concept of sect. *Acanthocarpicae* (Figs III.1—III.4); (iii) *S. turbinarioides* is a member of sect. *Zygocarpicae*; and (iv) the character “spiny receptacles” found in five distinct clades should no longer be considered as diagnostic of sect. *Acanthocarpicae*.

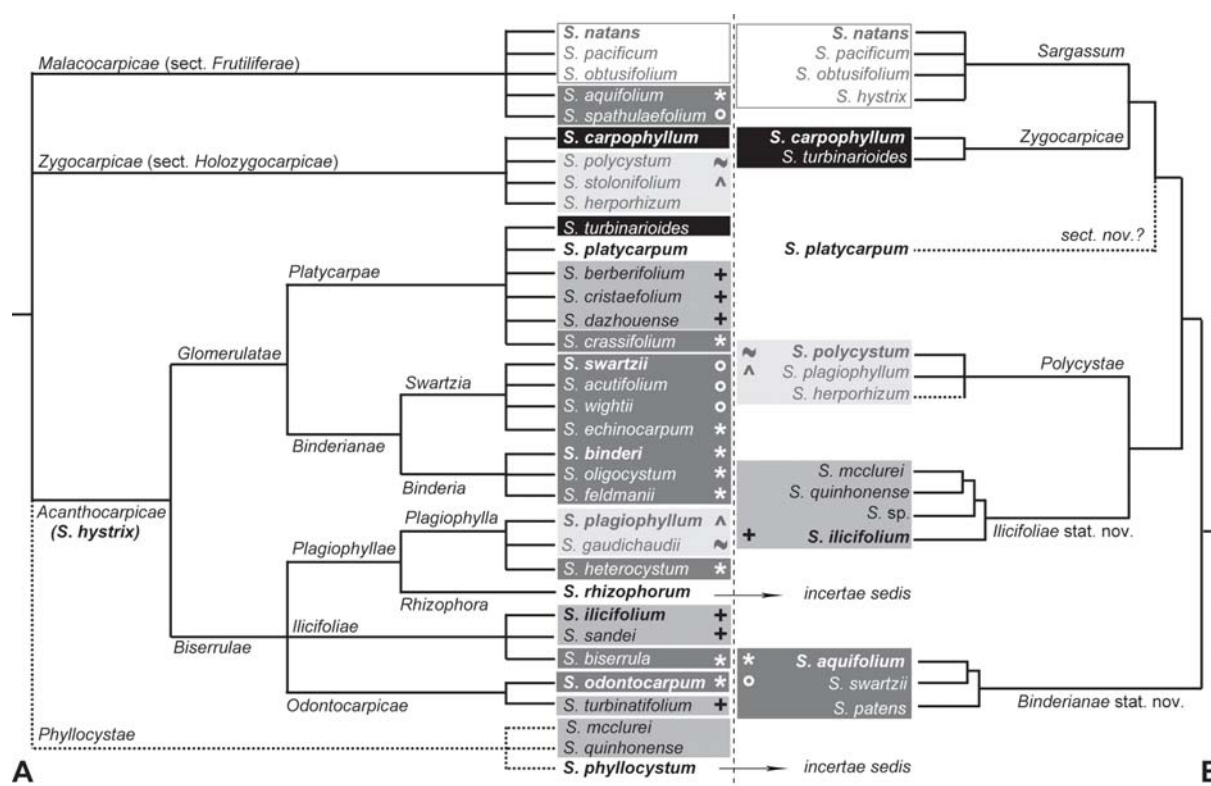
#### ***Taxonomic value of subsectional levels***

The placement of species within a section or its subdivisions is often difficult and illustrates the challenge between a high intra-specific polymorphy and a classification system based on ancient and fragmentary material not representative of species' polymorphy (pers. obs.). The synonymies proposed in this study, or in previous works (Table III.3), lend strong support to the notion that subsections, series, and species groups do not form monophyletic entities (Fig. III.4). The traditional identification of the sections of subgen. *Sargassum* is based exclusively on the morphology of receptacles. The section *Acanthocarpicae* is conventionally recognized on the basis of flattened and spiny receptacles arranged in dense glomerules (subsect. *Glomerulatae*) or racemes (subsect. *Biserrulae*), and possibly exhibiting malacocarpic male receptacles (subsect. *Biserrulae* ser. *Plagiophyllae*). In this study, several taxa traditionally attributed to various subdivisions of sections *Glomerulatae* and *Biserrulae* were synonymized with *S. aquifolium* on account of indisputable similarities in the morphology of axes, leaves, and vesicles. The situation is similar for *S. ilicifolium* (Table III.3). The analysis of the morphological variation of Pacific specimen's receptacles stressed the occurrence of three types of reproductive organs with intermediate morphologies for both *S. aquifolium* and *S. ilicifolium*: (i) receptacles predominantly female with a tendency to be flat, stocky, and dentate; (ii) receptacles bisexual, glomerulate and spiny; and (iii) receptacles predominantly male, tending toward being slender and cylindrical with only very few spinules. This is congruent with the work of Setchell (1935b), who observed these three types of receptacles in *S. aquifolium* (as *S. oligocystum*) from the Solomon Islands. As such, due to receptacle polymorphy, receptacle morphology may be of little value when attempting to distinguish between various *Acanthocarpicae* taxonomic levels. Our morphological observations of Pacific islands species and the numerous synonymies proposed in this study lend further support to this claim. Consequently, we recommend that *Acanthocarpicae* subsections and hence series and species groups be abandoned.

#### ***Taxonomic issues***

As a direct result of this study, we propose that (i) sect. *Acanthocarpicae* be considered as synonym of sect. *Sargassum*; (ii) *S. turbinarioides* be transferred to sect. *Zygocarpicae*; (iii) ser. *Ilicifoliae* be elevated to section rank to fit members of clade D, which includes the type species for the series (*S. ilicifolium*); (iv) ser. *Binderianae* be elevated to section rank to fit members of clade E, including the current epithet for the type species of the series (*S. aquifolium* = *S. binderi*, synonymy proposed by

Mattio & al., in press). The two sections *Ilicifoliae* (J. Agardh) stat. nov., and *Binderianae* (J. Agardh) stat. nov. are re-described based on new key morphological characters (see the *Typification & new combinations* section in this paper). Diagnostic characters to discriminate the two sections were difficult to identify because of morphological convergence and important polymorphy. The organization of the specimens' axes and the morphology of their leaves appeared as the best distinctive traits, contrasting with the reproductive characters used to define other sections of subgen. *Sargassum*. The clade F (Fig. III.3) could represent a third new section that could be elevated from ser. *Platycarpae*. However, because this clade is represented only by one sequence of the series' type species (*S. platycarpum*), we recommend that more morphological and molecular analyses are carried before it is accepted.



**Figure III.4.** (A) Synthetic overview of the traditional subgen. *Sargassum* classification system (based on morphological characters) focusing on sect. *Acanthocarpicae*; and (B) new classification as proposed in this study (based on DNA phylogeny - branch length adjusted for drawing convenience). Dashed line indicate hypothetic placement; type species for each terminal sub-division are indicated in boldface; changes in taxa's taxonomic position are indicated by different shaded boxes with reference to the new classification (B); conspecific names are indicated by similar symbols, and only current epithets are shown in (B); species list non-exhaustive.

Further taxonomic issues arise from this work: (i) we recommend the transfer of *S. plagiophyllum* (= *S. stolonifolium*, synonymy proposed in this study, see Table III.3) from sect. *Acanthocarpicae* to section *Polycystae* Mattio & Payri on the basis of DNA analyses and examination of the type specimen (PC-AB14948, neotype, *hic designatus*, see the *Typification & new combinations* section in

this paper); (ii) we confirm the transfer of *S. patens* from subgen. *Phyllotrichia* to subgen. *Sargassum* as suggested by Stiger & al. (2003) and we further propose to consider it as a member of sect. *Binderianae*; and (iii) we confirm the transfer of *S. mcclurei* and *S. quinhonense* from sect. *Phyllocystae* (subgen. *Bactrophycus*) to subgen. *Sargassum* as proposed by Stiger & al. (2000), and we further propose to consider it as a member of sect. *Ilicifoliae*. However we recommend that the type species for section *Phyllocystae* (*S. phyllocystum* Tseng & Lu) be studied before to accept or not the proposition of Stiger & al. (2000) to merge this section into subgen. *Sargassum*. The status of other species traditionally classified as section *Acanthocarpicae*, including all subsections, series and species groups but not examined during this study, warrants further investigation. For now, we recommend that their taxonomic placement be considered as uncertain.

### TAXONOMIC NOTES

Among taxa currently recognized under sect. *Acanthocarpicae* sensu J. Agardh (1889) and Abbott & al. (1988), *S. binderi* Sonder, *S. crassifolium* J. Agardh, *S. cristaefolium* C. Agardh, *S. duplicatum* Bory de Saint-Vincent, *S. echinocarpum* J. Agardh, and *S. oligocystum* Montagne are the most common species recorded throughout the western- and Indo-Pacific regions (Cordero, 1981; Phillips, 1995; Guiry & Guiry, 2008). Their synonymy with *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh and *S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh deserves special attention and is discussed below.

#### ***The species complex ilicifolium-cristaefolium-duplicatum***

*Fucus ilicifolius* Turner was described by Turner (1807:113) from a specimen collected in the Sunda Strait, Indonesia (holotype: BM 562953). Later, C. Agardh (1820:11) transferred this species to *Sargassum* and it was designated as the type species of ser. *Ilicifoliae* (sect. *Acanthocarpicae*, subsect. *Biserrulae*) (J. Agardh, 1889; Tseng & Lu, 2002c). *Sargassum cristaefolium* C. Agardh was described by C. Agardh (1820:13) from a specimen collected in an unknown locality (holotype: LD 2451) and placed in ser. *Platycaepae* (sect. *Acanthocarpicae*, subsect. *Glomerulatae*) (J. Agardh, 1889; Tseng & Lu, 1997b). *Sargassum duplicatum* Bory de Saint-Vincent was described by Bory de Saint-Vincent (1828:127) based on two specimens, one collected between Tahiti and New Zealand and the other in the Falkland Islands (syntypes: PC TA8267). It was also placed in ser. *Platycaepae* (J. Agardh, 1889; Tseng & Lu, 1997b). *Sargassum ilicifolium* var. *duplicatum* J. Agardh was described by J. Agardh from a specimen collected in the Mollucas (J. Agardh, 1848:318); the author proposed *S. duplicatum* Bory de Saint-Vincent as a possible synonym. By raising this variety to the rank of species as *S. duplicatum*, J. Agardh (1889:90) created a later homonym of Bory de Saint-Vincent's species, consequently, *S. duplicatum* J. Agardh is currently regarded as illegitimate (Silva & al., 1996).

*Sargassum duplicatum* Bory de Saint-Vincent, *S. ilicifolium* var. *duplicatum* J. Agardh, and *S. duplicatum* J. Agardh *nom. illeg.* are currently regarded as synonym of *S. cristaefolium* C. Agardh

(Silva & al., 1996; Guiry & Guiry, 2008). This synonymy was first proposed by Grunow (1915:398) and later supported by Womersley & Bailey (1970:296). Based on their observation that *S. cristaefolium* has leaves with two rows of serrations, Ajisaka & al. (1997) proposed that *S. duplicatum* Bory de Saint-Vincent be regarded as the correct name for the species with cup-shaped leaves. However, the authors must have failed to examine the type material of *S. cristaefolium* and misinterpreted the original diagnosis because both diagnosis and type material clearly show conduplicated leaves and not two rows of serrations. Consequently, we believe *S. duplicatum* Bory de Saint-Vincent should remain a synonym of the earlier described *S. cristaefolium* C. Agardh.

Taxonomic ambiguities referring to and confusion between *S. ilicifolium* and *S. cristaefolium* are commonly encountered in the literature. Several studies have underlined morphological similarities between the two species (Harvey, 1834:147; Grunow, 1915:398; Womersley & Bailey, 1970:299). Moreover, Ajisaka & al. (1997) synonymized *S. sandei* with *S. cristaefolium*, whereas Tsuda (1988:60) proposed that the same species be regarded as a synonym of *S. ilicifolium*. The morphological variations observed between the two species may be linked to habitat conditions (Womersley & Bailey 1970). Available studies on the polymorphy of both taxa (Terawaki & al., 1983; Soe-Htun & Yoshida, 1986; Ajisaka & al., 1997; Ajisaka, 2006), our observations of specimens collected from New Caledonia, Fiji, and the Solomon Islands and the examination of *Sargassum ilicifolium* and *S. cristaefolium* type specimens corroborate this latter hypothesis and led us to conclude that both taxa are part of the same species' morphological *continuum*. *Fucus ilicifolius* Turner (1807) has priority upon *S. cristaefolium* C. Agardh (1820), therefore, *S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh has to be considered the correct name, as proposed by Mattio & al. (in press).

### ***The species complex aquifolium-crassifolium-echinocarpum***

*Fucus aquifolius* was described by Turner (1807:111—112) based on a specimen collected in the Sunda Strait, Indonesia (holotype: BM 563434). Later C. Agardh (1820:12) transferred this species to *Sargassum*. Bory de Saint-Vincent (1828:128) identified this species from specimens collected in New Zealand, New Ireland (Papua New Guinea), and Africa. J. Agardh (1848:330) stated that the leaves of Bory de Saint-Vincent's specimen displayed the same shape as those described by Turner, but that the receptacles looked different. The author described *S. crassifolium* J. Agardh (J. Agardh, 1848:326—327) based on Bory de Saint-Vincent's *S. aquifolium* specimens (LD#2416 & 2417). He next described *S. echinocarpum* J. Agardh (J. Agardh, 1848:327) from a specimen identified by C. Agardh as *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh (LD#2392), and from a specimen preserved in Binder's herbarium (LD#2389). Both specimens were collected in Hawaii. Thus, based on specimens identified as *S. aquifolium* by C. Agardh and Bory de Saint-Vincent, J. Agardh recognized three species: *S. aquifolium*, *S. crassifolium*, and *S. echinocarpum*. Examination of type specimens for the three species underlines their strong similarity. Given the observed morphological variation observed in specimens from the Pacific islands and the work of Magruder (1988) on *S. echinocarpum*'s morphological



variability, we recommend that *S. crassifolium* J. Agardh and *S. echinocarpum* J. Agardh be considered as synonyms of the earlier described *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh, as proposed by Mattio & al. (in press).

### ***Sargassum binderi* and *S. oligocystum***

*Sargassum oligocystum* Montagne was first described by Montagne (1845) based on a specimen from the Sunda Strait (Lampoung Bay-Sumatra, Indonesia: PC AB14904), and traditionally placed in sect. *Acanthocarpicae*, subsect. *Glomerulatae*, ser. *Binderianae* (Grunow, 1915; Tseng & Lu, 1995c). *Sargassum binderi* Sonder was described by Sonder in J. Agardh (1848:328) from specimens collected in several localities, including the Sunda Strait (TCD 113a), and was designated as the type species for ser. *Binderianae* (Grunow, 1915; Tseng & Lu, 1995a). Womersley & Bailey (1970) later synonymized *S. binderi* with *S. oligocystum*. However, according to Prud'homme van Reine (2002) and Wong & al. (2007), these two species should be considered as separate entities due to *S. binderi* and *S. oligocystum* being monoecious and dioecious respectively; as well as showing differences in receptacles and vesicles shape, and alginat contents. The examination of type specimens, both originating from the Sunda Strait, and the study of several collections from various geographic origins led us to regard the two species as synonyms of *S. aquifolium*, also described from the same locality.

### ***Typifications & new combinations***

→ *Sargassum hystrix* J. Agardh, Nya alger från Mexico 4: 7. 1847. Campeche Bank, Mexico, coll. Liebman, C! AT1353, lectotyp. nov. prop.

→ *Sargassum aquifolium* (Turner) C. Agardh, basionym: *Fucus aquifolius* Turner, Fuci, 1: 11-112. 1807. Sunda Strait, Indonesia, coll. Watts, syntypes: BM! 563434 (syntype collection, 3 fragments): lectotyp. nov. prop.

→ *Sargassum plagiophyllum* Mertens ex C. Agardh, Syst. Alg.: 304. 1824. Indian Ocean, coll. Reynaud, PC! AB14948, neotyp. nov. prop.

Notes. No designated type material for this species could be found in any of the herbarium collections studied. One specimen found in the Mertens' collection (PC AB14948) and showing the name "M. Reynaud" was probably collected from the Indian Ocean during the Baudin expedition onboard the Gabarre "la Chevette" in the early 19th century. The name "*plagiophyllum*" was added later by the hand of C. Agardh. As this specimen from the type locality appears as the only material identified by C. Agardh as *S. plagiophyllum*, we propose to call it the neotype.

→ *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott & al. Tax. Econ. Seaweeds 2: 56. *Sargassum hystrix* J. Agardh lectotyp. sp. nov. prop.

Notes. No type species has ever been explicitly designated for section *Acanthocarpicae* since its first description by J. Agardh (1848) as tribe *Acanthocarpa* J. Agardh. For the purpose of nomenclatural revision in this study, we propose that *S. hystrix* J. Agardh be considered as the lectotype species of

sect. *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott & al. (*hic designatus*) because it is the first of the eight species attributed to tribe *Acanthocarpa* by J. Agardh (1848).

→ **sect. *Sargassum* nom. autonym.**

Subgen. *Sargassum*, sect. *Sargassum*; typus: *S. bacciferum* (Turner) C. Agardh [currently considered synonym of *S. natans* (Linnaeus) Gaillon]

= subgen. *Sargassum*, sect. *Malacocarpicae* J. Agardh; typus: not designated, includes *S. bacciferum* [currently considered synonym of *S. natans* (Linnaeus) Gaillon].

= subgen. *Sargassum*, sect. *Acanthocarpicae* J. Agardh; typus: *S. hystrix* J. Agardh

Note: According to Article 22.1 of the International Code of Botanical Nomenclature (ICBN, McNeill & al. 2007) every subdivision of a genus containing the type of the legitimate name adopted for the genus must repeat the genus name unchanged. This was previously applied to subgenus rank only and must therefore be applied to subdivisions of the genus. The genus' type, *S. bacciferum* (= *S. natans*), is currently classified within section *Malacocarpicae* J. Agardh (J. Agardh, 1889; Phillips & Fredericq, 2000; this study: Fig. III.3), which automatically falls under the synonymy of sect. *Sargassum*.

→ ***Illicifoliae* (J. Agardh) stat. nov.**

Subgen. *Sargassum*, sect. *Illicifoliae* (J. Agardh) Mattio & Payri; typus: *S. illicifolium* (Turner) C. Agardh.

Emended description: Thallus bearing cylindrical to slightly compressed axes possibly twisted, alternately and spirally arranged; broadly spatulate leaves with cuneate or rounded unequal basis, cryptostomata thin, numerous, dispersed, rarely aligned, and serrate to dentate margins; vesicles supported by a short pedicel, sphaerical to obovoid, smooth, with an ear-like or simple spine-like mucro; receptacles bearing spine-like protuberances, mostly unisexual and showing a male/female dimorphism.

Species included in this section: *S. mcclurei* Setchell, *S. quinhonense* Nguyen, *S. sp.* (this study).

→ ***Binderianae* (Grunow) stat. nov.**

Subgen. *Sargassum*, sect. *Binderianae* (Grunow) Mattio & Payri; typus: *S. binderi* Sonder [currently considered synonym of *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh].

Emended description: Thallus bearing strongly flattened axes distichously arranged in one plan; elongated spatulate leaves with attenuated basis, cryptostomata thin to large, mostly aligned on each side of the midrib, and dentate margins; vesicles supported by a long pedicel, sphaerical to obovoid, smooth or with a short mucro, a foliar appendage or crown, or differentiated into phyllocysts; receptacles mostly bisexual, with serrate margins and arranged in dense cymose glomerules.

Species included in this section: *S. patens* C. Agardh, *S. swartzii* C. Agardh.

#### ACKNOWLEDGMENTS

The sequence of authors was determined by order of decreasing contribution (or the SDC approach of Tschardtke & al., 2007). We would like to acknowledge Dr. W. Nelson for providing samples from

New Zealand. Thanks also to J. Munzinger for usefull discussions. Many thanks to F. Mineur and to Dr P.O. Ang for pictures of *Sargassum* collection from TCD (Ireland) and AST (China) respectively. LM expresses her gratitude to all curators involved in the search and loans of specimens. C. Wabnitz is thanked for improving the English of the manuscript and useful comments. We are indebted to M. Perret-Boudouresque for bibliographical assistance. LM was supported by a Province Sud (New Caledonia) Doctoral Research Scholarship, UMR 7158 (IRD-Nouméa, New Caledonia) and UMR6540 (COM, Marseille, France).

#### **REFERENCES**

[voir les références bibliographiques générales à la fin du manuscrit]

## 1.2. Contributions à la révision des autres sections et sous-genres

Le but de ce chapitre est de présenter les phylogénies moléculaires de *Sargassum* les mieux soutenues et les plus complètes à ce jour. Confrontée à la classification traditionnelle du genre, ces phylogénies moléculaires permettent de tester cette classification et de résoudre d'éventuelles ambiguïtés taxonomiques.

Les contributions phylogénétiques avec séquences disponibles en ligne sur la GenBank ont été publiées principalement pour le marqueur *ITS-2* par Stiger et al. (2000, 2003) dans le cadre d'une étude du sous-genre *Bactrophyucus* dans le Pacifique nord-est, et pour l'opéron *RubisCo* par Phillips et Fredericq (2000) et Phillips et al. (2005) dans le cadre d'une étude du sous-genre *Sargassum* dans le Pacifique nord-ouest et le golfe du Mexique. A leurs séquences s'ajoutent 274 séquences obtenues au cours de la thèse et soumises à la GenBank pour les mêmes marqueurs ainsi que pour le marqueur mitochondrial *cox3*. Les séquences de la thèse correspondent principalement à des taxons du Pacifique sud appartenant au sous-genre *Sargassum* (22 taxons) mais également *Phyllotrichia* (une espèce) et *Arthrophyucus* (une espèce). Des séquences pour plusieurs autres marqueurs nucléaires (18S, 23S, 28S, *ITS-1*) et chloroplastiques (*psaA*) sont également disponibles sur la GenBank. Ces contributions isolées sont dues principalement à l'étude de la phylogénie des Phaeophyceae (Rousseau et al. 1999, Cho et al. 2006, Sherwood et Prestings 2007) et ne représentent qu'une faible partie de la totalité des séquences (~10%, Tableau III.5). Au total 463 séquences représentant 76 taxons différents sont disponibles. Il est intéressant de noter que le nombre de taxons séquencés pour chacun des sous-genres du genre *Sargassum* est cohérent avec la représentativité de chacun de ces sous-genres dans le monde (Phillips 1995). Ainsi, le sous-genre *Sargassum* est représenté par des séquences de 46 taxons, le sous-genre *Bactrophyucus* par des séquences de 26 taxons, alors que les sous-genres *Arthrophyucus* et *Phyllotrichia* sont représentés chacun par des séquences de seulement 2 taxons. Il est important de noter que certains jeux de séquences publiés sur la GenBank, ne se réfèrent à aucune étude disponible dans la littérature. Dans ce cas, il est impossible de savoir comment les taxons ont été identifiés et les séquences correspondantes doivent être considérées avec précaution.

Compte tenu de leur représentativité en nombre de séquences disponibles (72%) et de taxons séquencés (100%), ce sont l'*ITS-2* (209 séquences, 66 taxons), et la *RubisCo* (125 séquences, 40 taxons) qui ont été retenus pour construire la phylogénie la plus complète du genre *Sargassum*. Le marqueur *cox3* représente une part significative des séquences et des taxons publiés à ce jour (85 séquences et 25 taxons), toutefois il n'a pas été analysé dans ce chapitre car (i) les taxons séquencés pour ce marqueur le sont également pour l'*ITS-2* et la *RubisCO*, (ii) des analyses préliminaires ont montré des résultats identiques à ceux obtenus avec les deux autres marqueurs, (iii) la prise en compte des séquences *cox3* dans les analyses de séquences concaténées « *ITS-2 + RubisCo + cox3* » n'apporte pas plus de soutien bootstrap dans les phylogénies que si l'on considère seulement « *ITS-2 +*

*RubisCO* », et (iv) plusieurs séquences disponibles pour l'*ITS-2* et la *RubisCo* ne le sont pas pour le *cox3*.

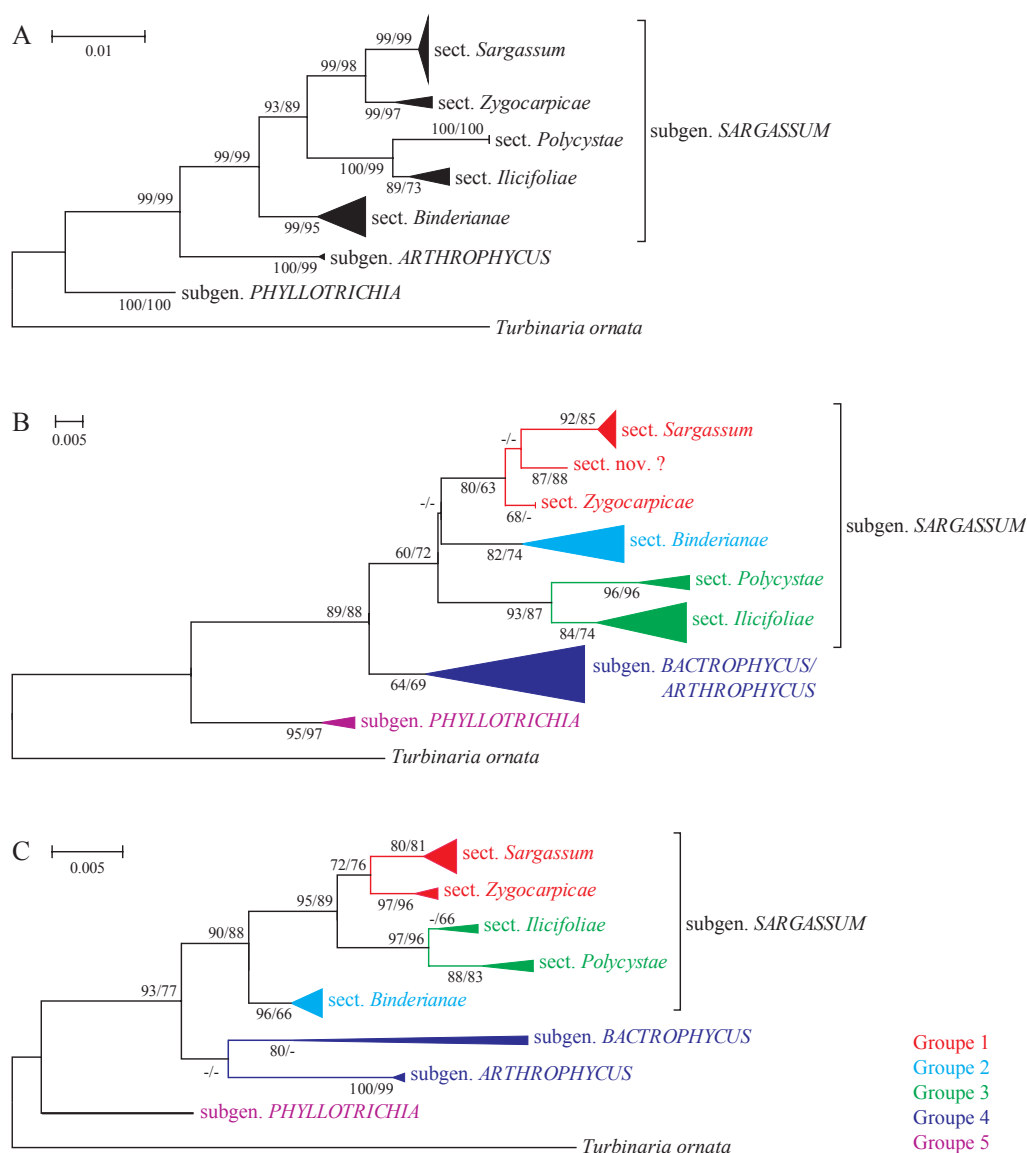
Trois types de phylogénies moléculaires ont été générés:

- (i) une **phylogénie générale concaténée** incluant une sélection d'un maximum de taxons pour lesquels des séquences sont disponibles pour les deux marqueurs (*ITS-2* + *RubisCO*) – c'est-à-dire exclusivement les séquences obtenues au cours de la thèse (Tableau III.5, Annexe III, Fig. III.5-A);
- (ii) des **phylogénies générales par marqueurs** (*ITS-2* et *RubisCO*) incluant une sélection de séquences représentant le maximum de taxons séquencés à ce jour pour les deux marqueurs séparément (thèse et GenBank) - au moins une séquence par taxon et par pays quand les séquences sont disponibles (Annexe III, Fig. III.5-B & C);
- (iii) des **phylogénies ciblées par marqueurs** (*ITS-2* et *RubisCO*) incluant certains clades des phylogénies générales par marqueurs, pour lesquelles toutes les séquences disponibles (thèse et GenBank, y compris les répliqués) ont été considérées (Annexe III, Fig. III.6-III.9).

**Tableau III.5.** Nombre de séquences et de taxons correspondants publiés dans la GenBank pour le genre *Sargassum* et pour les trois marqueurs étudiés pendant la thèse. P: sous-genre *Phyllotrichia*, A: sous-genre *Arthrophyucus*, B: sous-genre *Bactrophycus*, S: sous-genre *Sargassum*.

Auteurs	Marqueur ADN	Nb. de nouvelles séquences	Nb. de taxons correspondants
Stiger et al. (2000)	<i>ITS-2</i>	18	17
Yoshida et al. (2000)	<i>ITS-2</i>	6	4
Yoshida et al. (2004)	<i>ITS-2</i>	1	1
Stiger et al. (2003)	<i>ITS-2</i>	39	28
Rohfritsch et al. (in review)	<i>ITS-2</i>	2	2
Cette étude	<i>ITS-2</i>	116	14
Lee et Chen (unpub.)	<i>ITS-1</i> + <i>ITS-2</i>	9	6
Oak et al. (unpub.)	<i>ITS-1</i> + <i>ITS-2</i>	18	18
Sous-total	<i>ITS-2</i>	209	A:; B:26; S:37; P: 2
Phillips et Fredericq (2000)	<i>rbcLS</i>	34	24
Cheang et al. (2008)	<i>rbcLS</i>	3	2
Draisma et al. (2001)	<i>rbcL</i> + <i>rbcLS</i>	2	2
Phillips et al. (2005)	<i>rbcL</i> + <i>rbcLS</i> + <i>rbcS</i>	10	9
Rohfritsch et al. (in review)	<i>rbcL</i> + <i>rbcLS</i> + <i>rbcS</i>	2	2
Cette étude	<i>rbcL</i> + <i>rbcLS</i> + <i>rbcS</i>	74	14
Sous-total	<i>RubisCo</i>	125	A:1; B:5; S:34
Miller et al. 2007a	<i>cox3</i>	1	1
Mattio et al. (2008b)	<i>cox3</i>	14	4
Mattio et al. (in press)	<i>cox3</i>	33	5
Mattio et al. (accepted b)	<i>cox3</i>	11	5
Mattio et Payri (accepted a)	<i>cox3</i>	26	7
Sous-total	<i>cox3</i>	85	A:1; B:1; S:22; P:1
Autres auteurs	Autres marqueurs	44	-
Total		463	A:2; B:26; S:46; P:2
Contribution de la thèse		274 (60%)	A:1; B:0; S:22; P:1

Certaines séquences de l'opéron *RubisCO* publiées par Phillips et Fredericq (2000) et Phillips et al. (2005) ont montré des difficultés d'alignement et/ou des branches excessivement longues, elles ont été supprimées des alignements. D'autres séquences publiées par les mêmes auteurs ainsi que par Cheang et al. (2008) correspondent uniquement à la portion de l'espaceur de la *RubisCo* (*rbcLS*). Ces séquences courtes (~350 pb) n'ont été considérées que dans les phylogénies ciblées (iii) pour éviter de perdre en résolution dans les phylogénies générales. Afin d'estimer la robustesse des nœuds, les valeurs de bootstrap (BP) ont été calculées et classées arbitrairement comme « mal soutenues » ( $BP \leq 60\%$ ), « moyennement soutenues » ( $60 < BP < 80$ ) ou « bien soutenues » ( $BP \geq 80\%$ ).



**Fig. III.5.** Phylogénies générales concaténées et par marqueur. Analyses NJ condensées de: (A) 65 séquences concaténées (*ITS-2* et *RubisCO*) de 1350 pb au total représentant 17 taxons; (B) 74 séquences *ITS-2* de 612 pb représentant 51 taxons; et (C) 40 séquences *RubisCO* de 684 pb représentant 25 taxons. Des versions développées sont présentées en Annexe IV. Les valeurs de bootstrap ont été calculées pour 1000 répliquats avec les méthodes NJ et MP (NJ/MP, indiqué si > 60%). Racine: *Turbinaria ornata*.

## 1.2.1. Phylogénie concaténée

Au total, 65 séquences concaténées (*ITS-2* + *RubisCO*) de 1350 pb ont été analysées. Elles représentent 17 taxons appartenant aux cinq sections du sous-genre *Sargassum*, ainsi qu'un taxon du sous-genre *Arthrophyucus* et un taxon du sous-genre *Phyllotrichia*. Les résultats montrent trois clades principaux bien soutenus (BP = 99%) correspondant aux sous-genres *Sargassum*, *Arthrophyucus* et *Phyllotrichia* (Fig. III.5-A, Annexe IV.A). Au sein du groupe monophylétique correspondant au sous-genre *Sargassum*, cinq sous-clades bien ou moyennement soutenus (BP  $\geq$  73%) représentent les sections *Sargassum*, *Zygocarpicae*, *Polycystae*, *Ilicifoliae* et *Binderianae*.

## 1.2.2. Phylogénies par marqueur

Pour le marqueur nucléaire *ITS-2*, une sélection de 74 séquences – dont 43 issues de la GenBank et 31 de la thèse - mesurant 612 pb (« gaps » inclus, alignement disponible en Annexe IV.B) et représentant 51 taxons différents, a été analysée (cf. Annexe III). Les séquences se regroupent en trois clades principaux, bien ou moyennement soutenus, correspondant aux quatre sous-genres *Sargassum*, *Bactrophyucus* + *Arthrophyucus*, et *Phyllotrichia* du genre *Sargassum* (Fig. III.5-B, Annexe IV.B). Le groupe monophylétique représentant le sous-genre *Sargassum* est divisé en six sous-clades correspondant aux cinq sections du sous-genre et une section indéterminée (« sect. nov. ? ») regroupant deux séquences issues de la GenBank correspondant à *S. piluliferum* (Turner) C. Agardh et *S. yendoii* Okamura et Yoshida du Japon.

Pour le marqueur chloroplastique de l'opéron de la *RubisCO*, une sélection de 50 séquences – dont 15 issues de la GenBank et 35 de la thèse - mesurant 684 pb (« gaps » inclus) et représentant 25 taxons différents ont été alignées. Les séquences se regroupent en quatre clades principaux, bien soutenus, correspondant aux quatre sous-genres du genre *Sargassum* (*Sargassum*, *Bactrophyucus*, *Arthrophyucus* et *Phyllotrichia*) (Fig. III.5-C, Annexe IV.C). Le clade « sous-genre *Sargassum* » est sous-divisé en cinq sous-clades correspondant aux cinq sections du sous-genre; le sixième sous-clade (« sect. nov. ? ») mis en évidence dans l'analyse du marqueur *ITS-2* n'apparaît plus car il n'existe pas de séquences du marqueur *RubisCO* pour *S. piluliferum* et *S. yendoii*.

Pour les deux marqueurs, les topologies obtenues sont similaires à celle obtenues pour la phylogénie générale concaténée (Fig. III.5) mais cependant moins bien soutenues. Pour chacun des marqueurs, cinq groupes de séquences ont été arbitrairement sélectionnés et désignés par des chiffres entre 1 et 5. A partir de chacun de ces groupes, des phylogénies ciblées ont été développées (groupes 1 à 5, Fig. III.5-B & C). Le **groupe 1** réunit les séquences des sections *Sargassum* et *Zygocarpicae* (*ITS-2* et *RubisCO*, Fig. III.5-B & C) ainsi que celles de la section indéterminée dans le cas de l'*ITS-2*. Le **groupe 2** représente les séquences appartenant à la section *Binderianae*, le **groupe 3** celles appartenant aux sections *Polycystae* et *Ilicifoliae*, le **groupe 4** celles classées au sein des sous-genres *Bactrophyucus* et *Arthrophyucus*, enfin le **groupe 5** celles classées dans le sous-genre *Phyllotrichia* (Fig. III.5-B & C).

### 1.2.3. Phylogénies par groupes de séquences

#### (i) Le groupe 1

Pour la phylogénie ciblée du groupe 1, 54 séquences *ITS-2* (dont 5 issues de la GenBank) de 490 pb (« gaps » inclus) et 48 séquences de l'espaceur de la *RubisCO* (dont 15 issues de la GB) de 233 pb ont été alignées et représentent respectivement 16 et 22 taxons (Fig. III.6 et III.7). Les séquences *ITS-2* se regroupent en trois clades bien soutenus correspondant aux sections *Sargassum* et *Zygocarpicae* et à la section indéterminée (« sect. nov. ? »). Les séquences *RubisCO* se regroupent en deux clades mal et moyennement soutenus correspondant aux sections *Sargassum* et *Zygocarpicae* uniquement.

#### (ii) Les groupes 2 et 3

Les taxons regroupés dans les clades correspondant aux groupes 2 et 3 (sections, *Polycystae*, *Ilicifoliae* et *Binderianae*) ont été traités aux chapitres III.1.1 (Figs. III.1-III.3) et III.2.2. (Figs. III.1-III.3) Les phylogénies ciblées pour ces groupes ne sont donc pas présentées ici.

#### (iii) Le groupe 4

Pour la phylogénie ciblée du groupe 4, 31 séquences *ITS-2* (dont 2 seulement issues de la thèse) de 475 pb (« gaps » inclus) et 6 séquences *RubisCO* (dont 2 issues de la thèse) de 684 pb ont été alignées et représentent respectivement 27 et 4 taxons (Fig. III.8 et III.9). Ces taxons sont traditionnellement classés dans les sous-genres *Bactrophyucus* et *Arthrophyucus*. Dans le cas de l'analyse de l'*ITS-2*, quatre clades bien soutenus ont été générés et correspondent aux sections *Teretia*, *Hizikia*, *Spongocarpus* et *Halochloal/Repentia* du sous-genre *Bactrophyucus*. Les séquences disponibles pour *S. sinclairii* de Nouvelle-Zélande, seule représentante du sous-genre *Arthrophyucus* dans l'analyse du marqueur *ITS-2*, se positionnent au sein du clade *Halochloal/Repentia*. Dans le cas de l'analyse de la *RubisCO*, deux clades, l'un bien soutenu, l'autre mal soutenu, représentent les sous-genres *Bactrophyucus* (*S. thunbergii* et *S. muticum*) et *Arthrophyucus* (*S. fallax* et *S. sinclairii*).

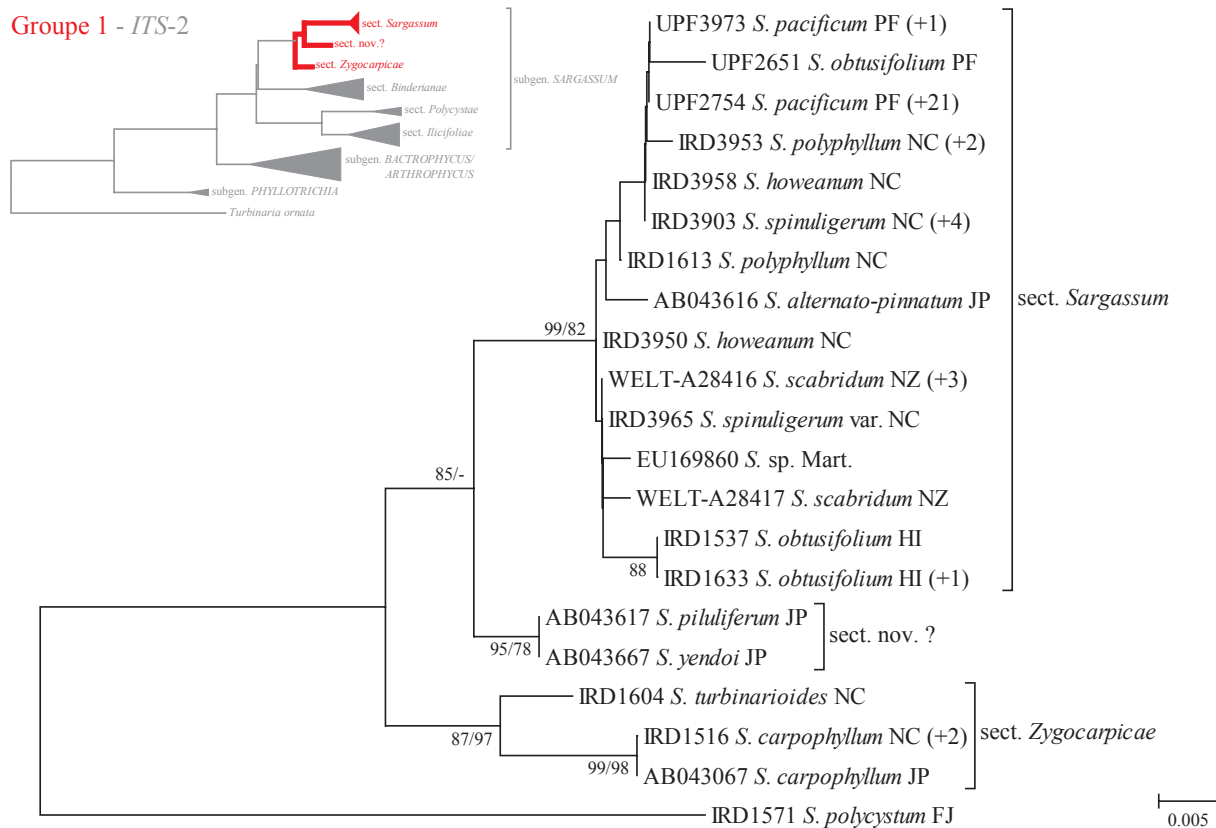
#### (iv) Le groupe 5

Pour les deux marqueurs, le groupe 5 assemble les séquences d'un seul taxon appartenant au sous-genre *Phyllotrichia* (*S. decurrens* = *S. boryi*), aussi il n'était pas nécessaire de produire une phylogénie ciblée pour ce groupe.

La phylogénie concaténée (*ITS-2* + *RubisCo*) a permis d'analyser les séquences disponibles pour 17 taxons différents (*Arthrophyucus*: 1, *Sargassum*: 15, *Phyllotrichia*: 1). Les phylogénies par marqueur (générales et ciblées) ont permis de considérer 64 taxons supplémentaires dont les séquences ne sont disponibles que pour l'un des deux marqueurs (*ITS-2* ou *RubisCO*). Au total, 90% des séquences *ITS-2* et 70% des séquences *RubisCo* disponibles sur la GenBank ont été analysées, elles correspondent à 71 des 76 taxons disponibles sur la GenBank. Cinq taxons n'ont pas été considérés dans cette étude en raison des difficultés d'alignement des séquences ou la longueur excessive des branches dans les arbres phylogénétiques. Il s'agit de séquences publiées par Phillips et al. (2005) pour *S. sinicola*



Setchell et Gardner et *S. lapazeum* Setchell et Gardner du golfe du Mexique, et trois taxons non-identifiés.



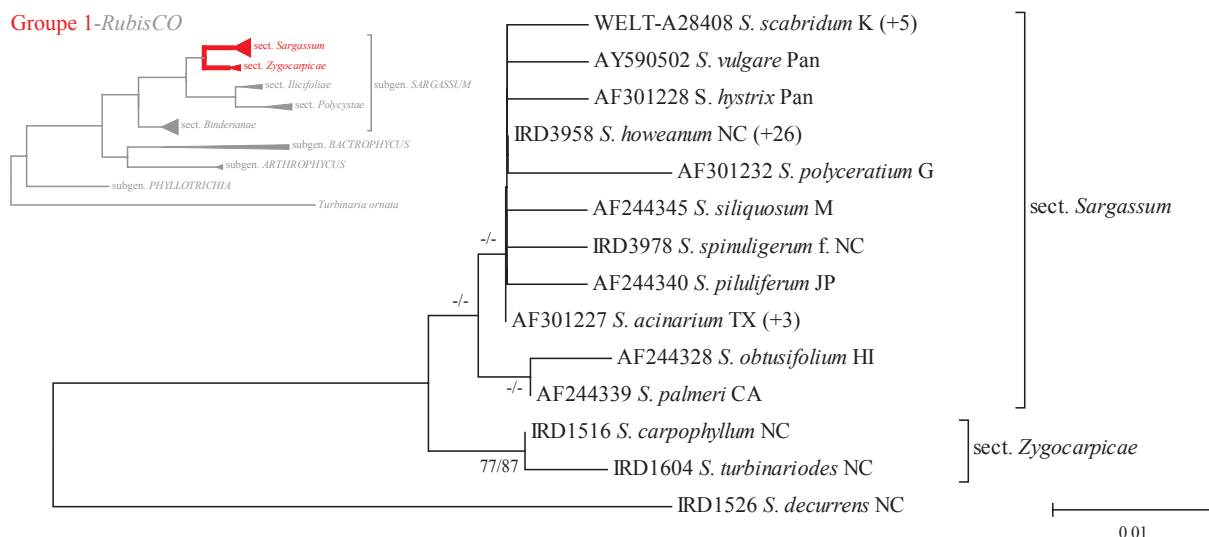
**Fig. III.6.** Phylogénie ciblée du groupe 1 (sous-genre *Sargassum*, sections *Sargassum* et *Zygozarpicae*) - Analyse NJ basée sur l'alignement de 54 séquences ITS-2 de 490 pb représentant 16 taxons. Valeurs de bootstrap calculées pour 1000 répliquats avec les méthodes NJ et MP (NJ/MP, indiqué si > 60%). Racine: *Sargassum polycystum*. Les abréviations des localités sont développées dans le Tableau III.7. Les séquences identiques dont le nombre est indiqué entre parenthèses sont répertoriées dans le Tableau III.6.

**Tableau III.6.** Liste des séquences identiques non reportées sur la Fig. III.6. Les abréviations des localités sont développées dans le Tableau III.7.

Référence sur l'arbre	Références identiques non reportées sur l'arbre
IRD1516 <i>S. carpophyllum</i> NC	IRD1511, 1519 <i>S. carpophyllum</i> NC
IRD1633 <i>S. obtusifolium</i> HI	IRD1538 <i>S. obtusifolium</i> HI
UPF2754 <i>S. pacificum</i> PF	WELT-A28408-12 <i>S. scabridum</i> K UPF2662, 2675, 2661, 2621, 2636, 2676, 2656, 2633 <i>S. obtusifolium</i> PF UPF2783, 3972, 3984, 2778, 2763, 2767, 2743, AB043120 <i>S. pacificum</i> PF
UPF3973 <i>S. pacificum</i> PF	AB043119 <i>S. pacificum</i> PF
IRD3953 <i>S. polyphyllum</i> NC	IRD1611 <i>S. polyphyllum</i> NC IRD3962 <i>S. howeanum</i> NC
WELT-A28416 <i>S. scabridum</i> NZ	IRD3972 <i>S. spinuligerum</i> NC IRD3963 <i>S. spinuligerum</i> var. NC IRD3961 <i>S. spinuligerum</i> var. NC
IRD3903 <i>S. spinuligerum</i> NC	IRD3978 <i>S. spinuligerum</i> f. NC IRD3968 <i>S. polyphyllum</i> NC IRD1566 <i>S. polyphyllum</i> NC IRD3955 <i>S. howeanum</i> NC

**Tableau III.7.** Liste des abréviations et des localités correspondantes utilisées pour désigner l'origine géographique des taxons.

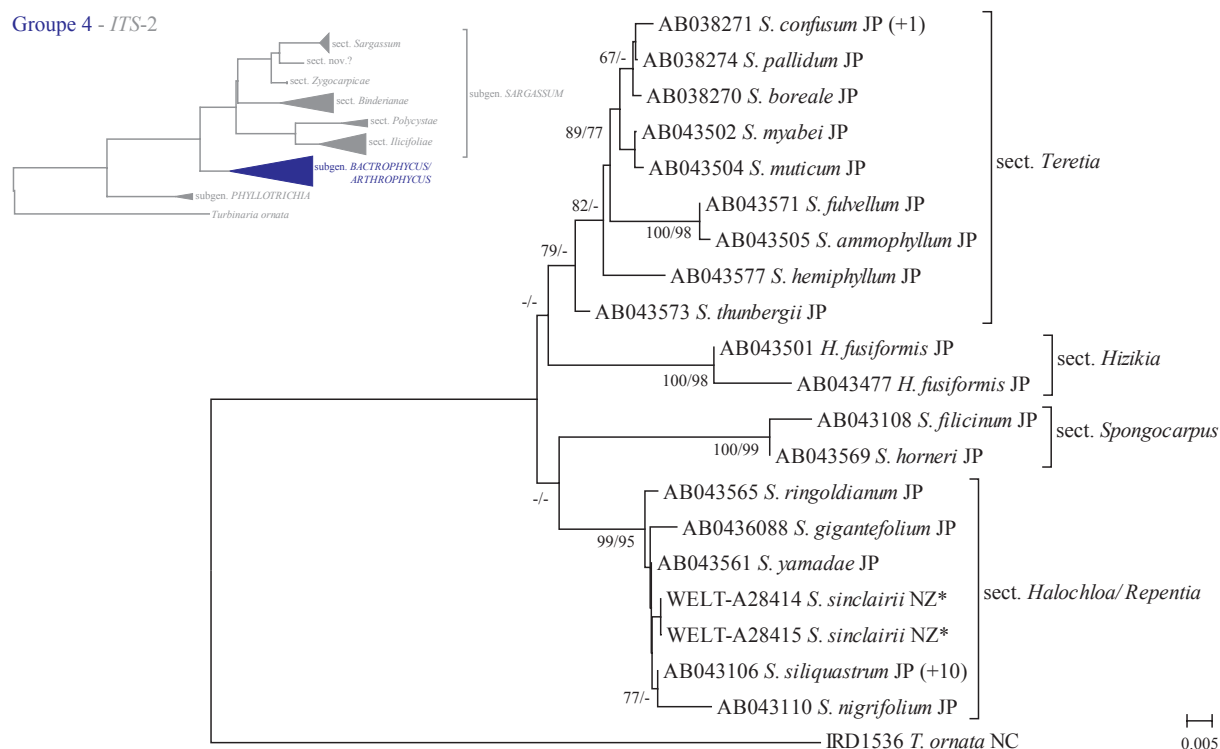
A: Australie, AS: Afrique du Sud, C: Chine, CA: Californie, FJ: Fidji, G: Guadeloupe, HI: Hawaii, JP: Japon, K: îles Kermadec, M: Malaisie, Mart: Martinique, NC: Nouvelle-Calédonie, NZ: Nouvelle-Zélande, Pan: Panama, PF: Polynésie française, S: îles Salomon, Sey: Seychelles, Sing: Singapour, T: Taiwan, TX: Texas, V: Vietnam, Va: Vanuatu.



**Fig. III.7.** Phylogénie ciblée du groupe 1 (sous-genre *Sargassum*, sections *Sargassum* et *Zygo carpicae*) - Analyse NJ basée sur l'alignement de 48 séquences *RubisCO* de 233 pb représentant 22 taxons. Valeurs de bootstrap calculées pour 1000 répliqués avec les méthodes NJ et MP (NJ/MP, indiqué si > 60%). Racine: *Sargassum decurrens*. Les abréviations des localités sont développées dans le Tableau III. 7. Les séquences identiques dont le nombre est indiqué entre parenthèses sont répertoriées dans le Tableau III.8.

**Tableau III.8.** Liste des séquences identiques de la Fig. III.7. Les abréviations des localités sont répertoriées dans le Tableau III.7.

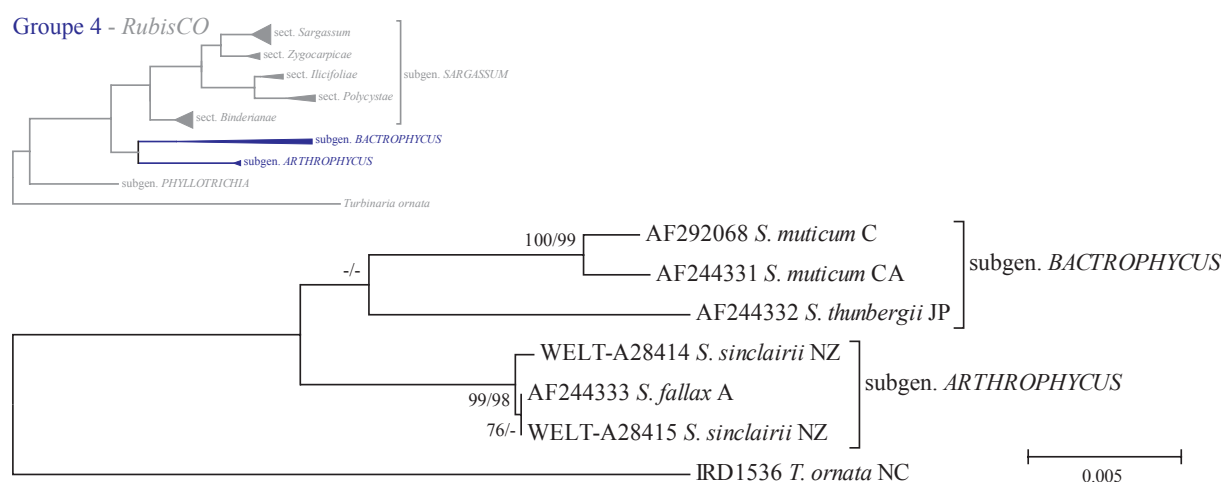
Référence sur l'arbre	Références identiques non reportées sur l'arbre
AF301227 <i>S. acinarium</i> TX	AF301229 <i>S. filipendula</i> TX AF301231 <i>S. fluitans</i> TX EU169687 <i>S. sp.</i> Mart
IRD3958 <i>S. howeanum</i> NC	IRD3950, 3962 <i>S. howeanum</i> NC AF301234 <i>S. natans</i> (pélagique) TX UPF2651, 2661, 2662, 2675 <i>S. obtusifolium</i> PF UPF1537 <i>S. obtusifolium</i> HI UPF2754, 2783, 3972, 3973, 3974, 3975 <i>S. pacificum</i> PF AF301235 <i>S. polyceratium</i> Pan IRD1611, 1613 <i>S. polyphyllum</i> NC AY518391 <i>S. polyphyllum</i> HI AF244327 <i>S. polyporum</i> JP IRD3903, 3972, 3974, 3985 <i>S. spinuligerum</i> NC IRD3961, 3963, 3965 <i>S. spinuligerum</i> var. NC
WELT-A28408 <i>S. scabridum</i> K	WELT-A28409-12 <i>S. scabridum</i> K WELT-A28416-17 <i>S. scabridum</i> NZ



**Fig. III.8.** Phylogénie ciblée du groupe 4 (sous-genres *Arthrophyucus* et *Bactrophyucus*) - Analyse NJ basée sur l'alignement de 31 séquences ITS-2 de 475 pb représentant 27 taxons. Valeurs de bootstrap calculées pour 1000 répliqués avec les méthodes NJ et MP (NJ/MP, indiqué si > 60%). Racine: *Turbinaria ornata*. Les abréviations des localités sont développées dans le Tableau III.7. Les séquences identiques dont le nombre est indiqué entre parenthèses sont répertoriées dans le tableau III.9. \*, *S. sinclairii* est traditionnellement classée dans le sous-genre *Arthrophyucus*.

**Tableau III.9.** Liste des séquences identiques de la Fig. III.8. Les abréviations des localités sont développées dans le Tableau III.7.

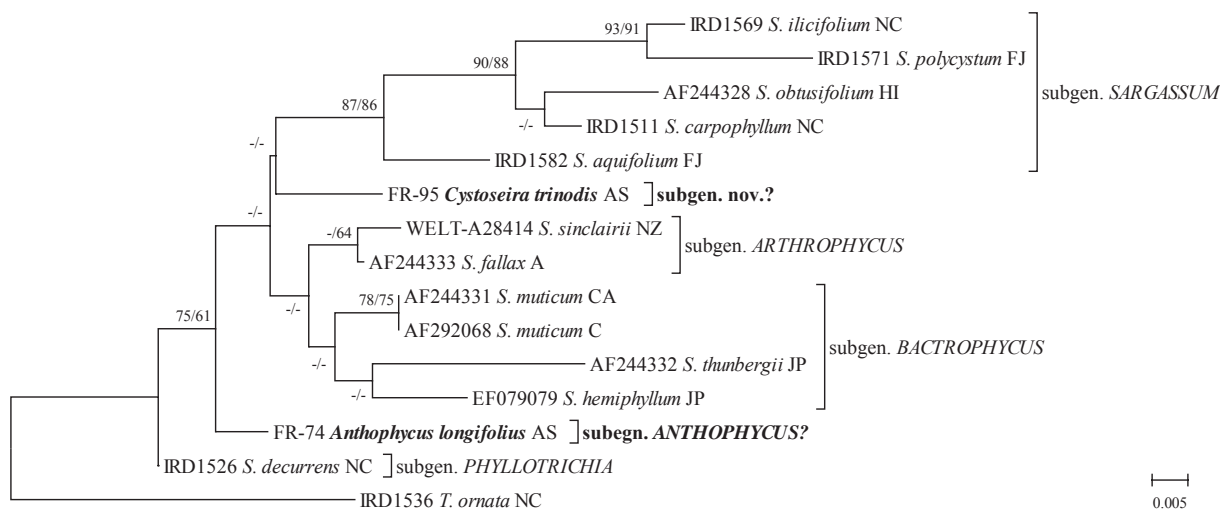
Référence sur l'arbre	Références identiques non reportées sur l'arbre
AB043106 <i>S. siliquastrum</i> JP	AB043575 <i>S. autumnale</i> JP AB043574 <i>S. macrocarpum</i> JP AB043610 <i>S. micracanthum</i> JP AB043609 <i>S. micracanthum</i> JP AB043578 <i>S. okamuræ</i> JP AB043579 <i>S. okamuræ</i> JP AB043612 <i>S. serratifolium</i> JP AB043568 <i>S. trichophyllum</i> JP AB043107 <i>S. yamamotoi</i> JP AB043611 <i>S. yesoense</i> JP
AB038271 <i>S. confusum</i> JP	AB038273 <i>S. microceratium</i> JP



**Fig. III.9.** Phylogénie ciblée du groupe 4 (sous-genres *Arthrophyucus* et *Bactrophycus*) - Analyse NJ basée sur l'alignement de 6 séquences de l'opéron *RubisCO* de 684 pb représentant 4 taxons. Valeurs de bootstrap calculées pour 1000 répliqués avec les méthodes NJ et MP (NJ/MP, indiqué si > 60%). Racine: *Turbinaria ornata*. Les abréviations des localités sont développées dans le Tableau III.7.

### 1.3. Relations phylogénétiques avec d'autres membres des Sargassaceae

Dans ce paragraphe est présentée une phylogénie complémentaire de l'espaceur de la *RubisCO* incluant des représentants de chacun des sous-genres du genre *Sargassum*, ainsi que certains taxons (non *Sargassum*) classés dans les Sargassaceae. Cette phylogénie moléculaire a été générée afin d'analyser la position phylogénétique de *Anthophycus longifolius* (Turner) Kützinger, endémique d'Afrique du Sud, et de *Cystoseira trinodis* (Forsskål) C. Agardh, à répartition géographique mondiale. Les séquences disponibles pour ces deux taxons ont été produites par ML. Suzini et F. Rousseau. Elles correspondent à 1250 pb de l'opéron *RubisCo* (*rbcL* + espaceur + *rbcS* partiel) pour *A. longifolius* et 313 pb pour *C. trinodis* (espaceur + *rbcS* partiel). Les deux échantillons proviennent d'Afrique du Sud. Un premier arbre phylogénétique basé sur l'alignement de 630 pb (« gaps » inclus) comprenant la séquence disponible pour *A. longifolius* ainsi qu'une sélection de taxons représentant chacun des sous-genres du genre *Sargassum* est donné en Annexe IV.D. Afin de considérer également la séquence disponible pour *C. trinodis*, une phylogénie basée sur l'alignement des séquences précédentes mais pour une portion de 200 pb seulement (« gaps » inclus) correspondant à l'espaceur et une portion du *rbcS*, a été générée (Fig. III.10). La topologie obtenue et les valeurs de bootstrap sont similaires au premier arbre phylogénétique généré sur la base d'un alignement plus long (630 pb). Les séquences correspondant aux sous-genres *Sargassum*, *Arthrophyucus*, *Bactrophycus* et *Phyllotrichia* forment des groupes monophylétiques bien ou mal soutenus. Les séquences d'*A. longifolius* et de *C. trinodis* s'intercalent entre les clades *Bactrophycus* et *Phyllotrichia*, et *Sargassum* et *Arthrophyucus* respectivement.



**Fig. III.10.** Relations phylogénétiques du genre *Sargassum* avec d'autres taxons des Sargassaceae. Analyse NJ basée sur l'alignement de 15 séquences de 200 de l'espaceur de la *RubisCO*. Valeurs de bootstrap calculées pour 1000 réplicats avec les méthodes NJ et MP (NJ/MP, indiqué si > 60%). Racine: *Turbinaria ornata*. Les abréviations des localités sont développées dans le tableau III.7.

## 2. Le sous-genre *Sargassum* dans le Pacifique

### 2.1. Révision de la diversité spécifique et distribution dans les îles du Pacifique Est.

Les travaux présentés dans ce chapitre sont publiés dans la revue *Journal of Phycology*:

Mattio L., Payri CE. & Stiger-Pouvreau V. 2008b. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from French Polynesia based on morphological and molecular analyses. *J. Phycol.* 44:1541-1555.

#### 2.1.1. Résumé en français

Une réévaluation du genre *Sargassum* en Polynésie française a été menée grâce à une analyse critique de la littérature, de spécimens types et de spécimens provenant de localités types. De nouveaux spécimens de *Sargassum* ont été collectés et quatre morphotypes ont été identifiés sur la base de caractères morphologiques. Des analyses ADN des régions nucléaire *ITS-2*, chloroplastique *RubisCO* et mitochondriale *cox3* ont permis de reconstruire des arbres phylogénétiques montrant deux clades et d'appuyer l'hypothèse d'une divergence récente entre plusieurs espèces appartenant à la section *Malacocarpicae*. Plus de 18 épithètes de *Sargassum* ont été attribuées à la Polynésie française depuis 1828, néanmoins seulement trois espèces sont considérées comme courantes dans cette étude. La plupart des 18 taxons ont été réduits en synonymie de *S. pacificum*, la seule espèce présente dans l'archipel de la Société, alors que *S. obtusifolium* est restreinte à l'archipel des Australes et *S. echinocarpum* est confirmée pour les archipels des Australes et des Gambier. Une clef d'identification morphologique est proposée, ainsi que des descriptions détaillées et des illustrations de la polymorphie de chacune des trois espèces. Par ailleurs, l'étude de plusieurs collections régionales a souligné la similarité et la faible diversité des flores de *Sargassum* du sud-est Pacifique. A la lumière des résultats présentés, nous proposons de considérer *S. bacciferum* J. Agardh var. *latiuscula* Grunow, *S. bisserula* f. *pacifica* Grunow, *S. boraborensis* (Grunow) Setchell, *S. mangarevensis* (Grunow) Setchell, *S. sociale* (Grunow) Setchell et *S. tahitense* Grunow comme synonymes hétérotopiques de *S. pacificum* Bory de Saint-Vincent. De la même manière, *S. skottsbergii* Sjöstedt, *S. hawaiiensis* Doty et Newhouse, *S. divaricatum* var. *chilensis* Grunow, *S. obtusifolium* J. Agardh f. *chamberlainii* Grunow et *S. obtusifolium* J. Agardh f. *lendigeroides* Grunow sont réduits en synonymie de *S. obtusifolium* J. Agardh.

**Note.** Ce travail représente le deuxième article soumis pour publication au cours de la thèse. Par conséquent il ne tient pas compte de toutes les révisions taxonomiques proposées dans les autres articles soumis pour publication a posteriori. Ainsi depuis la soumission et la publication de ce manuscrit de nouvelles synonymies et des révisions de la classification ont été proposées aux chapitres III.1.1. (Mattio et al. accepté b) et III.2.2. (Mattio et al. sous-pressé). Ces révisions sont indiquées dans

le manuscrit qui suit sous forme d'une note de bas de page à la première apparition des épithètes concernées.

2.1.2. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from French Polynesia based on morphological and molecular analyses.

**ABSTRACT**

An assessment of *Sargassum* in French Polynesia was done through the critical revision of the literature, type specimens and specimens from type localities. *Sargassum* samples were newly collected and four morphotypes were identified on the basis of morphological characters. Molecular analysis of the nuclear *ITS-2*, chloroplastic partial *rbcLS* and mitochondrial *cox3* markers generated two clades and confirmed the recent divergence suspected between closely related species. Although 18 different epithets have been attributed to French Polynesian *Sargassum* since 1828, only three species are considered current in this study. Most of these species were transferred to *S. pacificum*, the only species present in the Society Archipelago, while *S. obtusifolium* was restricted to the Austral Archipelago and *S. echinocarpum*<sup>4</sup> was confirmed for the Austral and Gambier Archipelagos. A morphological identification key is provided, along with descriptions and illustrations for each polymorphic species. Moreover, the study of several regional collections underlined similar and low specific diversity among *Sargassum* populations in the south-eastern Pacific. As a result of this study, we propose that *S. bacciferum* J. Agardh var. *latiuscula* Grunow, *S. bisserula* f. *pacifica* Grunow, *S. boraborensis* (Grunow) Setchell, *S. mangarevense* (Grunow) Setchell, *S. sociale* (Grunow) Setchell and *S. tahitense* Grunow be considered as heterotypic synonyms of *S. pacificum* Bory de Saint-Vincent. *Sargassum skottsbergii* Sjöstedt, *S. hawaiiensis* Doty and Newhouse, *S. divaricatum* var. *chilensis* Grunow, *S. obtusifolium* J. Agardh f. *chamberlainii* Grunow and *S. obtusifolium* J. Agardh f. *lendigeroides* Grunow are further regarded as heterotypic synonyms of *S. obtusifolium* J. Agardh.

**Key Words:** biogeography; *cox3*; French Polynesia; *ITS-2*; molecular phylogeny; *rbcLS*; *Sargassum*; taxonomic revision.

**Abbreviations:** *cox3*, cytochrome oxydase unit 3; BI, Bayesian Inference; *ITS-2*, internal transcribed spacer 2; ML, Maximum Likelihood; MP, maximum parsimony; NJ, neighbour joining; *rbcLS*, *RubisCO* operon.

---

<sup>4</sup> *S. echinocarpum* J. Ag. = *S. aquifolium* (Turn.) C. Ag. (cf. chapitre III.2.2.)

**INTRODUCTION**

*Sargassum* C. Agardh (1820) is the most species rich genus within the Sargassaceae, accounting for almost 80% of all recorded taxa. It is distributed worldwide, is especially abundant in tropical and subtropical regions and exhibits a species richness gradient from the western Pacific toward the east (Okamura 1932, Yoshida 1989, Phillips 1995). With about 400 current species among the 839 species, varieties and forms recorded by Guiry and Guiry (2007), *Sargassum* is taxonomically complex. It was divided into five subgenera by J. Agardh (1848, 1889), *Arthrophyucus* J. Agardh, *Bactrophyucus* J. Agardh, *Phyllotrichia* (Areschoug) J. Agardh, *Sargassum* and *Schizophycus* J. Agardh, which are further divided in sections or subsections. Apart from the subsuming of *Schizophycus* into *Phyllotrichia* (Womersley 1954) and later into the subgenus *Sargassum* (Yoshida et al. 2004), this classification system has been little modified since J. Agardh's work (Abbott et al. 1988, Tseng and Lu 1992a, b, 1995a, b, c, 1997a, b). However, recent molecular studies have highlighted ambiguities with the species concept in *Sargassum* (Stiger et al. 2000, 2003, Phillips et al. 2005).

Specific identification of many *Sargassum* taxa is problematic because morphological characters often exhibit significant intra-specific phenotypic variation depending on habitat, seasonal or even population level differences (De Wreede 1976, Magruder 1988, Kilar et al. 1992, Engelen et al. 2005). In addition, *Sargassum* type specimens often poorly reflect intraspecific polymorphism found in nature, because they were mostly described from incomplete material often collected in drift (pers. obs). These specimens are sometimes ecotypes of the same taxon to which several different epithets were applied; subsequently, numerous species names have been transferred to synonymy (Silva et al. 1996). The need for a taxonomic revision of *Sargassum* is obvious (Yoshida 1983, Magruder 1988, Silva et al. 1996), particularly one using new data including combined traditional morphological and ecological approaches with DNA sequence information (Phillips and Fredericq 2000, Stiger et al. 2003, Phillips et al. 2005).

In French Polynesia, *Sargassum* is the largest most conspicuous alga inhabiting reefs and lagoons surrounding the high volcanic islands of the Society, Austral and Gambier Archipelagos. The first recorded species was *S. pacificum* Bory de Saint-Vincent collected during the "Voyage autour du monde sur la Coquille (1822-1829)" (Bory de Saint-Vincent 1828). Later, four other species belonging to the subgenus *Sargassum* section *Malacocarpicae*<sup>5</sup> were described or reported by Montagne (1845), Grunow (1915, 1916a, b) and Setchell (1926) who published the most comprehensive *Sargassum* species list including nine taxa. Since then French Polynesian species have not yet been re-evaluated, and current checklists record 18 different *Sargassum* epithets (Payri 1987, Noro and Abbott 1994, Payri and N'Yeurt 1997, N'Yeurt and Payri 2006). In their recent work on Polynesian Phaeophyceae N'Yeurt and Payri (2006) suggested a significant reduction in *Sargassum* species over reported

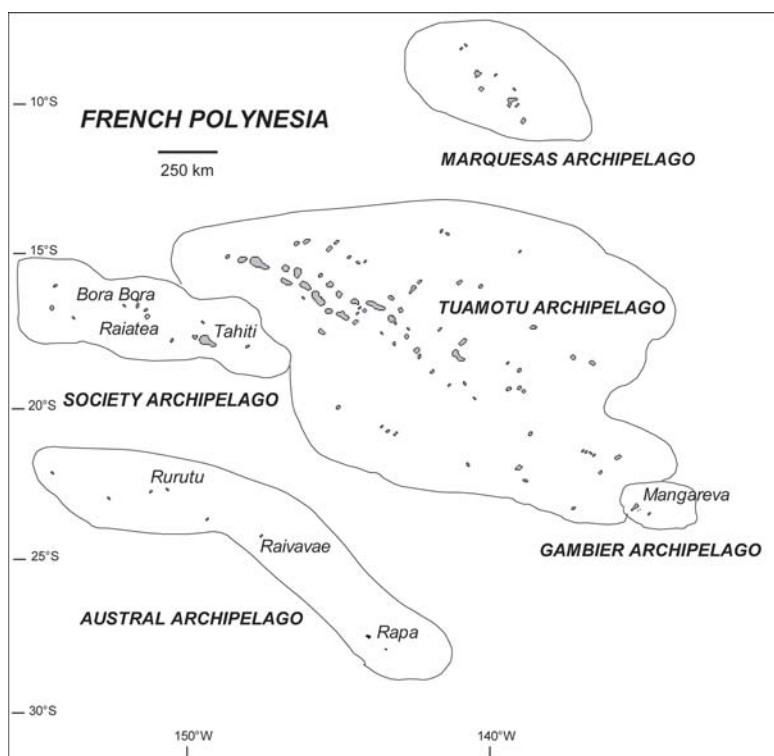
---

<sup>5</sup> sect. *Malacocarpicae* (J. Ag.) Abbott et al. = sect. *Sargassum* (cf. chapitre III.1.1.)



records. In her review, Phillips (1995) considered the species recorded by Setchell from French Polynesia as restricted to this area. Similarly, most of the Easter Island and Hawaiian species appear to be endemic (Santelices and Abbott 1987, Phillips 1995, Abbott and Huisman 2004). In general trend, *Sargassum* records for French Polynesia's neighbouring regions are old, incomplete or do not exist, and do not allow for easy interpretation of the geographical species distribution in the area.

Our first goal was to delineate morphological boundaries and re-evaluate the diversity of *Sargassum* species in French Polynesia. Our second goal was to estimate their distributional range in the tropical Pacific. To address these issues, recently collected French Polynesian specimens were sorted into different morphotypes and discrete and continuously varying features were characterised. Markers from each of the three cellular compartments (nuclear *ITS-2*, chloroplastic partial *rbcLS* and mitochondrial *cox3*) were chosen to help delimit morphotype and resolve morphological ambiguities. In the light of these new data, collections from French Polynesia were re-assessed and type specimens examined to revise the current taxonomy. Additional specimens from various localities in the central-eastern part of the Pacific were morphologically studied and revised to delimit the geographical distribution of French Polynesian species in the Pacific.



**Fig. III.11.** Map of French Polynesia, with sampling locations indicated by island names (modified from N'Yeurt and Payri 2006).

**MATERIAL AND METHODS*****Field survey and sample collection***

*Sargassum* specimens from French Polynesia were mainly collected from the Austral (sub-tropical) and Society (tropical) Archipelagos in 2002 and 2003 (Fig. III.11). Saxicolous samples were collected by snorkelling or SCUBA from various habitats. In the Society Archipelago, *Sargassum* populations are found only around high islands and inhabit shallow waters to 1 m deep in the lagoon, in sheltered areas of the fringing reef, on coral heads of the barrier reef, or form dense belts on the rim margin in exposed areas of the reef flat. In the Austral Archipelago, *Sargassum* spp. colonise the lagoon and reefs of Raivavae Island or forms dense beds to 20 m deep on the exposed reef shelves of Rapa and Rurutu Islands. In the Gambier Archipelago *Sargassum* spp. grow on coastal or fringing reef flats of Mangareva Island. A total of 118 specimens were collected, air-dried and pressed as herbarium vouchers for morphological analysis and added to 71 other *Sargassum* specimens previously deposited in the herbarium of the Université de la Polynésie française in Tahiti (UPF). For DNA analyses, three samples of receptacles, if any, or apical tips were preserved in silica gel (Chase and Hills 1991) for each morphotype from several localities (Table III.10).

***Morphological analyses***

Identification of *Sargassum* species is based on the morphological analyses of holdfast, axis, leaves, vesicles and receptacles (Yoshida 1983). Based on these characters, 142 of the specimens deposited in the UPF collection were sorted into morphotypes (morphological groups). In addition, morphometric analyses within the *Malacocarpicae* were conducted on a set of 30 specimens per morphotype. As far as possible, 10 measures of leaves (length \* width), vesicles (diameter) or receptacles (length) per specimen were taken in mm on rehydrated material (15 min in seawater). Mean size variations among morphotypes were evaluated using a one-way ANOVA statistical test followed by a Fisher LSD post-hoc test (*Statistica*, Statsoft Inc., Maisons-Alfort, France). Reproductive features were identified for all morphotypes on transversally sectioned receptacles using a freezing microtome and a light microscope (Olympus BH2, Olympus Optical co., Tokyo, Japan).

Regional literature (Bory de Saint-Vincent 1828, Montagne 1845, Grunow 1915, 1916a, b, Setchell 1926, Payri 1987, Magruder 1988, Noro and Abbott 1994, Payri and N'Yeurt 1997, N'Yeurt and Payri 2006) and diagnoses of various species for the genus (C. Agardh 1820, 1824, J. Agardh 1848, 1889, Grunow 1868, 1874) were used for species identification. Type specimens and specimens collected from the type localities or cited as voucher in the literature were systematically studied by the first author and compared to UPF vouchers to confirm species names and revise previous records. Numerous collections were examined from loans or visits to various herbaria: Grunow's collection from W (Vienna, Austria); C. and J. Agardh's collection from LD (Lund, Sweden); Bory de Saint-Vincent, Montagne and Setchell's collections from PC (Paris, France); the entire *Sargassum*

collection, especially Setchell's specimens, from C (Copenhagen, Denmark) and SUVA-A (Suva, Fiji); several Hawaiian specimens from BISH (Honolulu, Hawaii); specimens of Brown, Setchell and Turner's collections from BM (London, England); specimens from UC (Berkeley, California), FH (Harvard, Massachusetts), GB (Göteborg, Sweden), SGO (Santiago, Chile) and NSW (Sydney, Australia). Herbarium abbreviations follow Holmgren and Holmgren (1998). In addition, several specimens collected from Hawaii by T. Sauvage were included in this study. Each specimen of interest was photographed or scanned (when permitted), and precise morphological observations were made.

**Table III.10.** Taxa included in molecular analyses with herbarium references, collection sites, dates, collectors and GenBank accession numbers.

Taxon <sup>(a)</sup>	Reference	Collection site	Coll. date	Collector <sup>(b)</sup>	<i>ITS-2</i>	partial <i>rbclS</i>	<i>cox3</i>
SMB1	UPF 2754	Bora Bora, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100783	EU100812	EU100824
SMB2	UPF 2763	Bora Bora, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100780	-	-
SMB3	UPF 2767	Bora Bora, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100781	-	-
SMB4	UPF 2743	Raiatea, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100782	-	-
SMB5	UPF 2778	Raiatea, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100779	-	-
SMB6	UPF 2783	Raiatea, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100774	EU100811	EU100823
SMB7	UPF 3972	Raiatea, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100784	EU100813	EU100828
SMB8	UPF 3978	Raiatea, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100778	-	-
SML1	UPF 3973	Tahiti, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100776	EU100810	EU100826
SML2	UPF 3974	Tahiti, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100777	EU100814	EU100825
SML3	UPF 3975	Tahiti, Society	Mar-2003	CP & VS	EU100775	EU100817	EU100827
SMRP1	UPF 2621	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100789	-	-
SMRP2	UPF 2633	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100793	-	-
SMRP3	UPF 2636	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100790	-	-
SMRP4	UPF 2651	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100785	EU100819	EU100830
SMRP5	UPF 2656	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100792	-	-
SMRP6	UPF 2661	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100788	EU100818	EU100829
SMRP7	UPF 2662	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100787	EU100816	EU100832
SMRP8	UPF 2675	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100786	EU100815	EU100831
SMRP9	UPF 2676	Rapa, Australs	Nov-2002	CP	EU100791	-	-
SAR	UPF 3976	Raivavae, Australs	Dec-2005	SA	EU100795	EU100809	EU100833
<i>S. carpophyllum</i>	IRD 1511	New Caledonia	Jul-2005	LM	EU100797	EU100804	-
<i>S. carpophyllum</i>	IRD 1516	New Caledonia	Jul-2005	LM	EU100799	EU100806	-
<i>S. carpophyllum</i>	IRD 1519	New Caledonia	Oct-2005	LM	EU100798	EU100805	-
<i>S. decurrens</i>	IRD 1526	New Caledonia	Apr-2004	LM	EU100773	EU100803	EU100822
<i>S. echinocarpum</i>	Sh01466 <sup>(c)</sup>	Oahu, Hawaii	Jan-2006	TS	EU100796	EU100821	EU100835
<i>S. echinocarpum</i>	IRD 1531	New Caledonia	Dec-2005	LM	EU100800	EU100808	-
<i>S. echinocarpum</i>	IRD 1532	New Caledonia	Apr-2006	CB	-	EU100807	-
<i>S. echinocarpum</i>	IRD 1530	Solomon Islands	Jul-2004	CP	EU100801	-	-
<i>S. obtusifolium</i>	IRD 1537	Maui, Hawaii	Mar-2006	AR	EU100794	EU100820	EU100834
<i>T. ornata</i>	UPF 3977	Raivavae, Australs	Dec-2005	SA	EU100771	-	-
<i>T. ornata</i>	IRD 1536	New Caledonia	Oct-2005	LM	EU100772	EU100802	-

<sup>(a)</sup> SMB: *Sargassum Malacocarpicae* Barrier, SML: *Sargassum Malacocarpicae* Lagoon, SMRP: *Sargassum Malacocarpicae* Rapa, SAR: *Sargassum Acanthocarpicae* Raivavae; <sup>(b)</sup>, AR: A. Rivera, CB: C. Berthault, CP: C. Payri, LM: L. Mattio, SA: S. Andréfouët, TS: T. Sauvage, VS: V. Stiger-Pouvreau; <sup>(c)</sup>, Sherwood personal herbarium accession number, Hawaii.

### DNA extraction, PCR amplification and sequencing

Currently available GenBank sequences for *Sargassum* are limited to the nuclear *ITS-2* region (Yoshida et al. 2000, Stiger et al. 2000, 2003) and portions of the chloroplastic *rbclS* operon region (Phillips and Fredericq 2000, Phillips et al. 2005). Recent molecular analyses of chloroplastic *tufA*, *psaA* and mitochondrial *cox3* markers have been successfully tested to resolve interspecific taxonomic

ambiguities for a large diversity of brown algal groups (Megumi et al. 1999, Cho et al. 2004, Kogame et al. 2005, Rohfritsch et al. 2007, Uwai et al. 2007) underlining their potential usefulness for the genus *Sargassum*. A preliminary study on chloroplastic *psaA* and *tufA* markers using primers from Yoon et al. (2002) and Rohfritsch et al. (2007) respectively, showed no sequence variability among sections. We decided subsequently to use *ITS-2*, partial *rbcLS* and *cox3* markers in this study (Table III.11).

**Table III.11.** Primers used to isolate molecular markers with annealing temperature (AT) and bibliographic source.

Markers	AT	Primers	Primer sequences <sup>(a)</sup>	Source
<i>ITS-2</i>	55	5.8S-BF	5'-CGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGAT-3'	Yoshida et al. 2000 (Nuclear)
		25BR-2	5'-TCCTCCGCTTAGTATATGCTTAA-3'	
<i>cox3</i> (Mitochondrial)	42	CAF4A	5'-ATGTTTACTTGGTGRAGRGA-3'	Kogame et al. 2005
		CAR4A	5'-CCCCACCARTAWATNGTNAG-3'	
<i>partial rbcLS</i> (Chloroplastic)	44	3F	5'-CATCGTGCTGGTAACTCTAC-3'	Phillips 1998
		S97R	5'-CATCTGTCCATTCWACACTAAC-3'	Peters and Ramirez 2001 <sup>(b)</sup>

<sup>(a)</sup> W= A or T, R= A or G, Y= C or T, N= A, T, C or G.

<sup>(b)</sup> Modified by J. Buchanan

Silica gel-dried material was crushed in liquid nitrogen and total DNA was extracted using the DNeasy Plant mini Kit (Qiagen GmbH., Hilden, Germany) according to the manufacturer's instructions. All extracts were purified using the GeneClean kit III (Qbiogen Inc., Carlsbad, CA, USA) prior to PCR amplification. The nuclear *ITS-2*, mitochondrial *cox3* and chloroplastic partial *rbcLS* operon were amplified using primers listed in Table III.11. The 50µL PCR reaction mix contained 0.2 µM forward and reverse primers, 0.25 µM each dNTPs, 0.75 mM of MgCl<sub>2</sub>, 5 µL reaction buffer, 2.5 µL of dimethylsulfoxide (DMSO), 1 µL of purified template DNA, 0.2 units of *Taq* DNA polymerase (Promega Corp., Madison, WI, USA), and ultrapure water. The reaction profile included an initial step of denaturation of 1 min at 94°C followed by 40 cycles of denaturation at 94°C for 40 s, primer annealing (Table III.11) for 30 s, extension at 72°C for 45 s and a final extension step at 72°C for 7 min. PCR was performed in a PTC-100 PCR machine (MJ Research Inc., Waltham, MA, USA). All PCR products were purified (GeneClean kit III, Qbiogen) and sequenced in both directions with PCR primers by Macrogen (Macrogen Inc., Seoul, Korea) using the BigDye™ terminator method.

### ***Sequences alignment and phylogenetic analyses***

*ITS-2* sequences were aligned using the BioEdit sequence alignment editor (Hall 1999) following Stiger et al. (2003) alignment based on sequences secondary structure. Partial *rbcLS* and *cox3* sequences were aligned by eye with no ambiguity. Identity matrices were calculated for each marker and concatenated *ITS-2*+partial *rbcLS*+*cox3* sequences. Neighbour Joining (NJ), Maximum Parsimony (MP) and Maximum Likelihood (ML) methods were applied to sequence alignment. NJ and MP analyses were carried out using MEGA3 software (Kumar et al. 2004) and ML analyses were

performed with PHYML software (Guindon and Gascuel 2003). Support for nodes was assessed by bootstrap proportion values (Felsenstein 1985) for 1000 replicates. *ITS-2* and partial *rbcLS* trees, including a selection of available GenBank sequences, were rooted with *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh (Sargassaceae) sequences as suggested by Stiger et al. (2003) and Phillips et al. (2005). *Sargassum decurrens* (R. Brown ex Turner) C. Agardh (*Sargassum* subgenus *Phyllotrichia*) sequences were used as the outgroup in analyses of the concatenated sequence alignment.

All specimens included in our DNA analyses are listed in Table III.10 with their herbarium reference, collection site, date, collector name and GenBank accession numbers. Twenty one specimens from French Polynesia were considered for *ITS-2* analyses; while 11 of them, including representatives of the different morphotypes, were selected for *rbcLS* and *cox3* analyses (Table III.10). In addition, representatives of *Sargassum echinocarpum* J. Agardh and *S. obtusifolium* J. Agardh from Hawaii (type locality), and several other species of sections *Acanthocarpicae*<sup>6</sup>, *Malacocarpicae*, and *Zygocarpicae*, as well as subgenera *Bactrophycus* and *Phyllotrichia* from various localities were included in the analyses.

## RESULTS

### *Analysis of previous records and collections*

Analysis of available literature and study of 15 *Sargassum* herbarium specimens provided a list of 14 taxa among the 18 different epithets previously recorded for French Polynesia. Only taxa belonging to the subgenus *Sargassum* were recorded, including 11 from the section *Malacocarpicae*, from the section *Acanthocarpicae* and one from the section *Zygocarpicae*. Taxa are listed in Table III.12 with currently accepted synonymies, bibliographic source, related herbarium references, and status. Analysis of French Polynesian *Sargassum* led us to study various herbarium collections from neighbouring regions. A total of 80 specimens collected from the Cook Islands, Pitcairn Island, Easter Island, the coasts of Chile and Peru and Hawaii, over 180 years (1825-2005), were studied, and are listed and revised in Table III.13. Moreover, 15 type specimens from various localities in the Pacific were examined (Tables III.12 and III.13). Diagnoses and morphological observations on herbarium material for all taxa are discussed later in this paper.

### *Morphological analyses on recent collections*

Based on the major distinctive morphological characters given in Table III.14, four morphotypes were considered among the 142 UPF specimens studied. From the Society Archipelago, two similar morphotypes belonging to the subgenus *Sargassum* section *Malacocarpicae* were distinguished based on different leaf morphologies. The leaves of SMB (*Sargassum Malacocarpicae* Barrier) (mainly

---

<sup>6</sup> sect. *Acanthocarpicae* (J. Ag.) Abbott et al. = sect. *Sargassum* (cf. chapitre III.1.1.)

**Table III.12.** Taxa previously recorded from French Polynesia with bibliographic sources and herbarium references. Authorities are abbreviated for convenience.

Taxon	Synonym	Source	Herbarium Reference	Status	Geographic origin
<i>S. bacciferum</i> f. <i>chamissonis</i> (Kütz.) C. Ag.	<i>S. chamissonis</i> Kütz. <sup>(c)</sup>	Grunow 1916a p. 36	not found	voucher	Tahiti, FP
<i>S. bacciferum</i> f. <i>latiuscula</i> Grun.	none	Grunow 1916a p. 36	not found	type	Tahiti, FP
<i>S. bisserula</i> J. Ag.	<i>Carpacanthus bisserula</i> (J. Ag.) Mart.	J. Agardh 1848 p. 318	not found	type	Indonesia
<i>S. bisserula</i> f. <i>pacifica</i> (Bory) Grun. <sup>(c)</sup>	<i>S. pacifica</i> Bory	Grunow 1915 p. 416	not found	syntypes	Tahiti & Port Praslin
<i>S. boraborensis</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	<i>S. obtusifolium</i> var. <i>boraborensis</i> Grun.	Setchell 1926 p. 94	PC AB14314	voucher	Tahiti, FP
<i>S. cheirifolium</i> var. <i>tahitensis</i> Grun.	<i>S. tahitense</i> Grun. <sup>(c)</sup>	Grunow 1874 p. 28	W 737	holotype	Tahiti, FP
<i>S. cymosum</i> C. Ag. <sup>(c)</sup>	<i>S. rigidulum</i> Kütz.	Montagne 1845 p. 69	PC AB14405, 14428	voucher	Mangareva, FP
<i>S. cymosum</i> C. Ag. <sup>(c)</sup>	<i>S. rigidulum</i> Kütz.	C. Agardh 1820 p. 20	LD 2979, 2990	syntypes	Brazil
<i>S. droserifolium</i> Bory	none	Bory 1828 p. 129	not found	syntype	Tahiti, FP
<i>S. droserifolium</i> Bory	none	Bory 1828 p. 129	PC TA8303	holotype	New Ireland, PNG
<i>S. cf. echinocarpum</i> J. Ag.	none	N <sup>o</sup> Yeurt and Payri 2006	UPF 741-743	voucher	Rurutu, FP
<i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	none	J. Agardh 1848 p. 327	LD 2392, 2389	syntypes	Oahu, Hawaii
<i>S. granuliferum</i> C. Ag.	none	Bory 1828 p. 125	not found	voucher	Tahiti, FP
<i>S. granuliferum</i> C. Ag.	none	C. Agardh 1820 p. 31	LD 3156	holotype	Indian Ocean
<i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	<i>S. vulgare</i> var. <i>mangarevense</i> Grun.	Setchell 1926 p. 96	PC AB14840	voucher	Tahiti, FP
<i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	<i>S. vulgare</i> var. <i>mangarevense</i> Grun.	N <sup>o</sup> Yeurt and Payri 2006	UPF 2563	voucher	Bora Bora, FP
<i>S. obtusifolium</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	none	Grunow 1868 p. 57	not found	voucher	Tahiti, FP
<i>S. obtusifolium</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	none	J. Agardh 1848 p. 339	LD 2810, 2811	isolectotypes	Hawaii
<i>S. obtusifolium</i> var. <i>boraborensis</i> Grun.	<i>S. boraborensis</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	Grunow 1916a p. 30	W 2503	holotype	Bora Bora, Tahiti, FP
<i>S. pacificum</i> Bory	<i>S. bisserula</i> f. <i>pacifica</i> (Bory) Grun. <sup>(c)</sup>	Bory 1828 p. 123	PC AB14917	syntype	Chile
<i>S. pacificum</i> Bory	<i>S. bisserula</i> f. <i>pacifica</i> (Bory) Grun. <sup>(c)</sup>	Bory 1828 p. 123	not found	syntype	Tahiti & Port Praslin
<i>S. sociale</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	<i>S. vulgare</i> var. <i>socialis</i> Grun.	Setchell 1926 p. 95	PC AB15089, 15090	voucher	Tahiti, FP
<i>S. sociale</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	<i>S. vulgare</i> var. <i>socialis</i> Grun.	N <sup>o</sup> Yeurt and Payri 2006	UPF 2679	voucher	Tahiti, FP
<i>S. swartzii</i> C. Ag. <sup>(c)</sup>	<i>S. acutifolium</i> Grev.	Bory 1828 p. 126	PC TA8578	voucher	Tahiti, FP
<i>S. swartzii</i> C. Ag. <sup>(c)</sup>	<i>F. swartzii</i> Turn.	C. Agardh 1820 p. 11	LD 2378	Lectotype	India
<i>S. vulgare</i> var. <i>mangarevense</i> Grun.	<i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	Grunow 1916a p. 44	not found	type	Mangareva, FP
<i>S. vulgare</i> var. <i>socialis</i> Grun.	<i>S. sociale</i> (Grun.) Setch. <sup>(c)</sup>	Grunow 1916a p. 44	not found	type	Tahiti, FP
<i>S. tahitense</i> Grun. <sup>(c)</sup>	<i>S. cheirifolium</i> var. <i>tahitensis</i> Grun.	Grunow 1916b p. 177	W 737	voucher	Tahiti, FP
<i>S. tahitense</i> Grun. <sup>(c)</sup>	<i>S. cheirifolium</i> var. <i>tahitensis</i> Grun.	Setchell 1926 p. 97	PC AB15148	voucher	Tahiti, FP

<sup>(c)</sup> current names according to Silva et al. (1996) and Guiry and Guiry (2007); FP: French Polynesia.

**Table III.13.** *Sargassum* voucher specimens from French Polynesian neighbouring regions, with identifications.

Locality	Coll.	Date	Herbarium Ref.	Epithet in source	Source or Det.	Epithet in this study
Cook Is., Rarotonga	Dickie	1884?	BM00077087 <sup>(v)</sup>	<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	Dickie 1877	<i>S. pacificum</i> <sup>(a)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Dickie	1884?	BM00077084-86 <sup>(v)</sup>	<i>S. vulgare</i> C. Ag. <i>nom illeg.</i>	Dickie 1877	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Cook Is., Rarotonga	N'Yeurt	1999	SAP084973 <sup>(v)</sup>	<i>S. soctale</i> (Grun.) Setch.	Stiger et al. 2003	<i>S. pacificum</i> <sup>(a)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Passfield	1999	UPF 1032, 1033	<i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch.	A. N'Yeurt	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(a)</sup>
Cook Is., Rarotonga	N'Yeurt	1999	SUVA-A 5152	<i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch.	A. N'Yeurt	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Passfield	1999	SUVA-A 5189	<i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch.	A. N'Yeurt	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Parks	1929	SUVA-A 7211	<i>S. polycystum</i> C. Ag.	W.A. Setchell	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Parks	1929	SUVA-A 7203, 7208	<i>S. sp</i>	W.A. Setchell	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Parks	1929	SUVA-A 7207, 7212	<i>S. sp</i>	W.A. Setchell	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	Passfield	1999	SUVA-A 5151	<i>S. sp.</i>	A. N'Yeurt	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	N'Yeurt	1999	SUVA-A 5153, 5154	<i>S. sp.</i>	A. N'Yeurt	<i>S. pacificum</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	N'Yeurt	1999	SUVA-A 5155, 5190	<i>S. sp.</i>	A. N'Yeurt	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Cook Is., Rarotonga	N'Yeurt	1999	SUVA-A 5188	<i>S. sp.</i>	A. N'Yeurt	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Pitcairn Is.	Randall	1970	Tsuda 1976a p. 331 <sup>(v)</sup>	<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	Tsuda 1976a p. 328	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Pitcairn Is.	Taylor	1978	BISH519868	<i>S. oligocystum</i> Mont.	I.A. Abbott	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Pitcairn Is.	Womersley	1948	BM000841275	<i>S. sp</i>	H.B.S. Womersley	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(a)</sup>
Pitcairn Is.	Womersley	1948	BM000841272	<i>S. sp</i>	H.B.S. Womersley	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Pitcairn Is.	Starmer	1997	UPF636, 637, 639	<i>S. sp</i>	A. N'Yeurt	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Easter Is., Chile	Skottsberg	1917	GB 2 specimens <sup>(u)</sup>	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	Sjösted 1924 p. 311	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Easter Is., Chile	McKown	1978	BISH 688435-38 <sup>(v)</sup>	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	Santelices and Abbott 1987	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Easter Is., Chile	Pang	1998	BISH 683403 <sup>(v)</sup>	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	Santelices and Abbott 1987	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Easter Is., Chile	Santelices	1981	BISH 688466 <sup>(v)</sup>	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	Santelices and Abbott 1987	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Easter Is., Chile	Fuentes	1911	UC 1840352	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	M.E. Ramirez	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Easter Is., Chile	Torres-Mura	2005	SGO 2 specimens	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	M.E. Ramirez	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Easter Is., Chile	Stehberg	2005	SGO 2 specimens	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	M.E. Ramirez	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Easter Is., Chile	Agassiz	1904	FH, Albatross exp.	<i>S. sp</i>	anonymous	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Easter Is., Chile	Agassiz	1904	FH, Albatross exp.	<i>S. sp</i>	anonymous	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(a)</sup>
Easter Is., Chile	Randall	1969	SUVA-A 6707, 6799	<i>S. sp</i>	anonymous	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Chile, Concepcion	D'Urville	1825	PC AB14917 <sup>(u)</sup>	<i>S. pacificum</i> Bory	Bory 1828 p. 123	<i>S. pacificum</i> <sup>(b)</sup>
Chile, Concepcion	D'Urville	1825	PC TA8144 <sup>(v)</sup>	<i>S. acinaria</i> (Turn.) C.Ag. <i>nom illeg.</i>	Bory 1828 p. 126	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Chile, Concepcion	D'Urville	1825	PC TA8144 <sup>(u)</sup>	<i>S. divaricatam</i> var. <i>chilensis</i> Grun.	Grunow 1916 p. 166	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Peru, Lobos de afuera	Coker exp.	1907	NY00922205,06 <sup>(v)</sup>	<i>S. pacificum</i> Bory	Howe 1914 p. 66	<i>S. pacificum</i> <sup>(a)</sup>
Peru, Bay of Ferrol	Coker exp.	1907	NY00922212,13 <sup>(v)</sup>	<i>S. pacificum</i> Bory	Howe 1914 p. 66	<i>S. pacificum</i> <sup>(a)</sup>
Hawaïi, Oahu	Matsui	1966	BISH 509921 <sup>(u)</sup>	<i>S. hawaiiensis</i> Doty & Newh.	Doty and Newh. 1966 p. 144	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaïi, Neker Is.	Moffitt	2001	BISH 700803,4	<i>S. hawaiiensis</i> Doty & Newh.	I.A. Abbott	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaïi, Oahu	Hb. Binder	<1848	LD 2810, 2811 <sup>(u)</sup>	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag.	J. Agardh	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaïi, Neker Is.	Cromwell exp.	1997	BISH 700818, 19	<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	I.A. Abbott	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(a)</sup>
Hawaïi, Oahu	Kurihara	2006	IRD-A 1542	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaïi, Maui	Sauvage	2007	IRD-A 1537, 1543	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>

Hawaii, Molokai	Sauvage	2007	IRD-A 1538	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Ho'Okena	Sauvage	2007	IRD-A 1539, 1540	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Lanai	Sauvage	2007	IRD-A 1541	<i>S. sp</i>	T. Sauvage	<i>S. obtusifolium</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Oahu	Hb. Binder	<1848	LD 2392, 2389 <sup>(1)</sup>	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	J. Agardh	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Oahu	Oguri	1960	BISH 523564	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	M. S. Doty	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(a)</sup>
Hawaii, Oahu	Sauvage	2006	Sh#1466	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag.	A. Sherwood	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Maui	Sauvage	2007	IRD-A 1547-1549	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Oahu	Sauvage	2006/7	IRD-A 1552-1555	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Lanai	Sauvage	2007	IRD-A 1544	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Ho'Okena	Sauvage	2007	IRD-A 1545	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Mahukona	Sauvage	2007	IRD-A 1546	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Molokai	Sauvage	2007	IRD-A 1550	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>
Hawaii, Kawai	Conklin	2007	IRD-A 1551	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	T. Sauvage	<i>S. echinocarpum</i> <sup>(b)</sup>

For convenience, authorities have been contracted. <sup>(a)</sup>, identified from a good quality scan of the specimen; <sup>(b)</sup>, identified through direct examination of the specimen; other specimens could not be studied here. <sup>(p)</sup>, identified from a photograph published by Tsuda (1976a p. 331); <sup>(1)</sup>, type specimen; <sup>(v)</sup>, voucher specimen.



**Table III.14.** Morphological description of morphotypes (SML, SMB, SMRP, SAR) with their distribution in French Polynesia and their systematic position.

	SML	SMB	SMRP	SAR
<i>Morphotype</i> <sup>(a)</sup>	Society Archipelago	Society Archipelago	Austral Archipelago	Austral & Gambier Archipelagos
<i>Distribution</i>	forming patches in the lagoon, on coral heads	growing on the outer part of the barrier reef	forming dense beds down to 20 m deep	growing on coastal or fringing reef flats
<i>Habitat</i>	35	71	29	7
<i>No of specimens</i>	cylindrical	cylindrical	cylindrical	flattened
<i>Axis</i>				
<i>Leaves</i>				
General shape	oval simple, sometimes bifid thin	oblong simple, sometimes bifid thin	linear simple or divided up to 4 times thin	oblong simple coriaceous
Mean length/width	25/4.5 mm	28/4 mm	40/3 mm	30/6 mm
Midrib	percurrent	percurrent	percurrent	disappearing halfway to the apex
Margin	mostly serrate	undulate or serrate	deeply serrate	coarsely dentate sometimes double
Base	rounded or cuneate-asymmetrical	rounded or cuneate-asymmetrical	narrow and cuneate-asymmetrical	cuneate and asymmetrical
Apex	round or acute	round or acute	acute	obtuse or acute
cryptostomata				
side of the midrib	dispersed, rarely aligned	mostly aligned on each side of the midrib	mostly aligned on each	mostly aligned on each
<i>Vesicles</i>				
Shape	spherical or oval smooth or with a simple mucro	mostly oval smooth or with a simple or foliar mucro	spherical smooth	spherical or oval with a simple or crown-like mucro
mean diameter	pedicel long mostly terete 3 to 4 mm	pedicel long often leaf-like 3 to 4 mm	pedicel long and terete 3 to 4 mm	pedicel short and flattened up to 5 mm
<i>Receptacles</i>				
Shape	cylindrical-lanceolate	cylindrical-lanceolate	lanceolate and short (♀) or cylindrical and slim (♂)	glomerulate and flattened
Mean length	smooth 3 to 8 mm	smooth or with rare spines 3 to 7 mm	smooth 5 (♀) to 12 (♂) mm	bearing coarse spines about 5 mm
Reproduction	monoecious	monoecious	dioecious	monoecious
<i>Systematic position</i>				
Section	<i>Malacocarpicace</i>	<i>Malacocarpicace</i>	<i>Malacocarpicace</i>	<i>Acanthocarpicace</i>
Species	<i>S. pacificum</i>	<i>S. pacificum</i>	<i>S. obtusifolium</i>	<i>S. echinocarpum</i>
Clade (Fig. III.14)	M	M	M	A

<sup>(a)</sup> Only selected morphological characters relevant for discrimination between French Polynesian *Sargassum* species are listed.

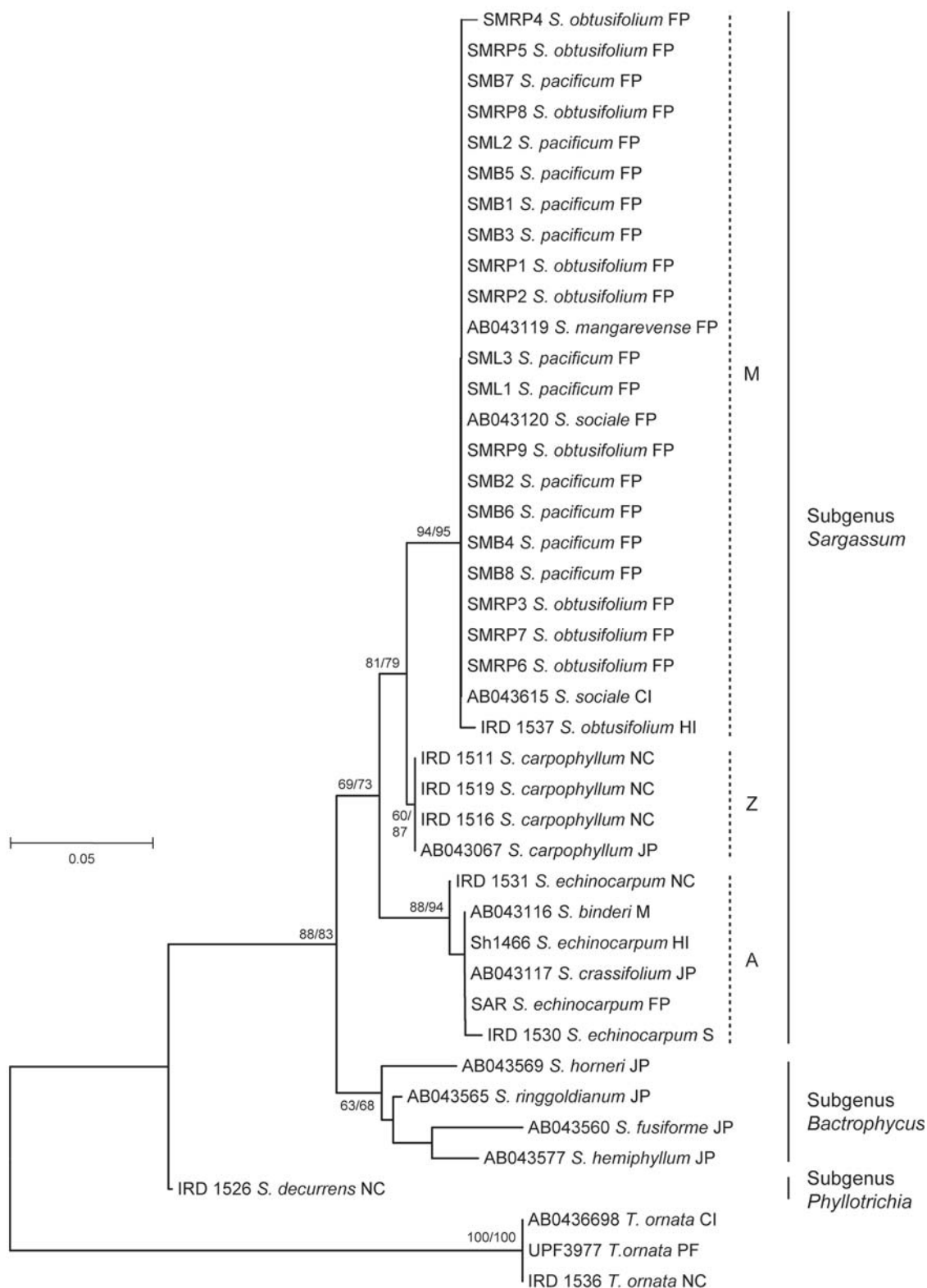
present on the barrier reef) were significantly longer and more slender ( $p < 0.005$ ) than those of SML (*Sargassum Malacocarpicae* Lagoon) (mainly found in the lagoon) whereas vesicles and receptacles were not significantly different ( $p > 0.05$ ). These morphotypes fitted the description of *S. mangarevense* (Grunow) Setchell and *S. sociale* (Grunow) Setchell, respectively, leading us to consider them separate at first. The two other morphotypes were collected in the Austral Archipelago and belonged to *Sargassum* section *Malacocarpicae* from Rapa Island (SMRP, *Sargassum Malacocarpicae* Rapa) and to *Sargassum* section *Acanthocarpicae* from Raivavae Island (SAR, *Sargassum Acanthocarpicae* Raivavae). The *Malacocarpicae* morphotype SMRP, restricted to Rapa Island was distinguished from SML and SMB by its significantly more elongated and narrow leaves ( $p < 0.005$ ), its larger vesicles ( $p < 0.005$ ), longer receptacles ( $p < 0.005$ ), and its different reproductive strategy. Whereas SML and SMB were monoecious (male and female conceptacles within the same receptacle), SMRP was always dioecious (distinctive male and female receptacles present on separate thalli). The *Acanthocarpicae* morphotype SAR, restricted to the Austral and Gambier Archipelagos, was easily distinguished from the other morphotypes because of the leather-like texture of leaves and spiny receptacles. Apart from these specimens, one (UPF2304) which lacked key identification characters (i.e. vesicles and receptacles) could not be confidently assigned to any of the 4 morphotypes and was not considered.

### ***Molecular analyses***

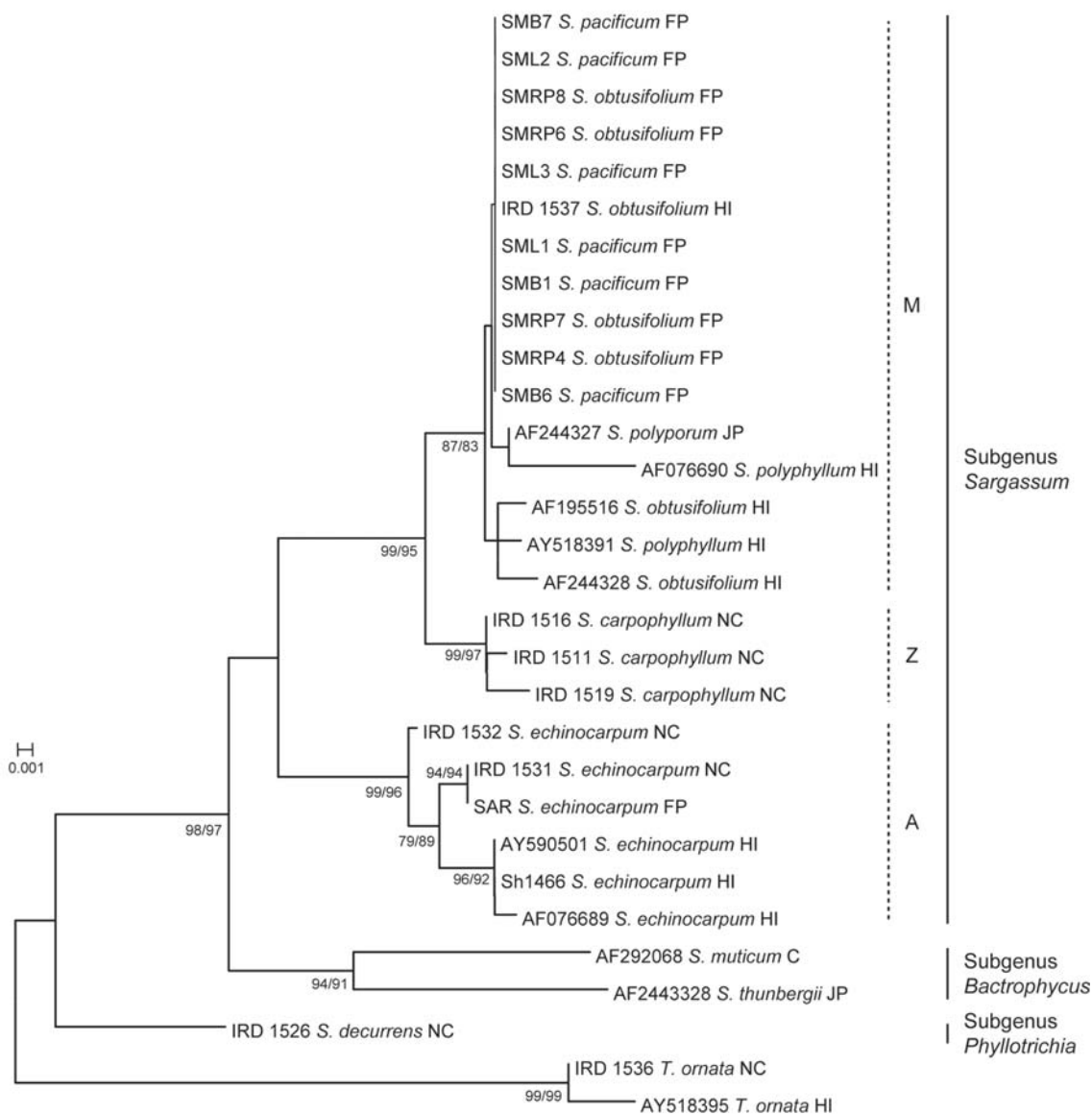
A total of 42 *ITS-2* and 30 partial *rbcLS* sequences, including GenBank data, were aligned. New sequences were submitted to GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) and are listed in Table III.10 with their accession numbers. Total length of *ITS-2* sequences were 571 bp including gaps. The partial *rbcLS* sequences included 513 bp of the flanking *rbcL*, the complete spacer (155 bp) and 67 bp of the flanking *rbcS* for a total length of 735 bp. NJ, MP and ML analyses produced similar tree topologies for both markers with three well-supported clades (Figs III.12 and III.13) representing the 3 subgenera *Phyllotrichia* (1 specimen for each marker), *Bactrophyucus* (4 and 2 specimens for *ITS-2* and partial *rbcLS*, respectively) and *Sargassum* (34 and 25 specimens for *ITS-2* and partial *rbcLS*, respectively). Within the subgenus *Sargassum*, three monophyletic clades, supported by bootstrap values above 60 and 87 for *ITS-2* and partial *rbcLS*, respectively, represented the 3 sections of the subgenus *Sargassum*, i.e. *Acanthocarpicae*, *Zygocarpicae* and *Malacocarpicae*. The morphotype SAR grouped within the *Acanthocarpicae* clade with sequences for *S. echinocarpum* from Hawaii, New Caledonia and Solomon Islands as well as GenBank sequences for *S. binderi*<sup>7</sup> Sonder from Malaysia and *S. crassifolium*<sup>8</sup> J. Agardh from Japan in the *ITS-2* analyses; it also grouped with *S. echinocarpum* from Hawaii and New Caledonia in the partial *rbcLS* analyses (Fig. III.13). Morphotypes SMB, SML and SMRP grouped within the *Malacocarpicae* clade with *S. obtusifolium* from Hawaii and GenBank

<sup>7</sup> *S. binderi* Sond. = *S. aquifolium* (Turn.) C. Ag. (cf. chapitre III.2.2.)

<sup>8</sup> *S. crassifolium* J. Ag. = *S. aquifolium* (Turn.) C. Ag. (cf. chapitre III.2.2.)



**Fig. III.12.** NJ tree based on *ITS-2* alignment, Bootstrap for 1000 replicates calculated with NJ/MP methods, Root: *T. ornata*. A, *Acanthocarpicae*; M, *Malacocarpicae*; Z, *Zygocarpicae*. CI, Cook Islands; FP, French Polynesia; HI, Hawaiian Islands; JP, Japan; M, Malaysia; NC, New Caledonia; S, Solomon Islands.



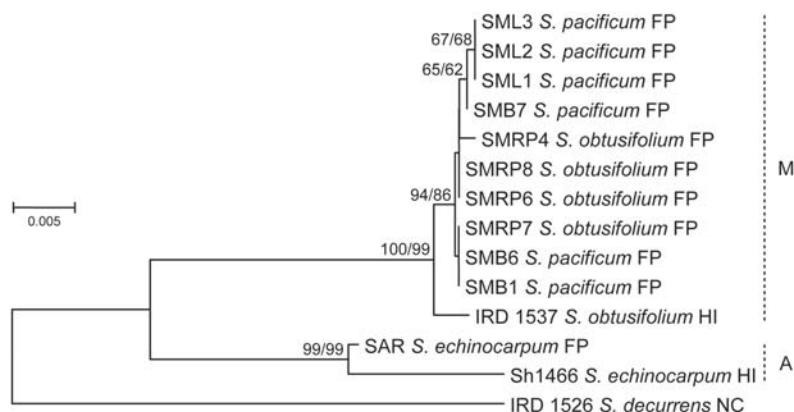
**Fig. III.13.** NJ tree based on partial *rbcLS* alignment, Bootstrap for 1000 replicates calculated with NJ/MP methods, Root: *T. ornata*. A, *Acanthocarpicae*; M, *Malacocarpicae*; Z, *Zygo carpicae*. C, China; FP, French Polynesia; HI, Hawaiian Islands; JP, Japan; NC, New Caledonia.

*ITS-2* sequences for *S. sociale* from Cook Islands or partial *rbcLS* sequences for *S. polyporum* Montagne and *S. polyphyllum* J. Agardh from Hawaii (Figs. III.12 and III.13).

Mitochondrial *cox3* sequences were 493 bp in length and similarity indices between sequences ranged from 0.989 to 1. With only one *Sargassum cox3* sequence available in GenBank (*S. filicinum* Harvey, *Bactrophyucus* subgenus, Miller et al. 2007a) and a low sequences variability, phylogenetic analyses based on *cox3* sequences alignment were no more informative than *ITS-2* and partial *rbcLS* analyses; results are therefore not shown.

The phylogenetic tree built using NJ, MP and ML analyses on concatenated *ITS-2*+partial *rbcLS*+*cox3* sequences alignment, included a total of 1722 bp, and yielded 2 highly supported clades (Fig. III.14). Morphotype SAR grouped with *S. echinocarpum* from Hawaii; this clade was supported by a

bootstrap value of 99 with a similarity index of 0.984 between the two sequences. All *Malacocarpicae* specimens from French Polynesia and Hawaii were included within a highly-supported clade (bootstrap value of 100). Within this clade, all French Polynesian *Malacocarpicae* morphotypes pooled together (bootstrap value of 94) as a sister group of *S. obtusifolium* from Hawaii. Some subclades were present, but not highly supported. Similarity indices between concatenated sequences of French Polynesian *Malacocarpicae* and *S. obtusifolium* from Hawaii ranged from 0.991 to 0.994 whereas within French Polynesia *Malacocarpicae* indices ranged between 0.996 and 1.



**Fig. III.14.** NJ tree based on concatenated *ITS-2*+partial *rbcLS*+*cox3* alignment, Bootstrap for 1000 replicates calculated with NJ/MP methods, Root: *S. decurrens*. A, *Acanthocarpicae*; M, *Malacocarpicae*. FP, French Polynesia; HI, Hawaiian Islands; NC, New Caledonia.

## DISCUSSION

### *French Polynesian species identification*

Using molecular markers it appears clear that the morphotypes SML and SMB originally considered as *S. mangarevense* and *S. sociale*, respectively, belong to the same species. The morphotypes SML occur mostly in shallow waters of the inner lagoon and SMB occupies more exposed outer reef habitats. Therefore, these two entities could represent opposite ends of the same species' morphological *continuum* and the significant difference observed in leaf dimensions could be interpreted as ecophenotypic variants or ecads. The analysis of type specimens (Table III.12), along with the above discussion and molecular analyses, led us to identify SML and SMB as *S. pacificum* which encompasses morphological characters displayed by both morphotypes. Consequently, we believe *S. mangarevense* and *S. sociale* should be placed in synonymy with the earlier described *S. pacificum* (Table III.15).

The *Malacocarpicae* morphotype SMRP, restricted to the Austral Archipelago, could fit both *S. obtusifolium* J. Agardh (J. Agardh 1848, p. 339) and *S. hawaiiensis* Doty and Newhouse (1966, p. 144) diagnoses. An in depth study of diagnoses, type specimens (Table III.12) and specimens from the type

**Table III.15.** Proposed synonymies with type specimens and related publication details

Current epithet	synonymy	Herbarium references	Geographic origin	Source
<i>S. pacificum</i> Bory	<i>S. cheirifolium</i> (Kütz.) var. <i>tahitense</i> Grun.	W 737 <sup>(t)</sup>	Tahiti	Grunow 1874 p. 28
Bory, 1828 p. 123-124	<i>S. bissernula</i> J. Ag. f. <i>pacifica</i> (Bory) Grun.	not found	Tahiti	Grunow 1915 p. 416
Lectotype: PC-AB14917	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag. var. <i>boraborensis</i> Grun.	W 2503 <sup>(t)</sup>	BoraBora & Tahiti	Grunow 1916a p. 30
Syntype localities:	<i>S. bacciferum</i> J. Ag. var. <i>latuscula</i> Grun.	not found	Tahiti	Grunow 1916a p. 36
Conception, Chile Tahiti,	<i>S. vulgare</i> var. <i>mangarevensis</i> Grun.	not found	Mangareva	Grunow 1916a p. 44
Port Praslin	<i>S. vulgare</i> var. <i>socialis</i> Grun.	not found	Tahiti	Grunow 1916a p. 44
	<i>S. tahitense</i> Grun.	W 737 <sup>(t)</sup>	Tahiti	Grunow 1916b p. 177
	<i>S. boraborensis</i> (Grun.) Setch.	PC AB14314 <sup>(v,s)</sup>	Tahiti	Setchell 1926 p. 94
	<i>S. sociale</i> (Grun.) Setch.	PC AB15089, 15090 <sup>(v,s)</sup>	Tahiti	Setchell 1926 p. 95
	<i>S. mangarevensis</i> (Grun.) Setch.	PC AB14840 <sup>(v,s)</sup>	Tahiti	Setchell 1926 p. 96
<i>S. obtusifolium</i> J. Agardh	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag. var. <i>chamberlainii</i> Grun. <sup>(m)</sup>	not found	Hawaii	Grunow 1916a p. 29
J. Agardh, 1848 p. 339	<i>S. obtusifolium</i> J. Ag. var. <i>lendigeroides</i> Grun. <sup>(m)</sup>	not found	Hawaii	Grunow 1916a p. 29
Isolectotypes: LD#2810,11	<i>S. divaricatum</i> Grev. var. <i>chilensis</i> Grun.	PC TA8144 <sup>(t)</sup>	Chile	Grunow 1916b p. 166
Type locality: Oahu, Hawaii	<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	GB 2 specimens <sup>(t)</sup>	Easter Is.	Sjöstedt 1924 p. 311
	<i>S. hawaiiensis</i> Doty & Newh.	BISH 509921 <sup>(t)</sup>	Hawaii	Doty & Newhouse 1966 p. 144

<sup>(t)</sup>, type specimen; <sup>(v)</sup>, voucher specimen, <sup>(s)</sup> Setchell deposited vouchers in several herbarium, we examined specimens kept in PC, C, BM, BISH and UC, <sup>(m)</sup>, synonymies previously proposed by Magruder (1988).

locality (Table III.13) along with Magruder's (1988 p. 71-79) well documented morphological study on both Hawaiian species led us to consider *S. hawaiiensis* as a synonym of the earlier described *S. obtusifolium* (Table III.15). In addition, all molecular analyses underlined the closeness of morphotypes SMRP to *S. obtusifolium* specimens from the type locality.

The *Acanthocarpicae* morphotype SAR fitted the diagnosis of *S. echinocarpum* J. Agardh (1848, p. 327). Vouchers from Rapa (Austral Archipelago) and Mangareva (Gambier Archipelago) were similar to syntype specimens (Table III.12) and specimens from the type locality (Table III.13). The assignment of morphotype SAR to *S. echinocarpum* was further confirmed by molecular analyses which always grouped SAR with specimens of this species including one from its type locality (Hawaii). The occurrence of this species was previously suggested by N'Yeurt and Payri (2006, p. 138) and the examination of their voucher specimens (Table III.12) confirmed their tentative identification.

Specimen UPF2304 from Rapa could not be assigned to any of the four French Polynesian morphotypes because of its highly divided leaves. *Sargassum howeanum* Lucas is the morphologically closest species we could relate it to through the analyses of Lucas' diagnosis (1935, p. 207) and the holotype specimen (NSW 288857). However, because this specimen is unique and lacks any vesicles and receptacles, it could not be conclusively identified. Unfortunately, DNA could not be extracted and no molecular analysis could be done to help its identification. More field sampling is necessary to confirm the presence of this entity in French Polynesia.

A key for identification, morphological descriptions and figures illustrating the polymorphy of the three French Polynesian *Sargassum* subgenus *Sargassum* species are given after the discussion in this paper.

#### ***Contribution of molecular analyses to species boundaries understanding***

All molecular analyses produced well-supported clades corresponding to sections *Acanthocarpicae* and *Malacocarpicae*. These analyses sustained SML and SMB as belonging to the same species and confirmed SAR identification to *S. echinocarpum*.

However, the low molecular polymorphism observed between *S. pacificum* (SML, SMB) and *S. obtusifolium* (SMRP), even with concatenated sequence analyses, provided limited insight into the species boundaries. These results seem to imply they may be conspecific. Moreover, *ITS-2* and concatenated phylograms show *S. obtusifolium* from Hawaii as a sister species of the complex *S. pacificum-obtusifolium* from French Polynesia. Nevertheless, we maintain both species apart since they are morphologically different, especially with regard to leaf shape (oval to oblong and never divided vs. oblong to linear and often divided, respectively) and in accordance with Mayr's species concept (Mayr 1963) relating to their different reproductive systems (monoecious vs. dioecious, respectively) and parapatric situation (distant archipelagos). A similar scenario is encountered with closely-related species *Fucus spiralis* Linnaeus (monoecious) and *F. vesiculosus* Linnaeus (dioecious)

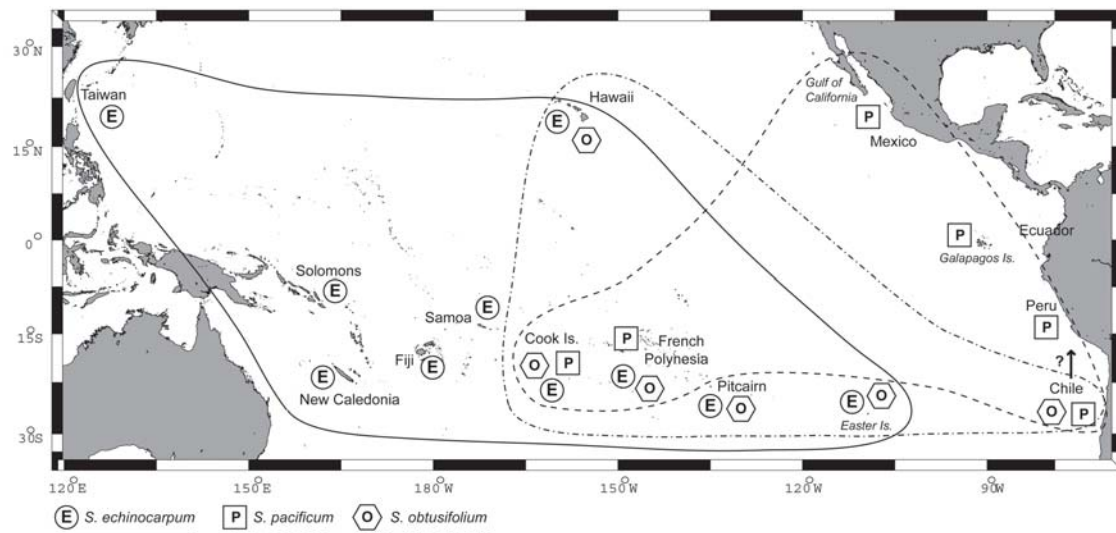
(Serrão et al. 1999). According to Engel et al. (2005), even if natural hybridization occurs between the two species when they are sympatric, their divergent reproductive systems probably maintain species integrity. Species concepts are still not well defined today (Hey 2006) especially since it depends on which taxa are considered and their particular observable characters (Manhart and McCourt 1992). In the taxonomy of *Sargassum*, along a *continuum* of morphological features, species boundaries are sometimes unclear. The use of genetic characters could help to resolve morphology taxonomic difficulties, however the limitations of their interpretation are still not well understood and it is difficult to tell to what extent molecular data provide diagnostic characters for species identification. Therefore, in the present study, weight has been given to the results of morphological analyses. Molecular analyses gave insights into the close phylogenetic relationship between *S. pacificum* and *S. obtusifolium* and provided information to support *S. echinocarpum* identifications by comparison to sequences of specimens from the type locality and other sites.

#### ***Learning from previous records and new insights from recent collections***

According to available literature and collections (ancient or recent), the genus appears to be well represented in the Society, Australs and Gambier Archipelagos while it is absent from the Tuamotu and Marquesas Archipelagos. The numerous studies conducted in the Tuamotus underline the absence of *Sargassum* in these atolls (N'Yeurt and Payri 2006, 2007); while further investigations are needed for the Marquesas to conclude on the status of the genus in this archipelago.

The results of morphological and DNA analyses on recent collections did not corroborate previous records. Existing works list 14 *Sargassum* taxa, that exhibit a low morphological variability per species, but this interpretation is based on no more than 20-30 specimens (Table III.12). Conversely, the study of large recent collections from French Polynesia (142 specimens), including previously unsampled localities (Austral Archipelago), led us to conclude that the region has fewer taxa with a higher intra-taxon morphological variability. Previous records were revised considering these data and thorough study of diagnoses and type specimens or vouchers. Subsequently, several similarities were stressed leading us to consider new synonymies (Table III.15). Accordingly, *S. pacificum* Bory de Saint-Vincent (Bory 1828) must be reinstated (see taxonomic notes later in this paper) and taxa described from French Polynesia by Grunow (1874, 1915, 1916a,b) are transferred to this taxon as heterotypic synonym (Table III.15). In addition, taxa attributed to French Polynesia by Bory (1828, p. 125-129: *S. droserifolium* Bory, *S. granuliferum* C. Agardh and *S. swartzii* C. Agardh), Montagne (1845 p. 69: *S. cymosum* C. Agardh) or Grunow (1916a, p. 36: *S. bacciferum* (Turner) C. Agardh var. *chamissonis* (Kützing) C. Agardh and *S. bacciferum* var. *latiuscula* Grunow) were, in our opinion, misidentified and are *S. pacificum*. The record of *S. obtusifolium* from Tahiti (Society Archipelago) by Grunow (1868, p. 57) remains questionable since it was not collected again from this locality. Considering the absence of description (Grunow 1868, p. 57) and voucher specimen we cannot confidently conclude on this record status.





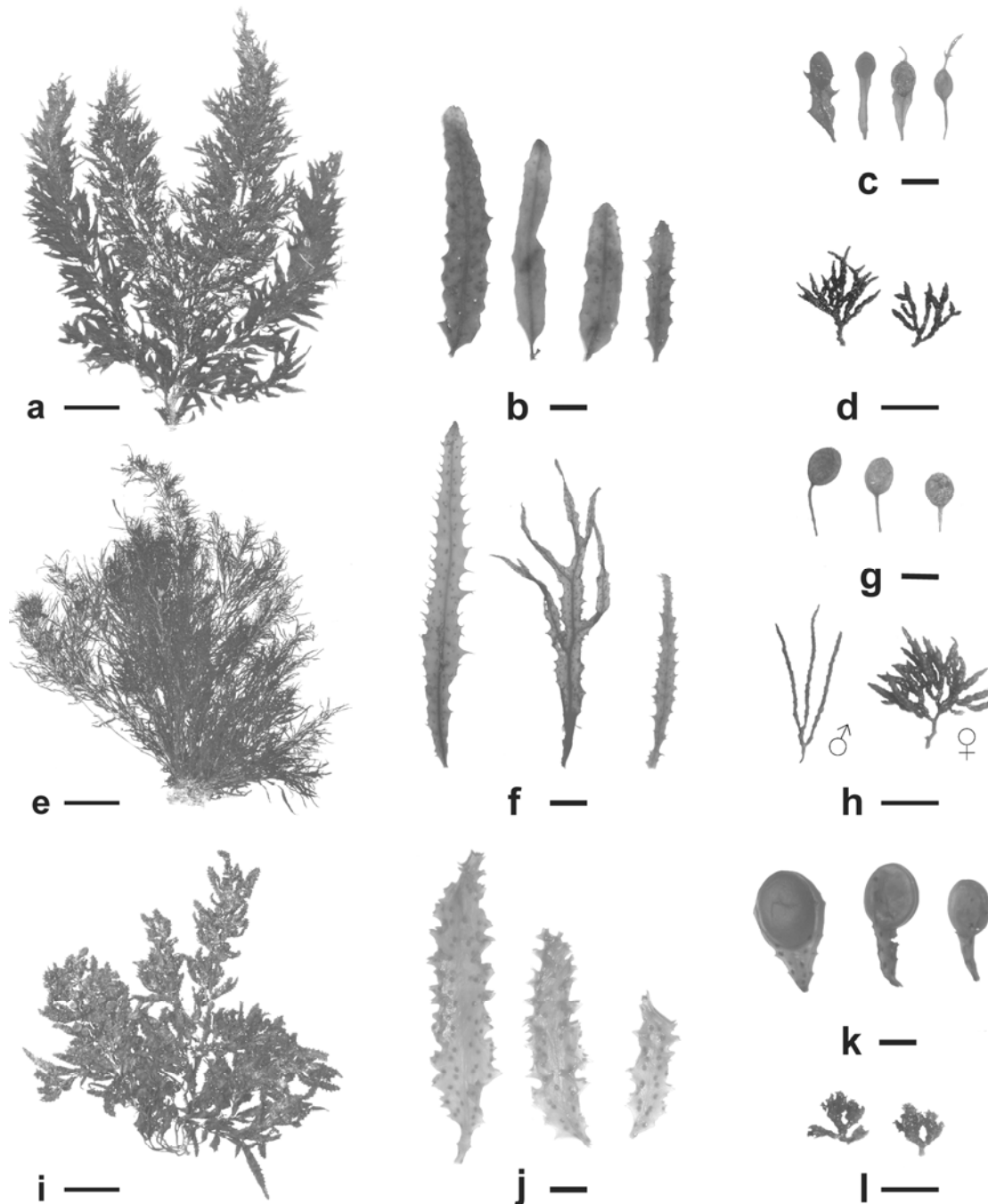
**Fig. III.15.** Pacific distribution and species boundaries for French Polynesian *Sargassum*.

### ***Sargassum* distribution patterns at the south-eastern Pacific scale**

Learning from French Polynesian species revision, we re-assessed available herbarium collections and literature and we propose a revised species list for central and eastern Pacific localities (Table III.13). Consequently, *S. skottsbergii* Sjöestedt described from Easter Island, *S. divaricatum* Greville var. *chilensis* Grunow described from Chile, *S. obtusifolium* J. Agardh f. *chamberlainii* Grunow and *S. obtusifolium* J. Agardh f. *lendigeroides* Grunow both described from Hawaii should be regarded as synonyms of *S. obtusifolium* J. Agardh (Table III.15). On the basis of the revised species list for Hawaii, Cook Islands, Pitcairn Island, Easter Island and the continental coasts of Chile and Peru (Table III.13) and literature for Fiji (N'Yeurt et al. 1996, South and Skelton 2003) and Samoa (Skelton and South 1999, 2000, 2004), French Polynesian *Sargassum* species display contrasting distribution patterns in the Pacific (Fig. III.15). Thus, *S. pacificum* and *S. obtusifolium* seem to be restricted to the central-eastern part of the Pacific whereas *S. echinocarpum* is absent from the east Pacific coast of America but is widely distributed from the central Pacific (Fig. III.15) to the western Pacific (Taiwan: Yamada 1950; Solomon Islands: Womersley and Bailey 1970, pers. obs.; New Caledonia: Garrigue and Tsuda 1988, pers. obs.). The occurrence of *S. obtusifolium* and *S. echinocarpum* in the wider Pacific region leads to reconsider their Hawaiian endemic status previously proposed by Phillips (1995) and Abbott and Huisman (2004). Biogeographical affinities between French Polynesia and the Hawaiian Islands have been recognised for French Polynesian Chlorophyceae (N'Yeurt and Payri 2007) and Phaeophyceae (N'Yeurt and Payri 2006) sharing respectively 56% and 60 % of their biodiversity with the Hawaiian Islands.

We believe that *Sargassum* floras from the east Pacific coast of America (especially Gulf of California and Galapagos Islands) need to be re-examined before a better understanding of *Sargassum* species distribution in the eastern Pacific. Moreover, the presence of *Sargassum* along the continental coast of Chile is questionable because no *Sargassum* was collected since Dumont d'Urville in 1823 from

Conception (Bory 1828, Ramirez and Santelices 1991). Dumont d'Urville's specimens could have been collected from the warmer coast of Peru (M.E. Ramirez, K. Alveal, B. de Reviere pers. com.) and the *Sargassum* species list for Chile should be limited to *S. obtusifolium* and *S. echinocarpum* from Easter Island.



**Fig. III.16.** Morphological discrimination and polymorphism in the three French Polynesian *Sargassum* species; a-d: *Sargassum pacificum* (UPF 3974): thallus (a), leaves (b), vesicles (c) and bisexual receptacles (d); e-h: *S. obtusifolium* (UPF 2664): thallus (e), leaves (f), vesicles (g) male and female receptacles (h); i-l: *S. echinocarpum* (UPF 743): thallus (i), leaves (j), vesicles (k) and bisexual receptacles (l). Scale bars: thallus = 5 cm, details = 5 mm.

**Key to species identification within the genus *Sargassum*, subgenus *Sargassum* in French Polynesia**

- 1. Axes slightly flattened, leaves coriaceous, receptacles spiny ..... *S. echinocarpum*
- 1. Axes cylindrical, leaves thin, receptacles smooth ..... 2
- 2. Leaves ovate to lanceolate, simple, receptacles bisexual ..... *S. pacificum*
- 2. Leaves oblong to linear, simple or divided up to 4 times, receptacles unisexual ..... *S. obtusifolium*

***S. pacificum* Bory de St-Vincent**

(Fig. III.16, a-d)

*Classification:* subgenus *Sargassum*, section *Malacocarpicae*.

*Original description:* Bory de Saint-Vincent 1828, p. 123-124.

*Syntype localities:* Chile, Tahiti, Port Praslin (Pacific Ocean).

*Type specimen:* Lectotype from Concepcion, Chile; PC- AB14917 (lectotypified by Howe 1914 p. 66).

*Synonyms:* synonymies are recorded in Table III.15.

*References for French Polynesia:* Bory de Saint-Vincent 1928 as *S. swartzii*, Grunow 1974 as *S. cheirifolium* var. *tahitense*, Grunow 1915 as *S. bisserula* f. *pacifica*, Grunow 1916 as *S. tahitense*, *S. obtusifolium* var. *boraboreense*, *S. vulgare* var. *mangarevensis*, *S. vulgare* var. *socialis*, *S. bacciferum* var. *latiuscula*, *S. bacciferum* var. *chamissonis*, Setchell 1926 as *S. boraboreense*, *S. sociale*, *S. mangarevense* and *S. tahitense*.

*Other references:* Grunow 1915, Setchell and Gardner 1924, Setchell 1937, Dawson et al. 1964, Taylor 1945, Ramírez and Santelices 1991, Silva et al. 1996.

*Geographical distribution:* Eastern Pacific Ocean (tropical and sub-tropical).

*Habitat:* In French Polynesia this species is found in the Society Archipelago where it grows in shallow waters to 1 m deep in the lagoon, in sheltered area of the fringing reef, on coral heads of the barrier reef or form dense belts on the rim margin in exposed area of the reef flat.

*French Polynesian representative material:* UPF 2751, 2763, 2766, 2770, 2774, 3978, 3980, 3987, 3997, 3998.

*Morphology:* Thallus overall shape ovate; holdfast coalescent and flat; main axes cylindrical and warty; secondary axes cylindrical and smooth; leaves of the lower part of the thallus olive green, oval or oblong to lanceolate (rarely linear), pedicels short, margins undulate or serrate, apex obtuse, rounded or acute, midrib percurrent, cryptostomata thin and few, randomly arranged on the surface of the leaf; leaves of the upper part of the thallus cashew brown, sessile, simple, margin undulate or serrulate to finely dentate, apex acute or rounded, rarely bifid, midrib percurrent, cryptostomata thin and randomly arranged on the surface of the leaf, sometimes in one row on each side of the midrib; vesicles spherical or oval, smooth or with a thin spine-like or leaf-like mucro, pedicels terete, thin or leaf-like with smooth or serrate margins, of the same size or longer than vesicles; receptacles monoecious (distinct male and female conceptacles in a same receptacle), branched, cylindrical,

lanceolate, smooth or with some rare, minute teeth-like protuberances; receptacles can be mixed with small leaves or vesicles.

*Taxonomical notes:* *Sargassum pacificum* was described by Bory de Saint-Vincent (1828, p. 123) from specimens collected by Dumont d'Urville in Tahiti (French Polynesia), Port Praslin (Papua New Guinea) and Conception (Chile) during the "Voyage autour du monde sur la Coquille (1822-1829)". Howe (1914, p. 66, 67) lectotypified the Chile specimen (PC-AB14917) but Tahiti and Port Praslin remained syntype localities (Silva et al. 1996, p. 691). Later, Grunow (1915, p. 416) examined the specimens from Tahiti and Port Praslin and renamed them *S. bisserula* J. Agardh f. *pacifica* (Bory) Grunow. Agardh J. (1848) placed *S. bisserula* in the subgenus *Sargassum* section *Acanthocarpicae* because of its extensively spiny receptacles. Our morphological examination of receptacles Bory's specimen and Grunow's diagnose clearly placed Grunow's taxon in the subgenus *Sargassum* section *Malacocarpicae*. As a consequence, we believe the combination made by Grunow (*S. bisserula* f. *pacifica*) is superfluous. Beside, since Conception is an uncertain collection locality (see discussion) and the presence of *S. pacificum* in Tahiti was verified, we recommend the last should be considered as the correct type locality.

### ***S. obtusifolium* J. Agardh**

(Fig. III.16, e-h)

*Classification:* subgenus *Sargassum*, section *Malacocarpicae*.

*Original description:* J. Agardh, 1848, p. 339.

*Type locality:* Oahu, Hawaii.

*Type specimens:* Lectotype and isolectotype: LD Hb. Ag. #02810, #02811 second series.

*Synonyms:* synonymies are recorded in Table III.15.

*References for French Polynesia:* Grunow 1868.

*Other references:* Bory 1828 as *S. divaricatum* var *chilensis*, Montagne 1845 as *S. cymosum*, Sjöstedt 1924 as *S. skottsbergii*, Doty and Newhouse 1966 as *S. hawaiiensis*, Magruder 1988; Tsuda 1988; Abbott and Huisman 2004.

*Geographical distribution:* Eastern Pacific Ocean (tropical and sub-tropical).

*Habitat:* In French Polynesia this species forms dense beds down to 20 m depth on exposed reef shelves in the Austral Archipelago.

*French Polynesian representative material:* UPF 2261, 2662, 2666, 2620, 2631, 2636, 2638, 2372, 2647, 2693.

*Morphology:* Thallus ovate or linear; holdfast small discoid or coalescent; main axes cylindrical and warty; secondary axes cylindrical and smooth; leaves of the lower part of the thallus light brown, narrowly oblong or linear, simple or branched 1 to 4 times, margins irregularly serrate, base of leaf cuneate and narrow, apex acute, midrib thick and percurrent, cryptostomata thin and randomly arranged on the surface of the leaf or in one row on each side of the midrib when the leaf is narrow;

leaves of the upper part of the thallus acajou brown, linear, narrow, pedicel short, margins serrulate, apex acute, midrib percurrent, cryptostomata thin in one row on each side of the midrib; vesicles spherical, smooth or with a short mucro, pedicels thin, terete of the same size or longer than vesicles; receptacles dioecious; male receptacle cylindrical, long and thin, female receptacle lanceolate, branched, short and stocky.

*Taxonomical notes:* Magruder (1988) suggested choosing a lectotype among the 2 *S. obtusifolium* specimens from the designated type locality (Oahu, Hawaii) kept in the Agardh's herbarium (LD); after a thoroughly examination of both specimens, we propose LD Hb. Ag. #02811 second series, which is fertile, as the lectotype and #02810, sterile, as the isolectotype. Reproductive features of *S. obtusifolium* were never described in the literature (J. Agardh 1848, Magruder 1988, Tsuda 1988, Abbott and Huisman 2004) and our examination of several specimens from Hawaiian Islands (Table III.13) suggests it could be both monoecious and dioecious. Specimens from Rapa (Austral Archipelago) were clearly only dioecious with morphologically distinct male and female receptacles (Fig. III.16, h). Monoecy and dioecy at the intraspecific level is not well documented for the genus *Sargassum*; to our knowledge the only species displaying both strategies is *S. johnstonii* Setchell and Gardner as reported by Thivy and Chauhan (1964). However, other members of the Sargassaceae such as *Turbinaria ornata* are both monoecious and dioecious (Stiger 1997) and we believe reproductive strategies should be studied further for *Sargassum*.

### ***S. echinocarpum* J. Agardh <sup>9</sup>**

(Fig. III.16, i-l)

*Classification:* subgenus *Sargassum*, section *Acanthocarpicae*.

*Original description:* J. Agardh, 1848, p. 327.

*Type locality:* Oahu, Hawaii.

*Type specimens:* Syntypes: LD Hb. Ag. #02389 and #0292 second series.

*Synonyms:* no synonyms.

*References for French Polynesia:* N'Yeurt and Payri 2006.

*Other references:* Grunow 1915, Setchell 1935b, Womersley and Bailey 1970, Garrigue and Tsuda 1988, Magruder 1988, Abbott and Huisman 2004.

*Geographical distribution:* western and central Pacific Ocean (tropical and sub-tropical).

*Habitat:* In French Polynesia this species usually grows close to the shoreline in the Gambier and Austral Archipelagos.

*French Polynesian representative material:* UPF 736, 741, 742, 743, 779, 780, 2612, 2613, 2618, 3976.

---

<sup>9</sup> *S. echinocarpum* J. Agardh = *S. aquifolium* (Turn.) C. Ag. (cf. chapitre III.2.2.)

*Morphology*: Thallus shape irregular; holdfast discoid or conical; main axes cylindrical and warty; secondary axes slightly flattened and smooth; leaves light cashew brown, thick and leathery, oblong to lanceolate, pedicels short, apex obtuse or acute, sometimes double, margins strongly dentate, midrib thick and running to  $\frac{3}{4}$  of the length of the leaf, cryptostomata relatively large, arranged in one or more rows on each side of the midrib; vesicles spherical or ovate, smooth or with spine or crown-like mucro, pedicel slightly flattened and smooth, mostly shorter than the vesicle, receptacles monoecious (female and male conceptacles in a same receptacle) warty, branched, slightly flattened, and bearing coarse spine-like protuberances at margins or only at the apex.

*Taxonomical notes*: *S. echinocarpum* is the only representative of the section *Acanthocarpicae* in French Polynesia. Nevertheless, in their work on the marine algae of the Solomon Islands, Womersley and Bailey (1970, p. 299) referred to *S. duplicatum* Bory de Saint-Vincent (1828, p. 127) (*Acanthocarpicae*) which they proposed as a synonym of the earlier described *S. cristaefolium* C. Agardh (1820, p. 15). The type of Bory's *S. duplicatum* (PC-TA8267) was collected by Dumont d'Urville between Tahiti and New Zealand during the "Voyage autour du monde sur la Coquille (1822-1829)". Womersley and Bailey (1970) must have misinterpreted Bory de Saint-Vincent's monograph (1828) as they gave Tahiti as the type locality for *S. duplicatum*. So far, *S. cristaefolium* has never been recorded in French Polynesia.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank all collectors for providing specimens, especially T. Sauvage for Hawaiian specimens. We are grateful to P. Borsa for kindly providing access to molecular laboratory facilities at IRD-Nouméa and useful discussions. The first author would like to express her gratitude to the herbarium curators who greatly assisted in locating the specimens used for this study: U. Passauer (W), P. Lassen (LD), B. De Reviers (PC), N. Harbottle (BISH), K. A. Miller (UC), M. E. Ramirez (SGO), C. Persson (GB), R. Nielsen (C), J. Seeto (SUVA-A), J. A. Bryant (BM), G. Lewis-Gentry (FH), M. Wynne (MICH), A. Milar and G. Kraft (NSW). A.D.R. N'Yeurt, P. Bright and C. Bailey are thanked for improving the English of the manuscript and for their comments. The 2 anonymous reviewers are thanked for their valuable comments. L.M. was supported by a Province Sud (New Caledonia) Doctoral Research Scholarship. Financial support was provided by the Université de la Polynésie française, the UMR 7158 (IRD-Nouméa, New Caledonia) and the UMR6540 (COM, Marseille, France).

#### REFERENCES

[voir les références bibliographiques générales à la fin du manuscrit]

## 2.2. Révision de la diversité spécifique et distribution dans les îles du Pacifique Ouest

Les travaux présentés dans ce chapitre sont sous-presses pour la revue *Journal of Phycology*:

Mattio L., Payri CE. & Verlaque M., *sous presse*. Taxonomic revision and geographic distribution of subgenus *Sargassum* (Fucales, phaeophyceae) in the western and central Pacific islands based on morphological and molecular analyses. *J. Phycol.* 45(5).

### 2.2.1. Résumé en français

La diversité spécifique du genre *Sargassum* de la région sud du Pacifique ouest et central, en particulier des îles Salomon, du Vanuatu, des îles Fidji, et de Wallis, a été réévaluée. Cinq taxons ont été discriminés sur la base de caractères morphologiques et confirmés par des analyses moléculaires des régions nucléaire *ITS-2*, chloroplastique *RubisCO* et mitochondriale *cox3*. D'après l'étude des diagnoses originales et des spécimens types, quatre taxons ont été attribués respectivement à *S. polyphyllum* J. Agardh, *S. polycystum* C. Agardh, *S. echinocarpum* J. Agardh, *S. cristaefolium* C. Agardh alors qu'un morphotype n'a pas pu être identifié. Une clef d'identification est proposée ainsi que des descriptions détaillées et illustrées de la variabilité morphologique de ces taxons. A la lumière de ces résultats, nous proposons de considérer plusieurs taxons comme synonymes de *S. aquifolium*, *S. ilicifolium*, *S. polycystum* et *S. polyphyllum*. Cette étude inclut également une révision des flores de *Sargassum* de Samoa, Tonga et Nauru, et une discussion sur la distribution des espèces dans le Pacifique sud-ouest et central. Enfin, les phylogénies ADN ont mis en évidence la polyphylie de la section *Acanthocarpicae* et souligné la nécessité d'une nouvelle section pour classer *S. polycystum*, *S. herporhizum* Setchell et Gardner, et *S. stolonifolium* Phang et Yoshida. La nouvelle section *Polycystae* Mattio et Payri a été décrite pour accueillir les espèces du sous-genre *Sargassum* possédant des rameaux rampants analogues de stolons.

**Note.** Ce travail représente le troisième article soumis pour publication au cours de la thèse. Par conséquent il ne tient pas compte des révisions taxonomiques proposées dans les papiers soumis pour publication a posteriori. Ainsi depuis la soumission de ce manuscrit de nouvelles synonymies et des révisions de la classification ont été proposées en particulier au chapitre III.1.1. (Mattio et al. accepté b). Ces révisions sont indiquées dans le manuscrit sous forme d'une note de bas de page à la première apparition des épithètes concernées.

2.2.2. Taxonomic revision and geographic distribution of subgenus *Sargassum* (Fucales, phaeophyceae) in the western and central Pacific islands based on morphological and molecular analyses.

#### ABSTRACT

The species diversity of the subgenus *Sargassum* was re-assessed for the south-western Pacific with special focus on the Solomon Islands, Vanuatu, Fiji, and Wallis. Five taxa were recognised on the basis of morphological characters and corroborated by DNA analyses of the nuclear *ITS-2*, chloroplastic partial *rbcLS*-operon, and mitochondrial *cox3*. Based on the study of diagnoses and type specimens, four taxa were identified to *S. polyphyllum* J. Agardh, *S. polycystum* C. Agardh, *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh, and *S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh, while one taxon remained unidentified. We present a key for identification that includes detailed descriptions of the species and illustrations of their morphological variability. In light of our findings, we propose to consider several new synonymies for *S. aquifolium*, *S. ilicifolium*, *S. polycystum*, and *S. polyphyllum*. We also include a review of *Sargassum* floras from Samoa, Tonga, and Nauru and discuss species distribution in the south-west and central Pacific. Finally, DNA phylogenies pointed to the polyphyly of section *Acanthocarpicae*<sup>10</sup> and underlined the need for a new section in which to place *S. polycystum*, *S. herporhizum* Setchell et Gardner, and *S. stolonifolium* Phang et Yoshida<sup>11</sup>. The new section *Polycystae* Mattio et Payri is described to fit species of the subgenus *Sargassum* with stolon-like branches.

**Key Words:** *cox3*; DNA phylogeny; Fiji; *ITS-2*; section *Polycystae*; *rbcLS*; Solomon Islands; taxonomy; Vanuatu; Wallis.

**Abbreviations:** *cox3*, cytochrome c oxidase subunit 3; *ITS-2*, internal transcribed spacer 2; ML, maximum likelihood; MP, maximum parsimony; NJ, neighbour joining; *rbcLS*, RUBISCO operon.

#### INTRODUCTION

*Sargassum* C. Agardh (1820) is one of the largest and most abundant brown alga to inhabit reefs and lagoons of Pacific islands. In coral reef ecosystems it typically forms large beds, structuring one of the major habitats sheltering significant biodiversity and playing an important role in the life history of

---

<sup>10</sup> Sect. *Acanthocarpicae* (J. Ag.) Abbott et al. = sect. *Sargassum*; deux nouvelles sections ont été proposées en réponse à la polyphylie du groupe de taxons traditionnellement classés au sein de la sect. *Acanthocarpicae* (cf. chapitre III.1.1)

<sup>11</sup> *S. stolonifolium* Phang et Yoshida = *S. pagiophyllum* Mont. (cf. chapitre III.1.1)



numerous associated animals, micro- and macro-algae (Rossier and Kulbicki 2000, Godoy and Coutinho 2002, Tanaka and Leite 2003). However, *Sargassum* species may be a threat for biodiversity through introduction events, like the invasion of *S. muticum* (Yendo) Fensholt along the coasts of Europe (Critchley et al. 1990, Staehr et al. 2000), or when stimulated by combined increased nutrient loads and low herbivorous levels, such as on the Great Barrier Reef (McCook 1999, Szmant 2002). In French Polynesia the high proliferation of Fucales populations, including *Sargassum* species, has been reported since 1985 following an important El Niño event (Stiger and Payri 1999a, b). More recently similar *Sargassum* overgrowths have been reported from Fiji (Mosley and Aalbersberg 2003).

Despite its ecological significance, the genus *Sargassum* remains poorly known due to its complexity and need of taxonomical re-evaluation (Yoshida 1983, Magruder 1988, Kilar et al. 1992). Guiry and Guiry (2009) recorded 845 species, varieties, and forms worldwide but over a third of them are considered synonymous or illegitimate names. *Sargassum* is currently divided into four subgenera (J. Agardh 1848, 1889, Womersley 1954, Abbott et al. 1988, Yoshida et al. 2004): (i) *Arthrophyucus* J. Agardh, (ii) *Bactrophyucus* J. Agardh, (iii) *Sargassum* J. Agardh, and (iv) *Phyllotrichia* (Areschoug) J. Agardh. The subgenus *Sargassum*, which is the main representant of the genus in south Pacific islands (Phillips 1995), is characterised by leaf-like branchlets (hereafter leaves), which are distinctly differentiated from a cylindrical or compressed, never foliar, axis. Within the subgenus *Sargassum*, the section *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott, Tseng et Lu has smooth branched and cylindrical or lanceolate receptacles. The section *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell has smooth, simple, and lanceolate receptacles, possibly mixed with small leaves and vesicles. The section *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott, Tseng et Lu has mostly flattened, branched, and spiny receptacles. Identification to subsection or lower sub-divisions, including series and species ranks, relies on further polymorphic macro-morphological characters, such as the relative development of axis, leaves, vesicles, and receptacles (Yoshida 1983).

This classification system, based on morphology, has undergone only few modifications since J. Agardh's pioneering work (Abbott et al. 1988, Tseng and Lu 1992a, b, 1995a- c, 1997a, b, 1999, 2002a- c). A noteworthy exception is the recent transfer into the subgenus *Sargassum* of the subgenus *Schizophycus* J. Agardh (Yoshida et al. 2004), previously subsumed into *Phyllotrichia* by Womersley (1954). Recent studies using DNA markers have pointed out to further ambiguities in lower subdivisions of the genus, including at the species level (Stiger et al. 2000, 2003, Phillips et al. 2005, Mattio et al. 2008b). These taxonomic ambiguities are mainly linked to morphological key characters, which are known to often exhibit important intra-taxon phenotypic variations even within populations or depending on habitat diversity and seasons (De Wreede 1976, Magruder 1988, Kilar et al. 1992, Trono 1992, Gillespie and Critchley 2001). In addition, numerous species have been described from old and fragmentary material not following the existing phenotypic plasticity (Mattio et al. 2008b) and identifying species accurately is often a difficult task (Phillips and Price 1997). In recent years, DNA analyses have led to a better understanding of morphological complexities and helped resolve

phylogenetic and evolutionary relationships in macroalgae (Faye et al. 2004, Kooistra and Verbruggen 2005, De Clerck et al. 2006). In the case of *Sargassum* such methodologies have led to new insights into the taxonomy of the genus (Phillips and Fredericq 2000, Stiger et al. 2000, 2003, Phillips et al. 2005, Mattio et al. 2008b) and demonstrated the value of combined morphological and DNA analyses for taxonomic revision.

According to Phillips (1995), *Sargassum* is the most abundant subgenus in the Pacific basin and exhibits decreasing species richness from west to east. However, comprehensive taxonomic revisions are necessary to accurately describe species distribution in this area. We conducted extensive sampling at a number of Pacific localities with the aim to: (i) improve our current knowledge of the subgenus *Sargassum* species in the Pacific basin; and (ii) provide a better account of their distribution in the tropical and intertropical Pacific. Species of the subgenus *Sargassum* from the south-eastern Pacific region were recently re-assessed (Mattio et al. 2008b) and extensive sampling from the south-western Pacific region are documented here with special focus on the Solomon Islands, Vanuatu, Fiji, and Wallis (Fig. III.17). Considering the taxonomical complexity of the genus, we combined a molecular approach with a comprehensive morphological study of both old and recent specimen collections. The recent application of DNA markers to the Phaeophyceae phylogeny and previous studies on *Sargassum* molecular taxonomy led us to focus on the nuclear *ITS-2*, the chloroplastic *rbcLS*-operon, and the mitochondrial *cox3* regions. To account for morphological variability at large scales and to assess the geographical distribution of species, the study was extended to herbarium specimens from various localities in the inter-tropical Pacific. Original diagnoses and type specimens of presumed species were systematically studied to provide accurate species identifications.

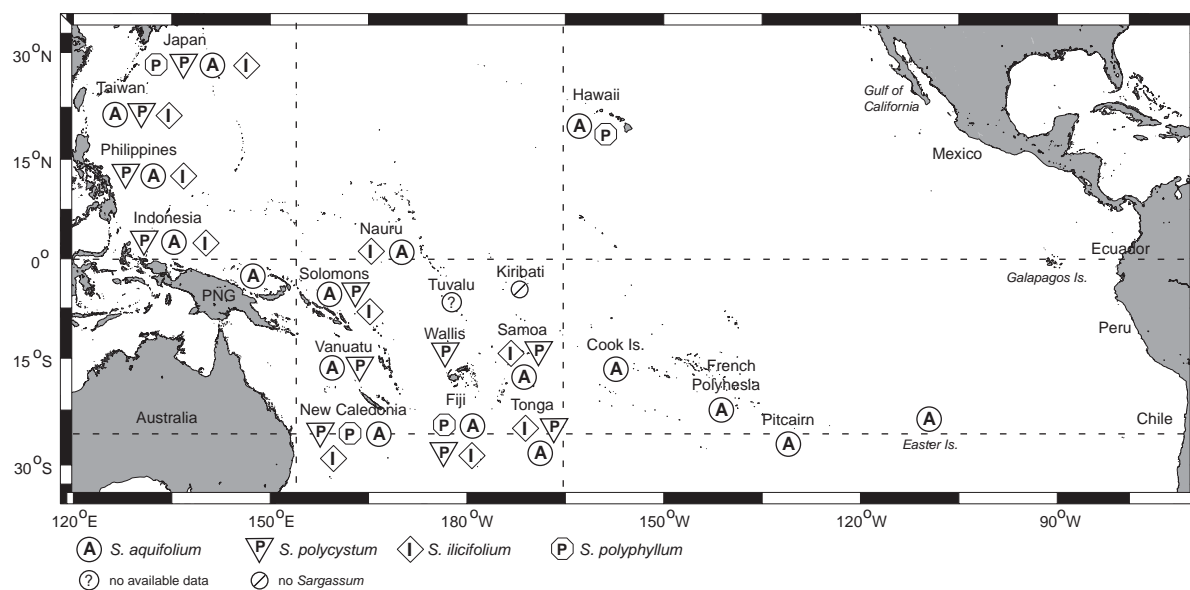
## **MATERIAL AND METHODS**

### ***Field sampling.***

*Sargassum* specimens were collected by the authors (L.M and C.E.P.) from: (i) Malaita and Nggela (Solomon Islands, July 2004); (ii) Espiritu Santo and Efate (Vanuatu, August 2006); as well as (iii) Vanua-Levu and Viti-Levu (Fiji, May-June 2007) (Fig. III.17). Additional material was gathered from Wallis (July 2005) by C. Chauvet; from Ovalau (Fiji, June 2007) by T. Pickering; and from the Hawaiian Islands by T. Sauvage (January-March 2007).

Saxicolous samples were collected on reef flats at low tide or by SCUBA from a variety of habitats to 5 m depth. At most locations, *Sargassum* populations were found on the fringing reef or on coral heads of the barrier reef and were encountered rarely on the outer reef slopes. They formed either dense belts in exposed areas of the reef flat (Fiji, Solomon Islands), or population patches with a canopy up to 2 m high in sheltered lagoonal areas (Wallis, Fiji, Efate Is. in Vanuatu). Only scattered specimens were found in exposed rocky shores (Espiritu Santo Is., Vanutu).

A total of 144 specimens were collected from the Solomon Islands (52), Vanuatu (8), Wallis (10) and Fiji (74). Fresh specimens were sorted and when possible morphological characters recorded immediately. Samples of fresh receptacles, if any, or apical tips were systematically preserved in silica gel for further DNA analyses (Chase and Hills 1991). Complementary morphological analyses were performed on dried pressed specimens. Herbarium vouchers are housed in the IRD phycological collection in Nouméa (New Caledonia) and 30 Fijian duplicates were deposited to the phycological collections at the University of the South Pacific (SUVA-A) in Suva (Fiji).



**Fig. III.17.** Sampling locations and distribution in central and western Pacific of the four species occurring in the Solomon Islands, Vanuatu, Fiji and Wallis. Data for Japan, Taiwan, Philippines, Indonesia, PNG (Papua New Guinea) from Guiry and Guiry (2009), data for Hawaii, Cook Is., French Polynesia, Pitcairn, from Mattio et al. (2008b), data for New Caledonia on personal observations, other data from this study.

#### ***Analysis of previous records and species distribution.***

In this study, we focused on islands located in the south-west tropical and inter-tropical Pacific region spanning from 155°E to 165° W and from the Equator to 25°S (Fig. III.17). New Caledonia was excluded from this study as species richness for this area warrants special attention and will be treated in a separate paper.

We undertook a review of available literature for the region considered and made special efforts to locate and examine voucher specimens. Numerous collections were examined from loans or visits to various herbaria: Pacific specimens from SUVA-A (Suva, Fiji), UPF (Tahiti, French Polynesia) and BISH (Honolulu, Hawaii); Grunow's collection from W (Vienna, Austria); C. and J. Agardh collection from LD (Lund, Sweden); Bory de Saint-Vincent, Montagne and Setchell's collections from PC (Paris, France); several specimens from AD (Adelaide, Australia), BM (London, England), NY (New-York, USA), TCD (Dublin, Ireland), UBC (Vancouver, Canada), UC (Berkeley, California), and US

(Washington, USA). Herbarium abbreviations follow Holmgren and Holmgren (1998). Each specimen of interest was photographed or scanned (when permitted), and morphological characters were recorded.

***Morphological analysis.***

All the species that have been collected during this study belonged to the subgenus *Sargassum*. We examined the morphological features (aspect of holdfasts, axes, leaves, vesicles, and receptacles) of both collected specimens, and those available in herbarium collections and sorted them according to morphotypes. Reproductive features were identified for all morphotypes on transversally sectioned receptacles using a freezing microtome and a light microscope (Olympus BH2). Morphotypes are considered here as groups of morphologically similar specimens showing characters within a particular range of variation. The morphological variation range is defined based on the study of intra-individual, intra- and inter-populational polymorphism, taking into account phenotypic variations.

Regional literature (mainly Setchell 1924, 1935b, Womersley and Bailey 1970, Skelton and South 2002, 2004, South and Skelton 2003, N'yeurt and Payri 2004) and historical diagnoses of various species for the subgenus *Sargassum* (C. Agardh 1820, 1824, J. Agardh 1848, 1889, Grunow 1868, 1874, 1886, 1915, 1916a, b) were used for species identification and distribution. Type specimens and specimens collected from type localities or cited as vouchers in the literature were thoroughly studied in order to confirm species names and revise previous records. A total of 53 type specimens representing 30 taxa from worldwide localities has been considered (Tables III.16 and III.17).

***DNA extraction, PCR amplification, and sequencing.***

Silica gel-dried material was crushed in liquid nitrogen and the total genomic DNA was extracted using the DNeasy Plant mini Kit (Qiagen GmbH., Hilden, Germany). All extracts were purified using the GeneClean kit III (Qbiogen Inc., Carlsbad, CA, USA) prior to PCR amplification. The nuclear *ITS-2*, chloroplastic partial *rbcLS*, and mitochondrial *cox3* regions were amplified using primers listed in Mattio et al. (2008b). The 50  $\mu$ L PCR reaction mix contained 0.2  $\mu$ M of forward and reverse primers, 0.2  $\mu$ M of each dNTP, 1.5 mM of  $MgCl_2$ , 5  $\mu$ L of reaction buffer, 2  $\mu$ L of purified template DNA, 1.25 units of *Taq* DNA polymerase (Sigma, Saint Louis, MI, USA), and ultra pure water. The reaction profile included an initial step of denaturation of 1 min duration at 94°C followed by 40 cycles of denaturation at 94°C for 40 s, primers annealing (see Mattio et al. 2008b) for 30 s, extension at 72°C for 45 s, and a final extension step at 72°C for 7 min. All PCR products were purified (GeneClean kit III, Qbiogen) and sequenced by Macrogen (Macrogen Inc., Seoul, Korea) in both directions with PCR primers using the BigDye™ terminator method.

**Table III.16.** South-western Pacific *Sargassum* taxa recorded in the available literature and unpublished records with herbarium accession and proposed new status.

Locality	Taxon	Source or Det.	Herbarium accession	Revised status <sup>a</sup>
Fiji, Suva	<i>S. cristaeifolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	SUVA-A 234, 237, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Fiji, Korolevu	<i>S. duplicatum</i> J. Ag. <i>nom. illeg.</i>	Chapman 1971, p. 167	UC 77003, 77005, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Fiji, Malevu	<i>S. duplicatum</i> J. Ag. <i>nom. illeg.</i>	Chapman 1971, p. 167	UC 77004, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Korotogo	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	SUVA-A 4707, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Korotogo	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	SUVA-A 4717, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Korolevu	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	SUVA-A 4722, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Tavuni	<i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	SUVA-A 3501, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Ovalau	<i>S. echinocarpum</i> var. <i>vitiense</i> Grun.	Grunow 1874, p. 28	not found	-
Fiji, Malevu	<i>S. echinocarpum</i> var. <i>vitiense</i> Grun.	Chapman 1971, p. 167	UC 77001, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji	<i>S. horridulum</i> Grun. <sup>b</sup>	Chapman 1971, p. 167	not found	<i>S. cf. polycystum</i>
Fiji, Korolevu	<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>c</sup>	Garbary et al. 1991, p. 253	UBC 25366, 25342, vouchers	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Tavuni	<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>c</sup>	Garbary et al. 1991, p. 253	UBC 36638, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Korolevu	<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	UBC 25366, 25342, vouchers	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Tavuni	<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	UBC 36638, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Rotuma	<i>S. obovatum</i> Harv. <sup>c</sup>	Chapman 1971, p. 167	UC 77002, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Rotuma	<i>S. obovatum</i> Harv. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 717	SUVA-A 854, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Fiji	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Chapman 1971, p. 167	not found	-
Fiji, Navu Vaimada	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Garbary et al. 1991, p. 253	UBC 24495, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Beachcomber	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Garbary et al. 1991, p. 253	UBC 37002, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Nana-nu-i-ra	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Garbary et al. 1991, p. 253	UBC 35257, 61218, vouchers	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Rotuma	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	N'Yeurt 1996, p. 404	SUVA-A 355, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Ono-i-lau	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	N'Yeurt et al. 1996, p. 70	BISH 555177-79, vouchers	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Nukulau	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	N'Yeurt 2001, p. 745	BISH 512635, voucher	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Beachcomber	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 718	SUVA-A 3506, 3507, vouchers	<i>S. polycystum</i>
Fiji, Korotogo	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton 2003, p. 718	SUVA-A 5919, 5920, vouchers	<i>S. polycystum</i>
Fiji	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	unpublished	TCD 1107, voucher	<i>S. polyphyllum</i>
Fiji, Ovalau	<i>S. [polycystum</i> var. ?] <i>horridulum</i> Grun. <sup>c</sup>	Grunow 1874, p. 27	W 2221, holotype	<i>S. polyphyllum</i>
Fiji, Ovalau	<i>S. polyphyllum</i> var. <i>horridula</i> Grun. <sup>c</sup>	Grunow 1916a, p. 39	W 2221, holotype	<i>S. polyphyllum</i>
Fiji, Rotuma	<i>S. sp.</i>	N'Yeurt et al. 1996, p. 404	SUVA-A 910, voucher	Not examined
Fiji, Navalau	<i>S. triquetrum</i> <sup>d</sup>	Chapman unpublished	UC 065531, voucher	<i>Hormophysa cuneiformis</i>
Fiji, Suva	<i>S. sp.</i>	Chapman unpublished	SUVA-A 239, voucher	<i>S. polyphyllum</i>
Fiji, Makaluva	<i>S. sp.</i>	Falooou unpublished	SUVA-A 771, voucher	<i>S. sp.</i> <sup>e</sup>
Fiji, Makaluva	<i>S. sp.</i>	Falooou unpublished	SUVA-A 743, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Fiji, Rotuma	<i>S. sp.</i>	N'Yeurt unpublished	SUVA-A 3520, 3522, vouchers	<i>S. aquifolium</i>
Fiji, Suva	<i>S. sp.</i>	N'Yeurt unpublished	SUVA-A 888, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Fiji, Suva	<i>S. sp.</i>	N'Yeurt unpublished	SUVA-A 823, voucher	<i>S. ilicifolium</i>

Nauru, Meneng	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	South & Yen 1992, p. 128	not found	-
Nauru, Meneng	<i>S. swartzii</i> C. Ag. <sup>c</sup>	South & Yen 1992, p. 128	SUVA-A 0240, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Nauru, Meneng	<i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South unpublished	SUVA-A 0233, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Upolu Is.	<i>S. cristaefolium</i> var. <i>upolense</i> Grun. <sup>c</sup>	Grunow 1874, p. 27	not found	<i>S. cf. ilicifolium</i>
Samoa	<i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	Grunow 1915, p. 390	W 79, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Upolu Is.	<i>S. crassifolium</i> var. <i>samoensis</i> Grun. <sup>c</sup>	Grunow 1915, p. 390	W 82, 83, 84, syntypes	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Upolu Is.	<i>S. fonanonense</i> Setch. et Gardn. <sup>c</sup>	South & Skelton unpublished	SUVA-A 7424, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Samoa, Tutuila Is.	<i>S. anapense</i> Setch. et Gardn. <sup>c</sup>	Setchell 1924, p. 165	US56954, BISH 560771, istotypes	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Tutuila Is.	<i>S. fonanonense</i> Setch. et Gardn. <sup>c</sup>	Setchell 1924, p. 166	BISH 560762, isotype	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Tutuila Is.	<i>S. anapense</i> Setch. et Gardn. <sup>c</sup>	South 2003, p. 40	not found	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Palolo Deep	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Skelton & South 2002, p. 159	SUVA-A 3935, 3956, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Samoa, Palolo Deep	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Skelton & South 2002, p. 159	SUVA-A 5285, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Palolo Deep	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Skelton & South 2002, p. 159	SUVA-A 4046, voucher	<i>S. polycystum</i>
Samoa, Palolo Deep	<i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South unpublished	SUVA-A 3953, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Samoa, Ofu Is.	<i>S. cf. cristaefolium</i> C. Ag.	Skelton & South 2004, p. 297	not found	-
Samoa, Vaila beach	<i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton unpublished	SUVA-A 7599, 7619, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Samoa, Mulinu'u	<i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	South & Skelton unpublished	SUVA-A 7614, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Samoa, Mulinu'u	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Skelton unpublished	SUVA-A 7426, voucher	<i>S. polycystum</i>
Samoa, Luatuanu'u	<i>S. cf. anapense</i> Setch. et Gardn.	South & Skelton unpublished	SUVA-A 7618, voucher	<i>S. sp.<sup>e</sup></i>
Samoa	<i>S. duplicatum</i> <sup>d</sup>	Powell, unpublished	LD 2428, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Samoa	<i>S. berberifolium</i> J. Ag.	Powell, unpublished	LD 2438, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Samoa	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Kellers, unpublished	NY00922219, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Malaita Is.	<i>S. echinocarpum</i> var. <i>phyllocysta</i> Grun.	Setchell 1935c, p. 265	UC 1873571 (ex. CAS), voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Malaita Is.	<i>S. binderi</i> Sond.	Setchell 1935c, p. 265	UC 1873569 (ex. CAS), voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Malaita Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Setchell 1935c, p. 265	UC 1873567 (ex. CAS), voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Solomon, Bellona Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Setchell 1935c, p. 265	UC 1873568 (ex. CAS), voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Bellona Is.	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Setchell 1935c, p. 266	UC 46738 (ex. CAS), voucher	<i>S. cf. polycystum</i>
Solomon, Bellona Is.	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Setchell 1935c, p. 266	UC 513201(ex. CAS), voucher	<i>S. polycystum</i>
Solomon, Bellona Is.	<i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>c</sup>	Setchell 1935c, p. 266	UC 1873570, 513197a, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Solomon, Bellona Is.	<i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>c</sup>	Setchell 1935c, p. 266	UC 513197b.c, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Rennell Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Levring 1960, p. 122	not found	-
Solomon, Russel Is.	<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	Womersley & Bailey 1970, p. 295	PC-AB 14353, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Russel Is.	<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	Womersley & Bailey 1970, p. 295	PC-AB 14351, 14354, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Solomon, Guadalcanal	<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	Womersley & Bailey 1970, p. 295	PC-AB 14352, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Guadalcanal	<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	Womersley & Bailey 1970, p. 295	BISH 91322, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Guadalcanal	<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	Womersley & Bailey 1970, p. 295	BISH91324, 91325, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Solomon, Russel Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 296	PC-AB 14395, 397, 400, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>

Solomon, Russel Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 296	BISH 567997, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Solomon, Russel Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 296	PC-AB 14396, 398, 399, vouchers	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Russel Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 296	BISH 91321, 567996, vouchers	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Gizo Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 296	PC-AB 14401, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Gizo Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 296	BISH 91320, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Guadalcanal	<i>S. grevillei</i> J. Ag. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 299	AD-A 36779, 36780, vouchers	<i>S. ilicifolium</i>
Solomon, Guadalcanal	<i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 299	AD-A 36777, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, New Georgia	<i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 299	AD-A 36776, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Solomon, Russel Is.	<i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>c</sup>	Womersley & Bailey 1970, p. 299	AD-A 36778, voucher	<i>S. aquifolium</i>
Tonga	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Grunow 1874, p. 27	BM000841276, voucher	<i>S. polycystum</i>
Tonga	<i>S. binderi</i> var. <i>vitiensis</i> Grun.	Grunow in Askenasi 1888, p. 28	not found	-
Tonga	<i>S. echinocarpum</i> var. <i>phyllocysta</i> Grun.	Grunow 1915, p. 383	not found	-
Tonga	<i>S. polycystum</i> J. Ag.	Grunow 1915, p. 444	not found	-
Tonga, Niuafo Is.	<i>S. anapense</i> Setch. et Gardn. <sup>c</sup>	Howe 1932, p. 170	not found	-
Tonga, Niuafo Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Howe 1932, p. 170	NY00922219, 21, vouchers	<i>S. aquifolium</i>
Tonga, Niuafo Is.	<i>S. cristaefolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	Howe 1932, p. 170	NY00922220, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
Tonga	<i>S. sp</i>	unpublished	BM000841274a, voucher	<i>S. polycystum</i>
Tonga	<i>S. sp</i>	unpublished	BM000841274b, voucher	<i>S. cf. ilicifolium</i>
Vanuatu	<i>S. sp</i>	unpublished	BM000841202, voucher	<i>S. sp.</i> <sup>c</sup> (old fragment)
Wallis, Nakuaeta	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	N'Yeurt & Payri 2004, p. 377	UPF 1346, 1347, vouchers	<i>S. polycystum</i>
Wallis, Uvea	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	N'Yeurt & Payri 2004, p. 377	UPF 1460, voucher	<i>S. polycystum</i>
Wallis, Uvea	<i>S. polycystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	N'Yeurt & Payri unpublished	UPF 1291-1294, vouchers	<i>S. polycystum</i>

<sup>(a)</sup>, based on direct examination of specimens, good quality scans or photos; <sup>(b)</sup>, published under the complete epithet *S. [polycystum* var.?] *horridulum* Grun.; <sup>(c)</sup> epithet recognised as current by Guiry and Guiry (2009); <sup>(d)</sup> no authority was found; <sup>(e)</sup> could not be identified.

**Table III.17.** Additional type specimens considered.

Species	Diagnosis	Herbarium accession	Status	Type locality
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>c</sup>	Turner 1807, p. 111-112, as <i>Fucus aquifolius</i>	BM 563434	syntypes	Strait of Sunda
<i>S. binderi</i> Sond. ex J. Ag.	J. Agardh 1848, p. 328	TCD 1110-1113a	syntypes	Indonesia and China sea
<i>S. berberifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 337	LD 2418, 2436, 2437	syntypes	Australia and Admiralty Is.
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 304	LD 2306	lectotype	Sri-Lanka
<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom. illeg.</i>	J. Agardh 1889, p. 96	E 00270110, 111	syntypes	Indonesia
<i>S. cornigerum</i> Sond. ex Grun. <sup>c</sup>	Grunow 1915, p. 443	TCD 1129	syntype	China Sea
<i>S. crassifolium</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 326	LD 2416, 2417	syntypes	PNG and Africa
<i>S. cristaeifolium</i> C. Ag. <sup>c</sup>	C. Agardh 1820, p. 13	LD 2451	holotype	unknown
<i>S. duplicatum</i> J. Ag. <i>nom. illeg.</i>	J. Agardh 1889, p. 90	not found	not found	Mollucas Is.
<i>S. echinocarpum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 327	LD 2392, 2389	syntypes	Hawaii, Oahu
<i>S. elegans</i> Grev. <i>nom. illeg.</i>	Greville 1850, p. 93	WELT A1242	syntype	Hawaii
<i>S. grevillei</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 336	E 00270745	holotype	India
<i>S. herporhizum</i> Setch. et Gardn. <sup>c</sup>	Setchell & Gardner 1924, p. 737	TCD 1114, 1115	syntypes	India and Indonesia
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. <sup>c</sup>	Turner 1807, p. 113-114, as <i>Fucus ilicifolius</i>	UC 484236, 41, 52, 53	syntypes	Gulf of California
<i>S. myriocystum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 314	BM 000562953	holotype	Strait of Sunda
<i>S. myriocystum</i> var. <i>elegans</i> Grun.	Grunow 1915, p. 441	LD 2667-70	syntypes	China and Indonesia
<i>S. obovatum</i> Harv. <sup>c</sup>	Harvey 1834, p. 148	E 00270745	holotype	India
<i>S. oligocystum</i> Mont. <sup>c</sup>	Montagne 1845, p. 67	TCD 0076	holotype	Mauritius
<i>S. opacum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889, p. 98	PC AB14904	holotype	Indonesia, Sumatra
<i>S. polyecystum</i> C. Ag. <sup>c</sup>	C. Agardh 1824, p. 304	LD 2660, 2663	syntypes	Australia
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 308	TCD 1108, 1109	syntypes	Strait of Sunda
<i>S. polyporum</i> Mont. <sup>c</sup>	Montagne 1843, p. 170	LD 2935	holotype	Hawaii
<i>S. torum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1889, p. 107	PC MA9220	holotype	China
<i>S. stolonifolium</i> Phang et Yoshida <sup>c</sup>	Phang & Yoshida 1997, p. 63	LD 2930	holotype	Tropical Australia
<i>S. swartzii</i> C. Ag. <sup>c</sup>	C. Agardh 1820, p. 11	SAP 062135	holotype	Malaysia, Penang Is.
		BISH 648981, 982	isotypes	Malaysia, Penang Is.
		LD 2373, 74, 77	syntypes	Indian Ocean

<sup>c)</sup>, epithet recognised as current by Guiry and Guiry (2009).



***Sequences alignment and phylogenetic analyses.***

Nuclear *ITS-2* sequences were aligned using the BioEdit sequence alignment editor (Hall 1999) following the alignment used by Stiger et al. (2003) based on sequences secondary structure. Partial *rbcLS* and *cox3* sequences were aligned by eye with no ambiguity. Neighbour Joining (NJ), Maximum Parsimony (MP), and Maximum Likelihood (ML) analyses were applied to sequence alignments. NJ and MP analyses were carried out using MEGA4 software (Tamura et al. 2007). ML analyses were performed with PHYML software (Guindon and Gascuel 2003). Support for nodes was assessed by bootstrap proportion values (Felsenstein 1985) for 1000 replicates. All trees were rooted with a sequence of *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh (Sargassaceae) as suggested by Stiger et al. (2003) and Phillips et al. (2005).

**RESULTS**

***Synthetic analysis of previous records.***

Limited *Sargassum* checklists and collections were available for the region considered in this study (Table III.16). No literature was found for *Sargassum* in Tokelau, Tuvalu, and Vanuatu and only very few works listing *Sargassum* were available for Tonga (Grunow 1874, 1915, Howe 1932), Nauru (South and Yen 1992), Kiribati (South et al. 2001), and Wallis (N'Yeurt and Payri 2004). The marine floras of Samoa (Skelton and South 1999, 2002, 2004), the Solomon Islands (Womersley and Bailey 1970), and Fiji (South and Skelton 2003) have obviously received more attention, and *Sargassum* is consequently better documented for these areas (Table III.16).

A review of the available literature yielded a list of 10 taxa for Fiji, 7 for the Solomon Islands, 9 for Samoa, 4 for Tonga, 2 for Nauru, and 1 for Wallis, and highlighted the absence of *Sargassum* for the Phoenix Islands (Kiribati) (Table III.16). The analysis of the various herbarium collections provided 39 specimens for Fiji, 39 for the Solomon Islands, 20 for Samoa, seven for Wallis, six for Tonga, two for Nauru, and one for Vanuatu. Table III.16 lists all recorded species and herbarium specimens examined, their previous identifications (either published or unpublished), and the results of our revised morphological identification.

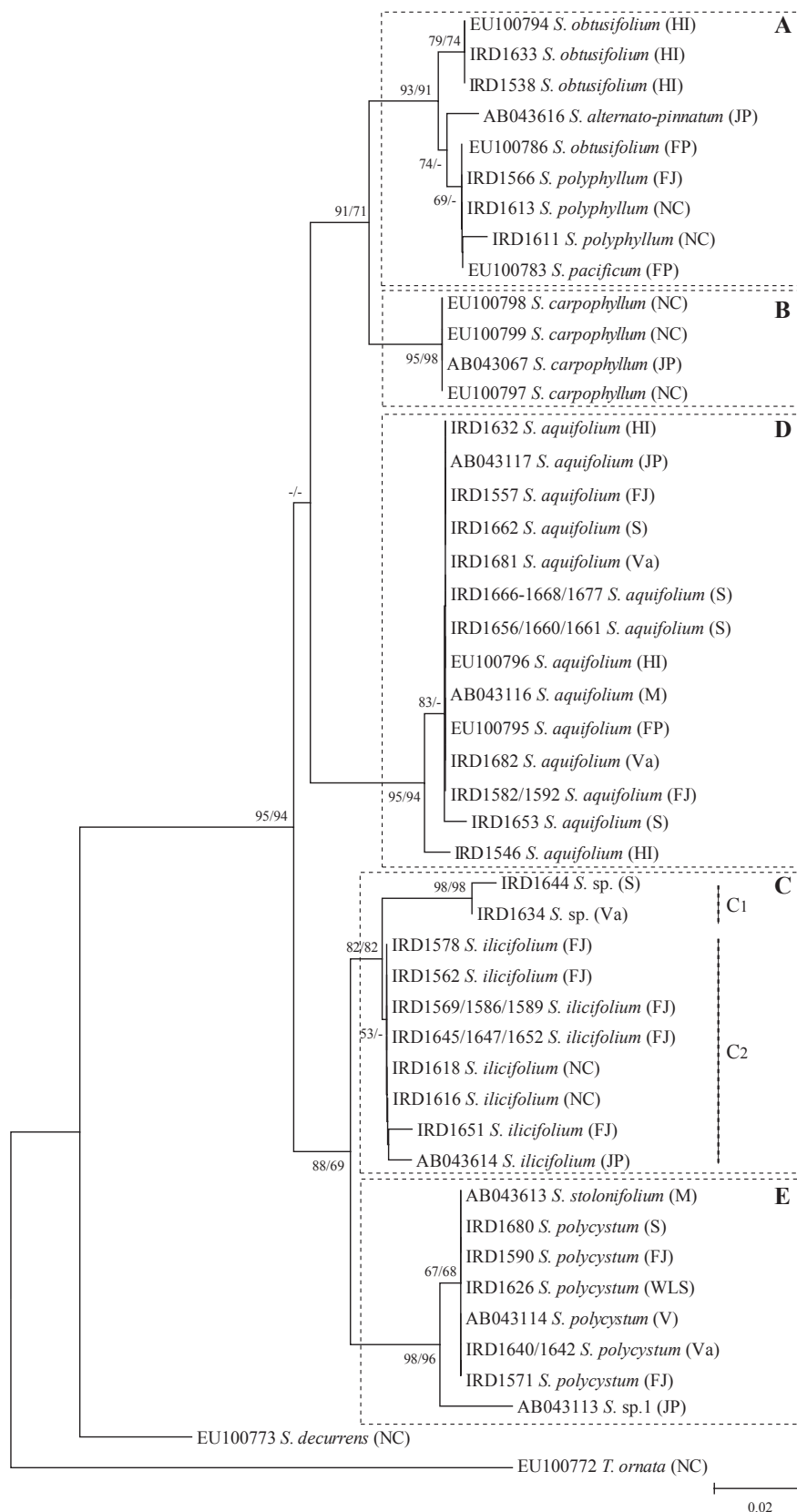
***Morphological analyses on recent collections.***

Using a morphological dataset based on the study of 74 Fijian, 52 Solomon, 10 Wallis, and eight Vanuatu specimens of the subgenus *Sargassum*, we were able to distinguish five morphotypes. A review of the available literature and a thorough examination of necessary diagnoses and type specimens allowed us to identify four morphotypes to (i) *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh, (ii) *S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh, (iii) *S. polycystum* C. Agardh, and (iv) *S. polyphyllum* J. Agardh, while one morphotype could not be accurately identified to any of the species overviewed during this study and is referred here to as *S. sp.* A key for identification and a detailed description of each species,

**Table III.18.** Taxa included in DNA analyses with GenBank accession (*Italic*: obtained by Mattio et al. 2008b).

Taxon	Hb. Acc.	Collection site <sup>a</sup>	Coll. date	Collector <sup>b</sup>	<i>ITS-2</i> <sup>c</sup>	<i>rbcLS</i> <sup>c</sup>	<i>cox3</i> <sup>c</sup>
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1566	FJ, Makuluva Is.	Apr-2007	LM	EU833426	-	EU833401
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1574	FJ, Navutulevu rf.	May-2007	LM	-	-	EU833402
<i>S. polycystum</i>	IRD1571	FJ, Makuluva Is.	Apr-2007	LM	EU833422	EU833471	EU833405
<i>S. polycystum</i>	IRD1590	FJ, Kiuva rf.	May-2007	LM	EU833421	EU833472	EU833410
<i>S. aquifolium</i>	IRD1557	FJ, Makuluva Is.	Apr-2007	LM	EU833431	-	-
<i>S. aquifolium</i>	IRD1582	FJ, Navutulevu rf.	May-2007	LM	EU833432	EU833464	EU833406
<i>S. aquifolium</i>	IRD1587	FJ, Navutulevu rf.	May-2007	LM	-	EU833465	EU833409
<i>S. aquifolium</i>	IRD1592	FJ, Kiuva rf.	May-2007	LM	EU833433	EU833466	EU833411
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1562	FJ, Makuluva Is.	Apr-2007	LM	EU833436	EU833468	-
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1569	FJ, Makuluva Is.	Apr-2007	LM	EU833437	EU833469	EU833403
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1578	FJ, Navutulevu rf.	May-2007	LM	EU833440	-	EU833404
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1586	FJ, Navutulevu rf.	May-2007	LM	EU833438	-	EU833407
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1588	FJ, Kiuva rf.	May-2007	LM	-	EU833467	EU833408
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1589	FJ, Kiuva rf.	May-2007	LM	EU833439	EU833470	-
<i>S. polycystum</i>	IRD1680	S, Malaita ST850	Jul-2004	CP	EU833423	-	EU833399
<i>S. aquifolium</i>	IRD1677	S, Nggela ST842	Jul-2004	CP	EU833441	EU833463	EU833392
<i>S. aquifolium</i>	IRD1668	S, Nggela ST842	Jul-2004	CP	EU833442	-	EU833393
<i>S. aquifolium</i>	IRD1667	S, Nggela ST842	Jul-2004	CP	EU833443	-	-
<i>S. aquifolium</i>	IRD1666	S, Nggela ST842	Jul-2004	CP	EU833444	-	EU833394
<i>S. aquifolium</i>	IRD1662	S, Malaita ST848	Jul-2004	CP	EU833445	-	EU833395
<i>S. aquifolium</i>	IRD1661	S, Malaita ST848	Jul-2004	CP	EU833446	-	EU833396
<i>S. aquifolium</i>	IRD1660	S, Malaita ST850	Jul-2004	CP	EU833447	EU833462	EU833397
<i>S. aquifolium</i>	IRD1656	S, Malaita ST852	Jul-2004	CP	EU833448	-	EU833398
<i>S. aquifolium</i>	IRD1653	S, Malaita ST852	Jul-2004	CP	EU833449	-	EU833400
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1652	S, Malaita ST852	Jul-2004	CP	EU833451	-	-
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1651	S, Nggela ST842	Jul-2004	CP	EU833454	-	-
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1647	S, Malaita ST852	Jul-2004	CP	EU833452	-	-
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1645	S, Malaita ST852	Jul-2004	CP	EU833453	-	-
<i>S. sp.</i>	IRD1644	S, Malaita ST848	Jul-2004	CP	EU833450	-	-
<i>S. polycystum</i>	IRD1642	Va, Port Vila	Sep-2006	CP	EU833419	EU833474	EU833387
<i>S. polycystum</i>	IRD1640	Va, Port Vila	Sep-2006	CP	EU833420	EU833475	EU833388
<i>S. aquifolium</i>	IRD1681	Va, Santo	Aug-2006	LM	EU833456	EU833476	EU833412
<i>S. aquifolium</i>	IRD1682	Va, Santo	Aug-2006	LM	EU833455	EU833477	EU833413
<i>S. sp.</i>	IRD1634	Va, Port Vila	Sept-2006	CP	EU833457	EU833473	EU833414
<i>S. polycystum</i>	IRD1626	WLS, Matu utu	Jul-2005	CC	EU833418	-	-
<i>S. carpophyllum</i>	IRD1519	NC, Porc Epic Is.	Oct-2005	LM	<i>EU100798</i>	<i>EU100805</i>	EU833417
<i>S. carpophyllum</i>	IRD1511	NC, Fecyinet Is.	Jul-2005	LM	<i>EU100797</i>	<i>EU100804</i>	EU833415
<i>S. carpophyllum</i>	IRD1516	NC, Basse Taui	Jul-2005	LM	<i>EU100799</i>	<i>EU100806</i>	EU833416
<i>S. cristaefolium</i>	IRD1616	NC, Isle of Pines	Dec-2005	LM	EU833435	EU833460	EU833391
<i>S. cristaefolium</i>	IRD1618	NC, Nouaré Is.	Oct-2005	LM	EU833434	EU833461	EU833390
<i>S. decurrens</i>	IRD1526	NC, Konduyo Is.	Sep-2005	LM	<i>EU100803</i>	<i>EU100803</i>	<i>EU100822</i>
<i>S. echinocarpum</i>	Sh01466	HI, Oahu	Jan-2006	TS	<i>EU100796</i>	<i>EU100821</i>	<i>EU100835</i>
<i>S. echinocarpum</i>	IRD1546	HI, Mahukona	Mar-2006	TS	EU833429	-	EU833389
<i>S. echinocarpum</i>	IRD1632	HI, Mahukona	Mar-2006	TS	EU833430	-	-
<i>S. echinocarpum</i>	UPF3976	FP, Raivavae	Dec-2005	SA	<i>EU100795</i>	<i>EU100809</i>	<i>EU100833</i>
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1537	HI, Maui	Mar-2006	AR	<i>EU100794</i>	<i>EU100820</i>	<i>EU100834</i>
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1633	HI, Molokai W	Feb-2007	TS	EU833427	-	-
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1538	HI, Molokai SE	Feb-2007	TS	EU833428	-	-
<i>S. obtusifolium</i>	UPF2675	FP, Rapa	Nov-2002	CP	<i>EU100786</i>	<i>EU100815</i>	<i>EU100831</i>
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1539	HI, Ho'okena	Mar-2007	TS	-	-	EU833386
<i>S. pacificum</i>	UPF2754	FP, Bora Bora	Mar-2003	CP/VS	<i>EU100783</i>	<i>EU100824</i>	<i>EU100812</i>
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1613	NC, Maître Is.	Sep-2005	LM	EU833424	EU833458	EU833385
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1611	NC, Ouano	Jun-2005	LM	EU833425	EU833459	-
<i>T. ornata</i>	IRD1536	NC, Nouaré Is.	Oct-2005	LM	<i>EU100772</i>	<i>EU100802</i>	EU833384

Hb. Acc. : Herbarium accession. <sup>(a)</sup>, FJ: Fiji, FP: French Polynesia, HI: Hawaii, JP: Japan, M: Malaysia, NC: New Caledonia, S: Solomon, V: Vietnam, Va: Vanuatu, WLS: Wallis ; <sup>(b)</sup>, AR: A. Rivera, CP: C. Payri, CC: C. Chauvet, LM: L. Mattio, SA: S. Andréfouët, TS: T. Sauvage, VS: V. Stiger-Pouvreau.



**Fig. III.18.** NJ tree based on *ITS-2* alignment, bootstrap for 1000 replicates calculated with NJ/MP methods indicated when above 50. Clades A-E: subgenus *Sargassum* section *Malacocarpicae* (A), *Zygocarpicae* (B), *Acanthocarpicae* (C and D) and *Polycystae* (E); *S. decurrens* as a representative of subgenus *Phyllotrichia*; Root: *Turbinaria ornata*. Sampling area abbreviations: FJ: Fiji, FP: French Polynesia, HI: Hawaii, JP: Japan, M: Malaysia, NC: New Caledonia, S: the Solomon Islands, V: Vietnam, Va: Vanuatu, WLS: Wallis.

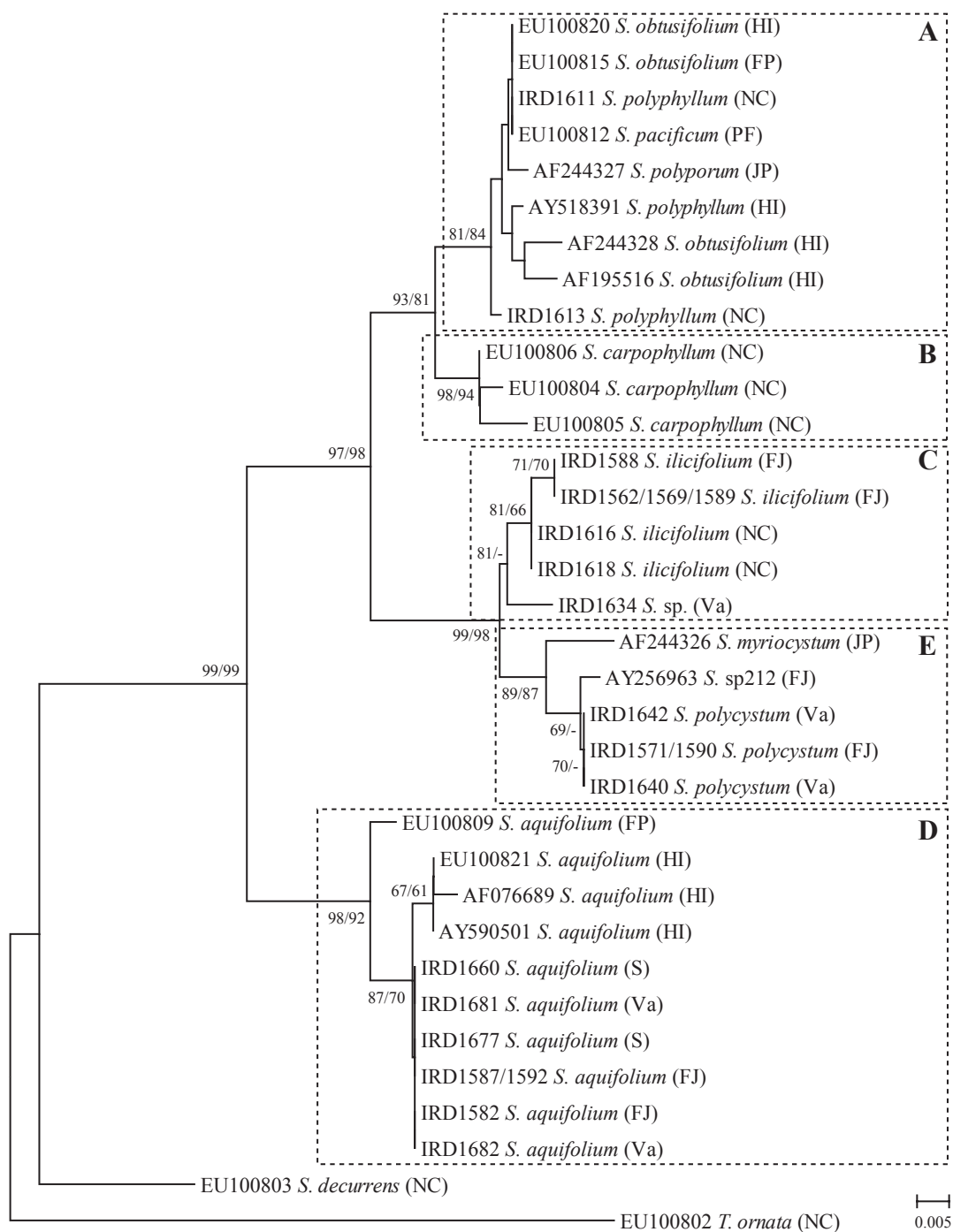
including morphological variability, is given at the end of this paper. Morphological characters were described according to Harris and Harris (1994). *Sargassum polyphyllum* was easily distinguished from the others mainly due to spiny and cylindrical erect axes; *S. polycystum* was clearly distinguished from other specimens on account of stolon-like branches bearing haptera and arising from the main axis; *S. aquifolium*, *S. ilicifolium*, and *S. sp.* were distinguished from the others by smooth and slightly, to strongly flattened axes. *Sargassum aquifolium* was distinguished from *S. ilicifolium* and *S. sp.* on the basis of oblong to lanceolate dentate leaves bearing large and aligned cryptostomata and a duplicated margin when found in exposed habitats. *Sargassum ilicifolium* had rounded to spatulate serrated leaves bearing dispersed thinner cryptostomata and cup-shaped apices when encountered in exposed habitats. *Sargassum sp.* was differentiated on the basis of small oblong to obovate leaves with thinly erose margins and bearing numerous and scattered thin cryptostomata.

#### **DNA analyses.**

All specimens sequenced in this study are listed in Table III.18, together with their herbarium reference, collection site, date of sampling, and collector's names. A total of 32 *ITS-2*, 16 partial *rbcLS*, and 25 *cox3* sequences were obtained for samples from the Solomon Islands, Vanuatu, Wallis, and Fiji. Several new sequences were obtained from French Polynesia, Hawaiian Islands, and New Caledonia for various taxa representing sections *Malacocarpicae*, *Zygocarpicae*, and *Acanthocarpicae*. Additional sequences selected among those published by Stiger et al. (2000, 2003), Phillips et al. (2005) and Mattio et al. (2008b) were added to our sequence alignments (Table III.18). Ambiguous sequences were not considered. Herbarium specimens from SAP (Sapporo, Japan), corresponding to GenBank sequences published by Stiger et al. (2000, 2003), were examined to confirm taxonomical identification. Due to the absence of herbarium accession references, we were unable to evaluate the identification of specimens published by Phillips et al. (2005).

A total of 47 *ITS-2*, 34 partial *rbcLS*, and 31 *cox3* sequences were aligned. Total lengths were 527 base pairs (bp), 747 bp, and 434 bp respectively for each alignment, including gaps. The sequences for the partial *rbcLS*-operon included 513 bp of the flanking *rbcL*, the complete spacer (155 bp), and 67 bp of the flanking *rbcS* (including gaps). NJ, MP, and ML analyses produced similar tree topologies for each marker respectively, thus only NJ trees are shown in the present study (Figs III.18, III.19 and III.20). All analyses displayed five main well sustained clades (bootstrap values above 70%) for the subgenus *Sargassum* and represented sections *Malacocarpicae* (clade A), *Zygocarpicae* (clades B and E), and *Acanthocarpicae* (clades C and D).

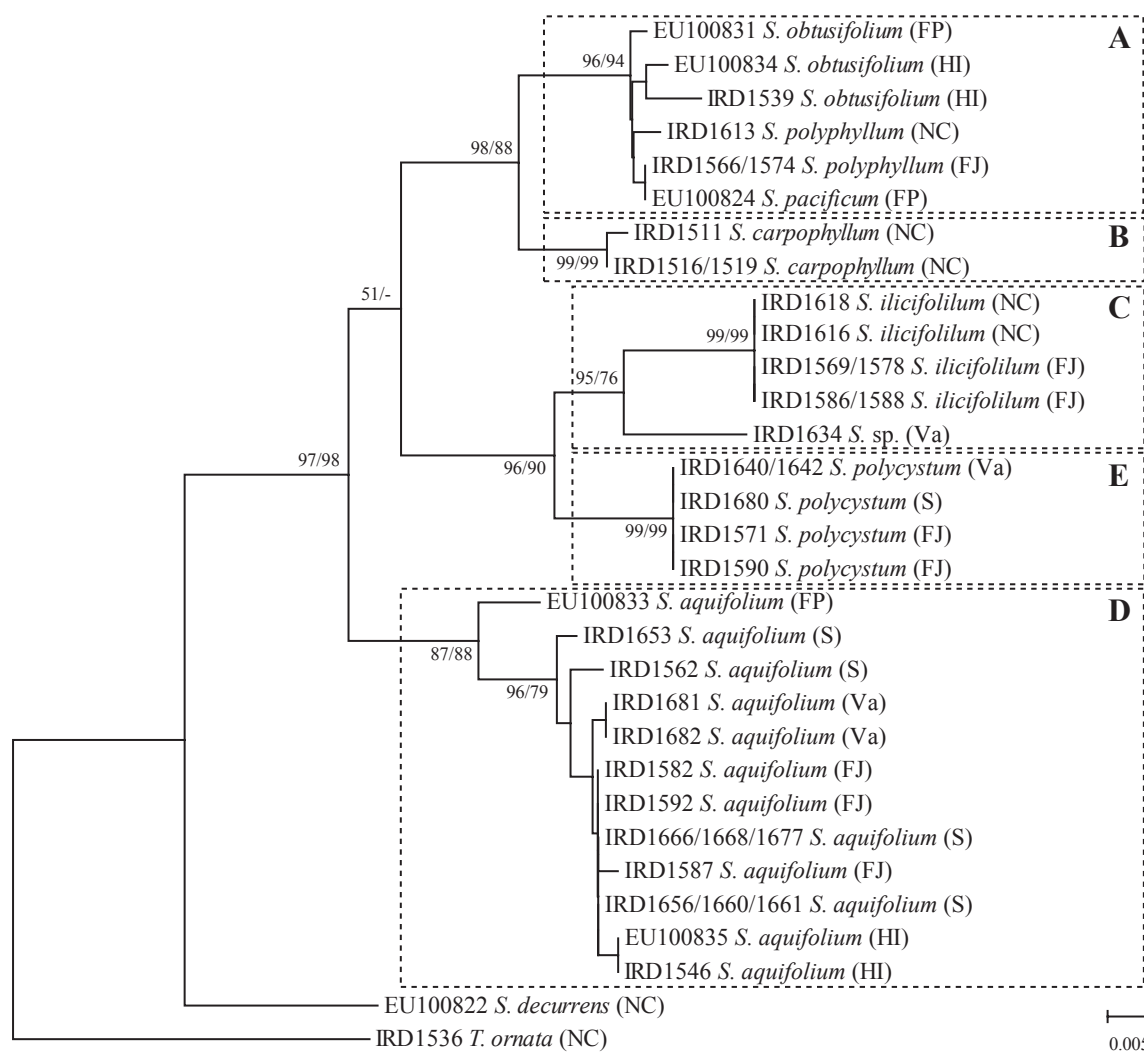
Depending on the molecular marker considered, four or five taxa clearly mapped to well supported clades (bootstrap proportions above 70%). *Sargassum polyphyllum* was represented by two specimens from Fiji, which clustered with all *Malacocarpicae* representatives included in the analyses (clade A). *Sargassum polycystum* was represented by six specimens from the Solomon Islands, Vanuatu, Wallis, and Fiji, which clustered with *ITS-2* and *rbcLS* GenBank sequences for *S. polycystum* from Vietnam,



**Fig. III.19.** NJ tree based on partial *rbcLS* alignment, bootstrap for 1000 replicates calculated with NJ/MP methods indicated when above 50. Clades A-E: subgenus *Sargassum* section *Malacocarpicae* (A), *Zygocarpicae* (B), *Acanthocarpicae* (C and D) and *Polycystae* (E); *S. decurrens* as a representative of subgenus *Phyllotrichia*; Root: *Turbinaria ornata*. See Fig. III.18 foot notes for sampling area abbreviations.

*S. stolonifolium* Phang and Yoshida from Malaysia, and *S. sp1.* from Japan (as *S. myriocystum* J. Agardh in Stiger et al. 2000, 2003) (clade E). *Sargassum aquifolium* was represented by 15 specimens that, in all analyses, clustered with sequences for *S. aquifolium* from Hawaii (as *S. echinocarpum* J. Agardh, Phillips et al. 2005), and French Polynesia (as *S. echinocarpum*, Mattio et al. 2008b), and in *ITS-2* analyses with sequences for *S. aquifolium* from Japan (as *S. crassifolium* J. Agardh, Stiger et al.

2003) and Malaysia (as *S. binderi* Sonder ex. J. Agardh, Stiger et al. 2003) (clade D). *Sargassum ilicifolium* was represented by 10 specimens, which clustered with sequences for the same species from New Caledonia and Japan (as *S. duplicatum* J. Agardh, Stiger et al. 2003) (subclade C<sub>1</sub>). *Sargassum* sp. was represented by one specimen from the Solomon Islands and one from Vanuatu, which clustered as a sister group of *S. ilicifolium* in the *ITS-2* analysis (subclade C<sub>2</sub>).



**Fig. III.20.** NJ tree based on *cox3* alignment, bootstrap for 1000 replicates calculated with NJ/MP methods indicated when above 50. Clades A-E: subgenus *Sargassum* section *Malacocarpicae* (A), *Zygocarpicae* (B), *Acanthocarpicae* (C and D) and *Polycystae* (E); *S. decurrens* as a representative of subgenus *Phyllotrichia*; Root: *Turbinaria ornata*. See Fig. III.18 foot notes for sampling area abbreviations.

## DISCUSSION

### *Sargassum* diversity in the Solomon Islands, Vanuatu, Wallis and Fiji.

Results from DNA analyses were consistent with distinctions made on the basis of morphology and confirmed the occurrence of five taxa belonging to the subgenus *Sargassum* from the Solomon Islands, Vanuatu, Wallis, and Fiji. Four of these taxa could be identified, but the fifth is referred to as

*S. sp.* and more specimens should be examined prior assigning it to a taxonomic placement. Analysis of all of species' descriptions and voucher specimens recorded in the literature for Fiji and the Solomon Islands led us to conclude that some of the taxa previously recorded were misidentified. Therefore, we believe they should no longer be listed for these localities (Table III.16). Three and four taxa were confirmed among the seven and nine taxa previously listed for the Solomon Islands and Fiji respectively. Our observations also confirmed the occurrence of a single species in Wallis and led us to record two new taxa for Vanuatu.

#### ***Species distribution in the South-western Pacific.***

Results revealed low species diversity for the coral reef habitats of oceanic Pacific islands compared to continental western Pacific regions (Womersley 1987, Phillips and Price 1997, Garrigue and Tsuda 1988). The highest species diversity was recorded in Fiji (four taxa), the Solomon Islands (four taxa), and Tonga (three taxa). Two species were recorded in Nauru, Samoa, and Vanuatu; and only one in Wallis. None were recorded for Kiribati (Table III.16, Fig. III.17). In their revision of French Polynesian *Sargassum*, Mattio et al. (2008b) noted a low diversity for the central-eastern Pacific region with three species in the Cook Islands and French Polynesia, and only two species in Pitcairn and Easter Island. Recorded *Sargassum* diversity is much higher in regions with more land and/or temperate influences such as Australia (Womersley 1987, Phillips and Price 1997), New Caledonia (Garrigue and Tsuda 1988), Indonesia (see Phillips 1995), the Philippines (Trono 1992), China (Tseng and Lu 2002d), and Japan (Yoshida et al. 1990). The large number of records for these localities stands in stark contrast to the lack of information for other regions such as Tokelau and Tuvalu. Phillips (1995) reported a decrease in *Sargassum* species diversity from the western Pacific toward the east. However, based on our findings, serious species revisions as well as in depth analysis of undocumented areas appear necessary to understand the dispersion and radiation of *Sargassum* species in this region.

Our study confirms the wide southern Pacific distribution of *S. aquifolium*, as reported by Mattio et al. (2008b, as *S. echinocarpum*), and delineates Tonga as the easternmost distribution limit for *S. polycystum* and *S. ilicifolium* (Fig. III.17). Within the framework of this study we collected *S. polyphyllum* from Fiji only, but it is also found in New Caledonia (unpublished data), Japan (Kilar et al. 1992, misidentified as *S. polyporum* Montagne), and China (Tseng and Lu 1992a, misidentified as *S. polyporum*). These findings challenge the Hawaiian endemic status conferred to this species by Phillips (1995) and Abbott and Huisman (2004).

#### ***Nomenclatural revisions.***

The status of several species was revised based on the thorough examination of diagnoses and type specimens. First, we confirm that *S. opacum* J. Agardh is a heterotypic synonym of *S. myriocystum* J. Agardh as previously proposed by Ajisaka et al. (1995, p. 30). Secondly, we propose to synonymize *S.*

*myriocystum*, *S. elegans* Grev. *nom. illeg.*, *S. myriocystum* var. *elegans* (Greville) Grunow, and *S. cornigerum* Sonder ex Grunow with *S. polycystum* C. Agardh. Grunow (1915, p. 440-445) described numerous varieties and forms of *S. myriocystum* and *S. polycystum*. Diagnoses strongly suggest that these varieties should fall under *S. polycystum*, but Grunow's type specimens need to be examined before any such conclusion can be made. Conversely, *S. (polycystum* var.?) *horridulum* Grunow, described from Ovalau Is. in Fiji (Grunow 1874, p. 27), which is currently regarded as a synonym of *S. polycystum* (Guiry and Guiry 2009), was transferred by Grunow (1916a, p. 39) to *S. polyphyllum* var. *horridula* Grunow. The examination of the holotype specimen (W2221) led us to consider both varieties as synonyms of *S. polyphyllum* J. Agardh. Based on our examination, the type specimen of *S. torvum* J. Agardh (LD Hb. Ag. #2930) falls under the morphological variation range of *S. polyphyllum* as presented by Magruder (1988) from its type locality, and resembles the holotype specimen. We believe that *S. torvum* should be regarded as a synonym of *S. polyphyllum*. The examination of type specimens and several specimens newly collected of from herbarium collections also led us to consider *S. cristaefolium* C. Agardh as a heterotypic synonym of *S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh. Lastly, we suggest that *S. anapense* Setchell et Gardner, *S. binderi* Sonder, *S. crassifolium* J. Agardh, *S. crassifolium* var. *samoensis* Grunow, *S. echinocarpum* J. Agardh, and *S. fonanonense* Setchell et Gardner be recognised as heterotypic synonyms of *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh (see also taxonomic notes later in this paper).

#### ***New insights on Sargassum taxonomy.***

Our molecular analyses highlighted several ambiguities in the traditional section designation of the subgenus *Sargassum* (J. Agardh 1889, Abbott et al. 1988, Tseng and Lu 1992a, b, 1995a-c, 1997a, b). Based on nuclear *ITS-2* analyses, Stiger et al. (2000) suggested that *S. carpophyllum* belongs to the *Malacocarpicae* section without considering that this species is currently regarded as the type species of section *Zygocarpicae* subsection *Holozygocarpicae* Setchell (Abbott et al. 1988). In our phylogenies, *S. carpophyllum* representatives from New Caledonia and Japan always formed a distinct sister clade to the monophyletic *Malacocarpicae* group. *Sargassum polycystum* and *Sargassum herporhizum* were originally placed within the section *Malacocarpicae*, subsection *Racemosae* (J. Agardh) Tseng et Lu, series *Glandulariae* (J. Agardh) Tseng et Lu (J. Agardh 1889 and Setchell and Gardner 1924, respectively). *Sargassum polycystum* was later transferred to the section *Zygocarpicae* subsection *Holozygocarpicae* by Ajisaka et al. (1995) on the basis of holozygocarpic receptacles observed on Japanese plants, and Stiger et al. (2000) considered this species, with *S. myriocystum*, as the main representative of section *Zygocarpicae* in their analyses. More recently, Phillips et al. (2005) suggested transferring *S. polycystum* to the section *Acanthocarpicae* based on chloroplastic *rbcLS* DNA analyses. In our molecular analyses sequences of representative specimens of *S. polycystum* from several localities in the Pacific (Wallis, Fiji, Vanuatu, and the Solomon Islands) and Vietnam, and *S. stolonifolium* from Malaysia (type locality) always formed a clade distinct from the



*Malacocarpicae* and *Zygocarpicae* clades. This clade clustered as a sister clade to the *S. ilicifolium* group in *ITS-2*, partial *rbcLS*, and *cox3* analyses (clade C in Figs III.18, III.19 and III.20). Although Phang and Yoshida (1997, p. 63) did not identify the taxonomic placement of *S. stolonifolium*, they underlined its similarity to *S. polycystum* and *S. herporhizum*, especially in having horizontal branched stolons bearing secondary haptera, still they considered, however, these three entities as distinct. Our examination of diagnoses and types specimens confirmed that the three species are closely related, but not conspecific. Finally, on the basis of molecular results, along with morphological evidence and previous ambiguities of taxonomic placement, we propose a new section to place *S. polycystum* and the other species of the subgenus *Sargassum* exhibiting stolon-like branch systems.

***Polycystae sect. nov.***

*Sargassum* C. Agardh (1820), subgenus *Sargassum* (J. Agardh) Abbott, Tseng et Lu, section *Polycystae* Mattio et Payri. *sectio nova*; *Typus*: *S. polycystum* C. Agardh; *Allied species*: *S. herporhizum* Setchell et Gardner and *S. stolonifolium* Phang et Yoshida.

Diagnosis: *Pulvinarium disciforme vel conicum. Ab axis praecipui parte inferiore rami horizontales stoloniformes adsurgentes. Stolonum ramificationes explanatae, teretes vel compressae et ramosae, saepe cum minoribus hapteris ex quibus novae plantulae ori possunt. Rami minores superne foliis, vesiculis receptaculisque dense vestiti.*

Holdfast disc-like or conical. Lower part of main axis giving rise to stolon-like horizontal branches. Stolon-branches smooth, cylindrical to flattened and branched, often bearing secondary haptera from which a new plantlet may arise. Upper parts of secondary branches densely clothed with leaves, vesicles and receptacles.

Lastly, in our phylogenies, section *Acanthocarpicae* was represented by several Pacific specimens of *S. aquifolium* (= *S. crassifolium*, *S. binderi*, *S. echinocarpum*) and *S. ilicifolium* (= *S. cristaefolium*, *S. duplicatum*). In all analyses, the section resolved as polyphyletic (clade C and D) thus questioning its status. A more comprehensive dataset and a thorough revision of more *Acanthocarpicae* species are needed before this section can be conclusively re-arranged.

Past uncertainty associated with the placement of *S. polycystum* into an appropriate section reflects the limits of the traditional classification scheme of the subgenus *Sargassum*. It was developed through observations of fragmentary material and limited numbers of specimens, not representing species polymorphy; and species attribution to section or subsections is often ambiguous. According to Stiger et al. (2003), the traditional subdivision of the subgenus *Sargassum*, based on receptacles shape, cannot be maintained and a new classification must be constructed. We recommend that the subsections and series levels be abandoned and that new morphological key characters be chosen to fit the modern phylogeny at section level.

**Identification key for *Sargassum* species from the Solomon Islands, Vanuatu, Fiji, and Wallis.**

- 1. Axes cylindrical and spiny ..... 2
- 1. Axes slightly flattened and smooth ..... 3
- 2. Main axis without stolon-like branches, leaves small, mostly simple or bifid, bearing only few thin cryptostomata, and wavy in lateral view ..... *S. polyphyllum*
- 2. Main axis bearing stolon-like branches, leaves variable in size, simple, bearing numerous cryptostomata, and straight in lateral view ..... *S. polycystum*
- 3. Leaves obovate to elliptic, oblong or linear, margin deeply dentate to serrate often with a double row of serration, cryptostomata prominent mostly aligned ..... *S. aquifolium*
- 3. Leaves obovate to spatulate, ovate or orbicular, margin denticulate to erose or biserrate, apex often cup-shaped, cryptostomata thin, numerous and scattered ..... *S. ilicifolium*

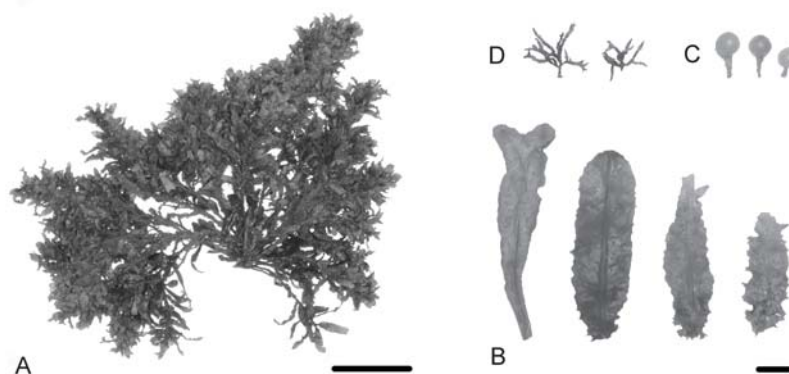
**Description of taxa**

***S. polyphyllum* J. Agardh (1848, p. 308)**

*Type locality:* Hawaii; *Type specimen:* Holotype, LD Hb. Ag. #02935 (Lund, Sweden); *Classification:* subgenus *Sargassum*, section *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al. ; *Synonyms:* *S. densum* Dickie, *S. incisum* Dickie, *S. polyphyllum* var. *densa* Grunow (on the authority of Magruder 1988, p. 80); *S. polyphyllum* var. *fissifolium* Grunow, *S. torvum* J. Agardh, *S. polyphyllum* var. *horridula* Grunow (this study); *References for south-western Pacific islands:* Grunow (1916a) as *S. polyphyllum* var. *horridula*; *Other references:* J. Agardh (1889), Magruder (1988), Ajisaka (1992, misidentified as *S. polyporum*), Kilar et al. (1992, misidentified as *S. polyporum*), Abbott and Huisman 2004; *Geographical distribution:* western and central Pacific Ocean (tropical and inter-tropical); *Habitat:* reef flats; *Representative material:* IRD1566, 1574 (Fiji); IRD 1611, 1613 (New Caledonia).

*Morphology* (Fig. III.21): Thallus bushy about 20 cm high; holdfast discoid to conical and smooth; main axis cylindrical and warty; cauline leaves wavy in lateral view, simple or bifid, margins entire to slightly irregularly serrate, midrib percurrent and raised above leaf surface, cryptostomata few, thin and scattered; secondary axes cylindrical and bearing numerous simple or “y” shaped spine-like protuberances; leaves simple to bifid, but sometimes divided several times, elliptic to oblong or oblanceolate, crisped in lateral view, undulate or twisted, petiole absent or very short almost always with spines, base oblique or rounded, margins undulate to serrate especially on lower parts of the leaves, midrib percurrent, slightly raised above the leaf surface, cryptostomata thin and scattered or rarely aligned on each side of the midrib, apex obtuse or rounded; vesicles spherical, smooth, sometimes with thin scattered cryptostomata, rarely with a small leafy crown, petioles short or the same size as vesicles, cylindrical of slightly flattened, often with spine-like protuberances or leaf-like; receptacles bisexual (female and male conceptacles in a same receptacle) in tight to open clusters, cylindrical, warty, branched, and smooth.

*Taxonomic notes:* Ajisaka (1992) identified some Japanese specimens as *S. polyporum* Montagne (1842, p. 250) and underline the similarity of his specimens to *S. polyphyllum* from Hawaii as described by Magruder (1988). He further suggests this species be transferred to synonymy of *S. polyporum*. Examination of the *S. polyporum* type specimen kept in PC (MA9220) underlined the lack of similarity to our specimens and Ajisaka's specimens. We thus believe *S. polyporum* Montagne to be different from *S. polyphyllum* J. Agardh and that Ajisaka's specimen should be identified as *S. polyphyllum*. According to Magruder (1988, p. 80), a lectotype for *S. polyphyllum* J. Agardh needs to be selected in the C. and J. Agardh's collection. After a thorough search in LD, we found only one specimen (LD Hb. Ag. #02935) representing the holotype designated by J. Agardh (1848, p. 308).



**Fig. III.21.** *Sargassum polyphyllum* J. Agardh morphology: thallus (a), leaves (b), vesicles (c), and bisexual receptacles (d). Scale bars: thallus 3 = cm, details = 5 mm.

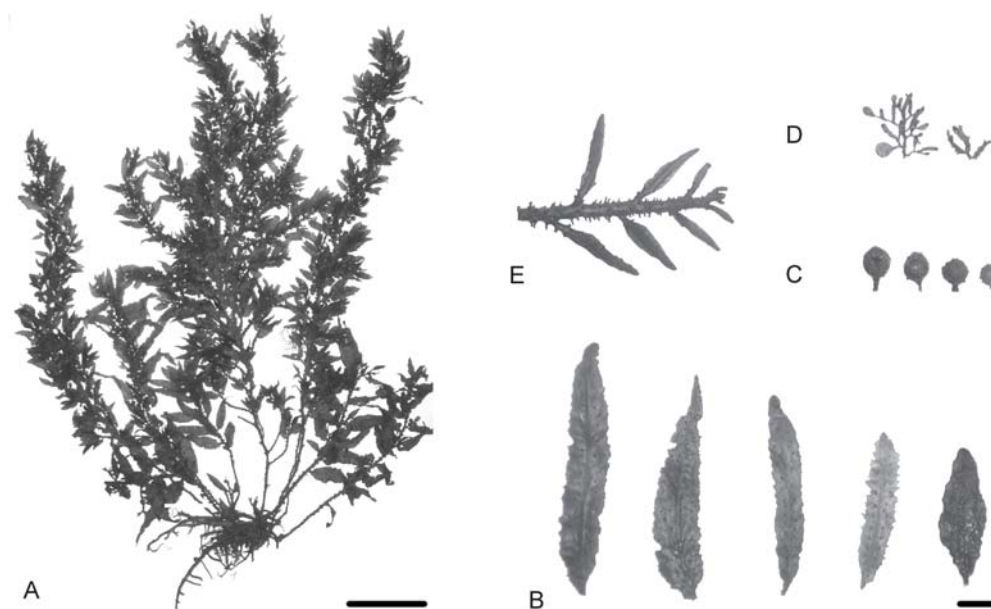
***S. polycystum* C. Agardh** (1824, p. 304)

*Type locality:* Sunda Strait, Indonesia; *Type specimens:* Syntypes, TCD 1108, 1109 (Dublin, Ireland); *Classification:* subgenus *Sargassum*, section *Polycystae* Mattio et Payri; *Synonyms:* *S. ambiguum* Sonder, *S. brevifolium* Greville, *S. pygmaeum* Kützting (on the authority of Tseng and Lu 1988, p. 47); *S. opacum* J. Agardh (on the authority of Ajisaka et al. 1995, p. 30); *S. myriocystum* J. Agardh, *S. elegans* Greville *nom. illeg.*, *S. myriocystum* var. *elegans* (Greville) Grunow, *S. cornigerum* Sonder ex Grunow (this study); *References for south-western Pacific islands:* Chapman (1971), Garbary et al. (1991), N'Yeurt (1996, 2001), N'Yeurt et al. (1996), South and Skelton (2003); *Other references:* Ajisaka et al. (1995), for more references see Guiry and Guiry (2009); *Geographical distribution:* worldwide, especially Indo-Pacific region; *Habitat:* shallow reef flats and rocky bottom; *Representative material:* IRD1556, 1571, 1590, 1599 (Fiji), IRD 1625, 1630 (Wallis), IRD 1640, 1642 (Vanuatu), IRD 1680 (the Solomon Islands).

*Morphology* (Fig. III.22): Thallus of variable size from 10 cm in exposed habitats to 1.5 m high in sheltered areas; holdfast small, discoidal or conical; main axis cylindrical and warty, bearing up to 10 stolon-like branches; stolon-like branches cylindrical or slightly flattened, smooth or with few “y”

shaped protuberances, exhibiting sometimes short leaf-like laterals or secondary haptera, tall thalli usually without stolon-like branches; secondary axes cylindrical, distichous and bearing numerous “y” shaped spine-like protuberances; leaves linear to lanceolate or oblong and straight in lateral view; petiole short, base cuneate, margins irregularly and finely serrate; midrib percurrent; cryptostomata thin, numerous and scattered on the leaf surface, apex acute or obtuse; vesicles spherical or slightly oval, very small, smooth or bearing prominent cryptostomata and a short spine-like mucron, petioles cylindrical, thin and long; receptacles unisexual (female and male receptacles on different plants), female receptacles simple or branched, cylindrical or slightly flattened, lanceolate, warty, bearing coarse spines, male receptacles simple or bifids, cylindrical, lanceolate, smooth or bearing few fine spines, possibly mixed with small vesicles.

*Taxonomic notes:* The Japanese specimen, identified by Stiger et al. (2000) as *S. myriocystum* (SAP073137) is a small fragment not resembling the type specimen. Its position in phylogenetic trees suggests it could belong to a sister species (unidentified here) of *S. polycystum*. J. Agardh (1889, p. 99) suggested *S. myriocystum* J. Agardh and *S. elegans* Greville *nom. illeg.* could be conspecific. *Sargassum elegans* was later renamed as *S. myriocystum* var. *elegans* (Greville) Grunow by Grunow (1915, p. 441) and *S. cornigerum* Sonder ex Grunow was noted by Grunow as *S. polycystum* var. *cornigera* (Sonder) Grunow in herbarium. In this study, *S. cornigerum* Sonder ex. Grunow, *S. elegans* Greville *nom. illeg.*, *S. myriocystum* J. Agardh and *S. myriocystum* var. *elegans* (Greville) Grunow are regarded as heterotypic synonyms of *S. polycystum*.



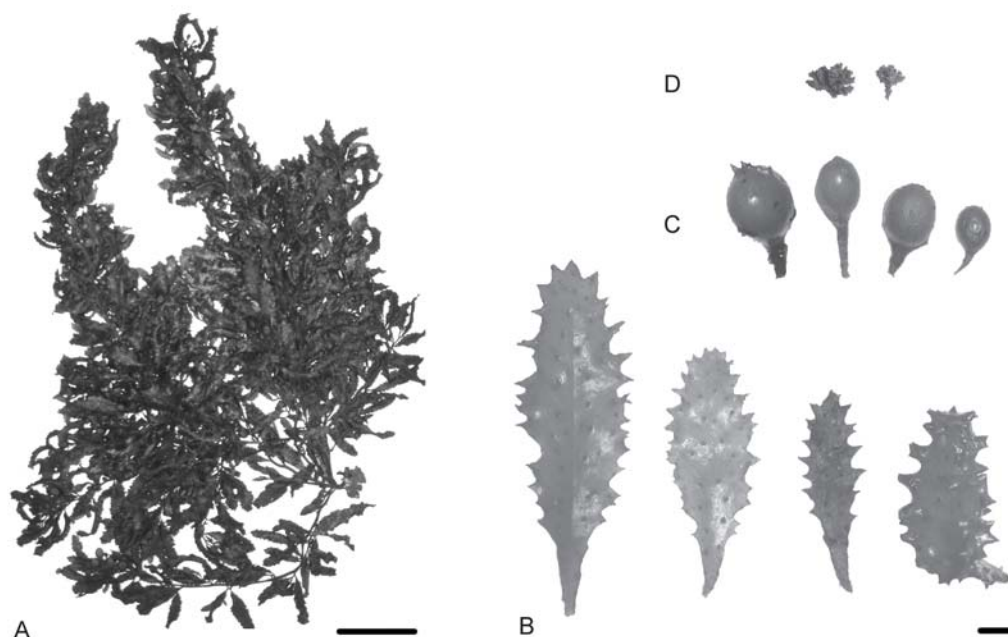
**Fig. III.22.** *Sargassum polycystum* C. Agardh morphology: thallus (a), leaves (b), vesicles (c), male (right) and female (left) receptacles (d), and stolon-like branch. Scale bars: thallus = 3 cm, details = 5 mm.

***S. aquifolium* (Turner) C. Agardh** (1820, p. 12-13)

*Basionym*: *Fucus aquifolius* Turner (1807, p. 111-112); *Type locality*: Strait of Sunda, Indonesia; *Type specimens*: Syntypes, BM563434; *Classification*: subgenus *Sargassum*, section *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al.; *Synonyms*: *S. anapense* Setchell et Gardner, *S. binderi* Sonder ex J. Agardh, *S. crassifolium* J. Agardh, *S. crassifolium* var. *samoensis* Grunow, *S. echinocarpum* J. Agardh, *S. fonanonense* Setchell et Gardner (this study); *References for south-western Pacific islands*: Chapman (1971, as *S. obovatum* and *S. duplicatum*), Garbary et al. (1991, as *S. ilicifolium*), South and Skelton (2003, as *S. echinocarpum*); *Other references* (as *S. echinocarpum*): J. Agardh (1889), Grunow (1915), Setchell (1935b), Womersley and Bailey (1970), Garrigue and Tsuda (1988), Magruder (1988), Abbott and Huisman (2004); *Geographical distribution*: probably throughout the Indo-Pacific region (tropical and sub-tropical); *Habitat*: Exposed reef flats; *Representative material*: IRD1557, 1581, 1587, 1592 (Fiji), IRD 1660, 1667, 1677 (the Solomon Islands), IRD 1681, 1682 (Vanuatu).

*Morphology* (Fig. III.23): Thallus shape irregular and slim about 30 to 40 cm high; holdfast discoid or conical; main axis cylindrical and warty; secondary axes slightly flattened to flattened and smooth; leaves light cashew brown to darker, thick and leathery, obovate to elliptic, oblong or linear, petioles short or absent, base cuneate often asymmetrical, apex obtuse, rounded or acute, margins dentate to serrate often with 2 rows of serrations in exposed habitats, midrib thick, short or running to  $\frac{3}{4}$  of the length of the leaf, cryptostomata relatively large, prominent, slightly raised above leaf surface, arranged in one or more rows on each side of the midrib but also scattered in wide leaves; vesicles' shape very variable, obovoid or spherical, smooth, with a short spine-like mucron, a leaf-like apical appendage or a leaf-like crown, petioles flattened or leaf-like, mostly longer but also shorter than vesicles; receptacles mostly bisexual (female and male conceptacles in a same receptacle) in dense clusters, warty, branched, slightly flattened, and bearing coarse spine-like protuberances at the apex; unisexual receptacles (female and male receptacles on different plants) rarely observed on Hawaiian specimens only (type locality): female receptacles flattened and stocky, oblong, simple or bifid with a deep dentate margin, male receptacles are cylindrical to slightly flattened, slender, bifid, bearing coarse spine-like protuberances on margins.

*Taxonomic notes*: The examination of the type specimens for *S. aquifolium*, *S. binderi*, *S. crassifolium*, and *S. echinocarpum* underlined their strong similarity. Given the observed morphological variation observed in specimens from the Pacific islands in this study and the work of Magruder (1988) on *S. echinocarpum*'s morphological variability, we recommend that *S. binderi* Sonder ex J. Agardh, *S. crassifolium* J. Agardh and *S. echinocarpum* J. Agardh be considered as synonyms of the earlier described *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh.



**Fig. III.23.** *Sargassum aquifolium* (Turner) C. Agardh morphology: thallus (a), leaves (b), vesicles (c), and bisexual receptacles (d). Scale bars: thallus = 3 cm, details = 5 mm.

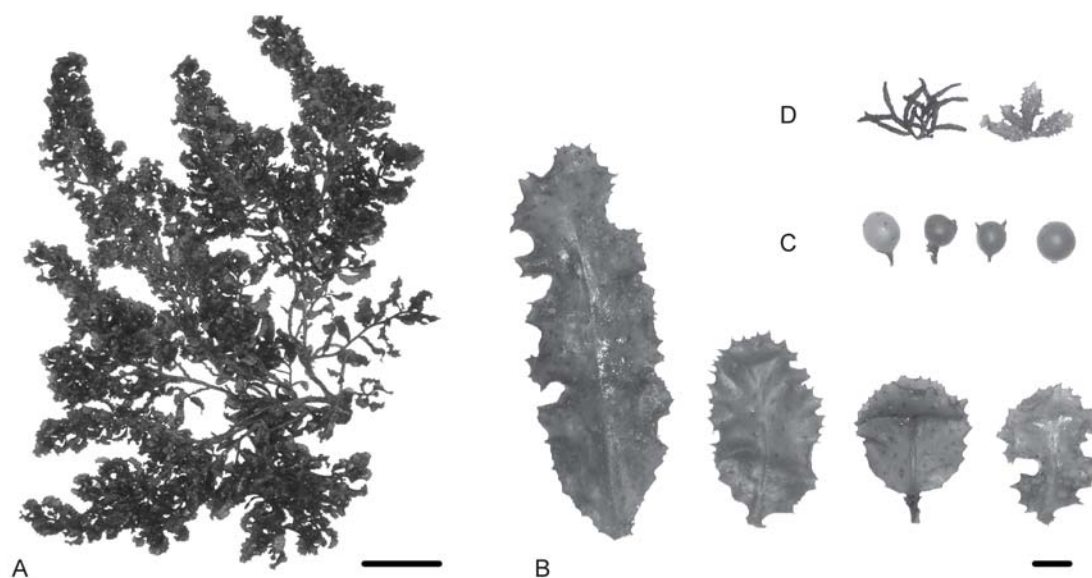
***S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh (1820, p. 11)**

*Basionym*: *Fucus ilicifolius* Turner (1807, p. 113-114); *Type locality*: Strait of Sunda, Indonesia; *Type specimen*: Holotype, BM562953; *Classification*: subgenus *Sargassum*, section *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott, Tseng et Lu; *Synonyms*: *S. berberifolium* J. Agardh (on the authority of Noro et al. 1994, p. 29); *S. duplicatum* Bory, *S. duplicatum* J. Agardh *nom. illeg.*, *S. ilicifolium* var. *duplicatum* J. Agardh (on the authority of Womersley and Bailey 1970, p. 296); *Fucus latifolius* Poiret *nom. illeg.* (on the authority of C. Agardh 1824, p. 297), *S. sandei* Reinbold (on the authority of Tsuda 1988, p. 60), *S. cristaefolium* C. Agardh (this study); *References for south-western Pacific islands*: Chapman (1971) as *S. duplicatum*, South and Skelton (2003) as *S. cristaefolium*; *Other references* (as *S. cristaefolium*): J. Agardh (1848, 1889), Grunow (1915), Womersley and Bailey (1970), Ajisaka et al. (1997), Tseng and Lu (1997a), for more references see Guiry and Guiry (2009); *Geographical distribution*: Indo-Pacific region; *Habitat*: shallow reef flats and rocky bottom; *Representative material*: IRD1562, 1569, 1578, 1586, 1588 (Fiji), IRD 1645, 1647 (the Solomon Islands).

*Morphology* (Fig. III.24): Thallus shape irregular; holdfast discoid or conical; main axis cylindrical and warty; secondary axes cylindrical to slightly flattened and smooth; leaves light brown to darker, thick and leathery in exposed habitats to thinner and crisped in more sheltered habitats, obovate to spatulate, ovate or orbicular, petioles short or absent, base rounded or oblique, apex obtuse, rounded or acute, often with a cup-shaped depression, margins denticulate, erose or biserrate, midrib thin, running to  $\frac{2}{3}$  of the length of the leaf or percurrent, cryptostomata thin and scattered over leaf surface; vesicles mostly spherical but sometimes ovate to pyriform, obovoid or spherical, smooth, with a short spine-like or ear-like mucron, petioles cylindrical to flattened, very short; receptacles mostly unisexual

(female and male receptacles on different plants) but some bisexual (female and male conceptacles in a same receptacle); female receptacles flattened and stocky, oblong to spatulate, simple or bifid with a deep dentate margin, male receptacles cylindrical, slender, simple or bifid, bearing thin spine-like protuberances on margins; bisexual receptacles in dense clusters, warty, branched, cylindrical to slightly flattened, and bearing coarse spine-like protuberances at margins or only at the apex.

*Taxonomic notes:* Several studies have underlined morphological similarities between *S. ilicifolium* and *S. cristaefolium* (Harvey 1834, Grunow 1915, Womersley and Bailey 1970). Moreover, Ajisaka & al. (1997) transferred *S. sandei* to the synonymy of *S. cristaefolium*, while Tsuda (1988, p. 60) proposed that the same species be regarded as a synonym of *S. ilicifolium*. The morphological variations observed between the two species, and leading to confusion, may be linked to habitat conditions (Womersley & Bailey 1970). Available studies on the polymorphy of both taxa (Soe-Htun & Yoshida, 1986; Ajisaka & al., 1997; Ajisaka, 2006) and our observations of specimens recently collected from New Caledonia, Fiji, and the Solomon Islands corroborate this latter hypothesis. Re-examination of *Sargassum ilicifolium* and *S. cristaefolium* type specimens led us to conclude that both taxa are part of the same species' morphological *continuum*. Given the anteriority of epithets, *S. ilicifolium* should be considered the current name.



**Fig. III.24.** *Sargassum ilicifolium* (Turner) C. Agardh morphology: thallus (a), leaves (b), vesicles (c), and male (right) and female (left) receptacles (d). Scale bars: thallus = 3 cm, details = 5 mm.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We would like to express our gratitude to Dr. T. Pickering for coordinating all LM collections in Fiji and for his precious help in the field. Thanks to A. Grüss for the field trip to Mana. The N.O Alis team and IRD divers are thanked profusely for their essential contribution during sampling activities in the

Solomon Islands, Vanuatu, and Fiji. We greatly acknowledge T. Sauvage for collecting Hawaiian specimens and C. Chauvet for providing specimens from Wallis. We are grateful to P. Borsa for kindly providing access to molecular laboratory facilities at IRD-Nouméa. We also thank M. Perret-Boudouresque for bibliographical assistance and B. de Reviers for his useful comments on taxonomy. The first author would like to express her gratitude to the herbarium curators who greatly assisted in locating the specimens used for this study: U. Passauer (W), P. Lassen (LD), B. De Reviers (PC), N. Harbottle (BISH), K. A. Miller (UC Berkeley), D. Chapman (UC Santa Barbara), M. E. Ramirez (SGO), C. Persson (GB), R. Nielsen (C), J. Seeto (SUVA-A), J. A. Bryant (BM), G. Lewis-Gentry (FH), M. Wynne (MICH) A. Millar, and G. Kraft (NSW). Thanks to Dr. Banfi for translating the latin diagnosis and to C. Wabnitz for improving the English of the manuscript and useful comments. We are grateful to the two reviewers for their usefull comments on the manuscript. L.M. was supported by a Province Sud (New Caledonia) Doctoral Research Scholarship, UMR 7158 (IRD-Nouméa, New Caledonia) and UMR6540 (COM, Marseille, France). Financial support for sampling in Fiji was provided by the French Embassy in Suva and the CRISP programme. Fieldwork was supported by the Santo 2006 expedition programme in Vanuatu, and the IRD programme in the Solomon Islands.

#### **REFERENCES**

[voir les références bibliographiques générales à la fin du manuscrit]



### 3. Le genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie

#### 3.1. Révision de la diversité du genre *Sargassum* en Nouvelle Calédonie.

Les travaux présentés dans ce chapitre ont été acceptés pour publication dans la revue *Journal of Phycology*:

Mattio, L. & Payri, C. E. *accepté a*. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from New Caledonia based on morphological and molecular analyses. *J. Phycol.*

##### 3.1.1. Résumé en français

*Sargassum* C. Agardh est un genre taxonomiquement complexe, distribué à l'échelle mondiale et recensé comme un des genres les plus riches de l'ordre des Fucales. Il est particulièrement abondant dans le Pacifique où un gradient de diversité décroissant d'ouest en est a été mis en évidence. La Nouvelle-Calédonie est reconnue comme un des « hot-spots » de la diversité du genre, néanmoins, les listes d'espèces disponibles pour cette région sont anciennes, incomplètes et n'ont pas encore été mises à jour des révisions taxonomiques récentes. Le but de cette étude était de réviser la diversité de la flore de *Sargassum* de Nouvelle-Calédonie et d'évaluer ses affinités géographiques avec les régions du Pacifique avoisinantes. Pour atteindre cet objectif, une méthode combinée utilisant des analyses morphologiques et ADN a été utilisée, et de nombreux spécimens types ont été examinés. Plus de 45 taxons sont listés dans la littérature disponible pour la Nouvelle-Calédonie, toutefois, la plupart d'entre eux ont été transférés en synonymie depuis leur publication, ou se sont avérés mal identifiés, et dans cette étude seulement 12 taxons ont été reconnus pour la Nouvelle-Calédonie. Ils appartiennent au subgen. *Sargassum* sect. *Binderianae* (J. Agardh) Mattio et Payri (2), sect. *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et Payri (2), sect. *Polycystae* Mattio et Payri (1), sect. *Sargassum* (4), sect. *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell (2), et au subgen. *Phyllotrichia* (1). La flore de *Sargassum* néo-calédonienne apparaît comme la plus riche après celle de la côte Pacifique de l'Australie avec laquelle elle montre une forte similarité, et partage des espèces avec toutes les régions avoisinantes. Une espèce, *S. turbinarioides* Grunow, est considérée comme endémique de Nouvelle-Calédonie. Par ailleurs, la faible diversité génétique observée entre plusieurs taxons polymorphiques appartenant à la sect. *Sargassum* est discutée.

**Note.** Ce travail représente le dernier article soumis pour publication au cours de la thèse. Par conséquent il tient compte de toutes les révisions taxonomiques proposées dans les autres papiers soumis pour publication au cours de la thèse.

3.1.2. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from New Caledonia based on morphological and molecular analyses.

**ABSTRACT**

*Sargassum* C. Agardh is a taxonomically difficult genus distributed worldwide and reported as the most species rich genus of the Fucales. It is especially abundant in the Pacific where decreasing species richness is reported to occur from west to east. New Caledonia has been recognised as one of the hotspots of *Sargassum* diversity; however, species lists available for this region are old, incomplete, and have not yet been updated in regard to the latest taxonomic revisions published. This study aimed at revising *Sargassum* diversity in New Caledonia, and to assess its geographical affinities with neighbouring Pacific regions. To address this, we used combined morphological and DNA analyses on new collections, and examined numerous type specimens. Although 45 taxa were listed in the literature, most of them were either transferred to synonymy since or misidentified, and in this study only 12 taxa were recognized as occurring in New Caledonia. They belong to the subgen. *Sargassum* sect. *Binderianae* (Grunow) Mattio et Payri (2), sect. *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et Payri (2), sect. *Polycystae* Mattio et Payri. (1), sect. *Sargassum* (4), sect. *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell (2), and subgen. *Phyllotrichia* (1). The New Caledonian *Sargassum* flora appeared as the second richest in the region after the Pacific coast of Australia with which it shown high similarity, and shared species with all neighbouring regions. One species, *S. turbinarioides* Grunow, is considered as endemic of New Caledonia. The low genetic diversity found among several polymorphic species belonging to sect. *Sargassum* is also discussed.

**Key Words:** biogeography; *cox3*; DNA phylogeny; endemic; *ITS-2*; *Phyllotrichia*; *rbcLS*; *Sargassum turbinarioides*; taxonomy

**Abbreviations:** *cox3*, cytochrome oxydase unit 3; *ITS-2*, Internal Transcribed Spacer 2; ML, Maximum Likelihood; MP, Maximum Parsimony; NJ, Neighbour Joining; *rbcLS*, RUBISCO operon.

**INTRODUCTION**

*Sargassum* C. Agardh (1820) is the species richest genus of the Fucales (Phaeophyceae). It is well represented worldwide except in cold waters, and constitutes the most common macroalgae found in tropical and subtropical regions of the Pacific (Phillips 1995, Guiry and Guiry 2009). Partly owing to its species richness, *Sargassum* has been recognized as a complex genus in critical need of taxonomical re-assessment (Abbott 1992). Guiry and Guiry (2009) recorded 584 current taxa, but the high phenotypic plasticity of the genus is a common source of confusion and accurate species

identification is often difficult (Kilar et al. 1992). The traditional classification system recognizes four subgenera: (i) *Phyllotrichia* (Aresoug) J. Agardh, (ii) *Bactrophyucus* J. Agardh, (iii) *Arthrophyucus* J. Agardh, and (iv) *Sargassum* (J. Agardh 1848, 1889, Womersley 1954, Abbott et al. 1988, Yoshida et al. 2004). These subgenera are in turn further subdivided into various sections or lower sub-divisions. *Bactrophyucus* and *Arthrophyucus* appear to be restricted to the northern and southern temperate latitudes respectively (Yoshida 1983), whilst *Phyllotrichia* is limited to Australia and neighbouring regions (Womersley 1954). *Sargassum* is the most diversified subgenus, and also has the broadest distribution, especially in intertropical regions. It has been recorded for almost all Pacific islands with increasing species diversity westward (Phillips 1995, Mattio et al. in press). Moreover, New Caledonia, Japan, China, Malaysia, and the Philippines have been recognized as hotspots of the subgenus' species diversity (Phillips 1995).

Recent *Sargassum* studies, using nuclear *ITS-2* and chloroplastic partial *rbcLS*-operon DNA markers separately, have led to changes in the taxonomical placement of several species originally belonging to the four subgenera (Stiger et al. 2000, 2003, Yoshida et al. 2004). Results from these studies also underlined several existing taxonomic ambiguities, particularly within subgen. *Sargassum* (Phillips and Fredericq 2000, Phillips et al. 2005). More recently, Mattio et al. (2008b, in press, accepted b), using a set of three markers including *ITS-2* and partial *rbcLS*-operon plus the mitochondrial *cox3*, produced more comprehensive phylogenies of subgen. *Sargassum*. The authors also pointed out the polyphyly of sect. *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al. Their study resulted in numerous new synonymies and the addition of two new sections based on the analysis of large data sets from a number of Pacific islands (Mattio et al. in press, accepted b). In light of these findings, subgen. *Sargassum* now currently includes five sections: (i) *Binderianae* (Grunow) Mattio et Payri, (ii) *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et Payri, (iii) *Polycystae* Mattio et Payri, (iv) *Sargassum* (= *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al.), and (v) *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell.

In New Caledonia, *Sargassum* species are among the most conspicuous algae inhabiting the lagoon, and constitute a key habitat, sheltering significant biodiversity (Rossier and Kulbicki 2000). In addition, their significant biomass (Mattio et al. 2008a) may represent currently untapped economic potential for pharmaceutical, cosmetic, and agro-food industries (Prud'homme van Reine 2002). Despite their ecological importance and economic potential, New Caledonian *Sargassum* species are poorly known (Mattio et al. 2008a). In her catalogue, Payri (2006) provided a revised phycological checklist, highlighting the need for a re-assessment of *Sargassum* species' taxonomy. The first records of New Caledonian *Sargassum* were published by Grunow (1915, 1916a, b) based on observations from his own collection gathered in 1884, and additional material collected from the eastern and southern coasts of New Caledonia by E. Vieillard between 1855 and 1867, and B. Balansa between 1869 and 1872. Grunow listed 25 taxa. Later Catala (1950) and May (1953, 1966), working on Catala's collections, added 15 new records from specimens collected in the lagoon near Noumea (southwestern New Caledonia). In their catalogue, Garrigue and Tsuda (1988) listed only 28 *Sargassum* taxa, only

partially considering Grunow's earlier studies. Later still, Noro and Abbott (1994) identified five additional records from G. Valet's collections, adding up to a total of 45 different *Sargassum* epithets for New Caledonia. However, no review of the taxonomical status of all *Sargassum* species listed as present in New Caledonian waters has ever been undertaken.

The aim of the present work was to re-assess New Caledonian *Sargassum* species, and to understand their geographical affinities with neighbouring Pacific regions. To address this, we examined extensive collections acquired over four years around New Caledonia using a two-pronged approach: (i) an in depth examination of species' morphology and DNA analyses on specimens collected locally, as well as (ii) the study of previously obtained voucher collections including numerous type specimens from worldwide origins. New Caledonian *Sargassum* diversity was then compared to that of neighbouring countries.

## MATERIAL AND METHODS

### *Study sites*

New Caledonia is located in the southwestern Pacific Ocean between 18°-23° S and 162°-168° E, 2500 km east of Australia (Fig. III.25). The New Caledonian economical zone includes a main island called "Grande Terre", the Loyalty Islands to the east, the Ile des Pins to the south, the atolls of Entrecasteaux to the north and several smaller islands or reefs including the Bellona and Chesterfield recifal plateform to the west. These localities totalize about 3500 km<sup>2</sup> of barrier reefs, which around Grande Terre (1750 Km<sup>2</sup>), enclose a wide lagoon with a mean depth of 20 meters (Andréfouët et al. 2007). We explored about 200 stations distributed around the above listed localities. Saxicolous samples of *Sargassum* were collected by SCUBA from a wide variety of habitats on reef flats, in lagoons, and on barrier reefs down to a depth 56 m. The largest *Sargassum* populations were located in the southwestern portion of the lagoon, on the lagoon floor between 7 and 20 m depth. They formed beds of various densities with canopies often reaching up to 1.5 m high. *Sargassum* beds were also frequently intermixed with *Hormorphysa cuneiformis* (J.F. Gmelin) P.C. Silva, *Cystoseira trinodis* (Forsskål) C. Agardh, and numerous members of the Dictyotales. *Sargassum* species were abundant on coastal and islets' reef flats, in exposed and sheltered areas, on boulders, sandy-rocky bottoms, or muddy environments, but were less prevalent on outer reef slopes.

### *Specimen collections and selection*

About 500 specimens were collected, mainly by the authors, at a number of coastal localities around Grande Terre (~180), the islets of the southwest lagoon (~150), Ile des Pins (~120), and the Loyalty Islands (~50), over a period of four years. Specimens were sorted out, morphologically studied and photographed (when possible) prior to being pressed as herbarium vouchers. Samples of fresh receptacles, if present, or apical tips were preserved in silicagel (Chase and Hills 1991) for later DNA

analyses. Specimens are housed in the IRD's phycological collection (IRD-A, Institut de Recherche pour le Développement –IRD-A1511-1529, 1531-1536, 1602-1624, 3903-4006, 4010-4021, and 4024-4357) in Noumea (New Caledonia) and duplicates are deposited in the cryptogamy collections at PC (Paris, France –PC0062805- PC0063004).

Complementary morphological analyses were performed on dried specimens. Features of taxonomical interest, such as the morphology of holdfasts, axes, leaves, vesicles, and receptacles (Yoshida 1983) were thoroughly examined. Reproductive features were identified on transversally sectioned receptacles using a freezing microtome and a light microscope (Olympus BH2). Groups of specimens representing a morphological *continuum* were considered as individual taxa. For DNA analyses, silicagel-preserved samples were selected (Table S1) to represent all New Caledonian taxa identified among the specimens collected for morphological study. Additional material, in the form of silicagel-preserved samples, was kindly provided by Dr W. Nelson for the Kermadec Islands (eight specimens) and Auckland (four specimens), and was included in DNA analyses. Additional taxa and types from worldwide localities were considered and compared to the New Caledonian collections.

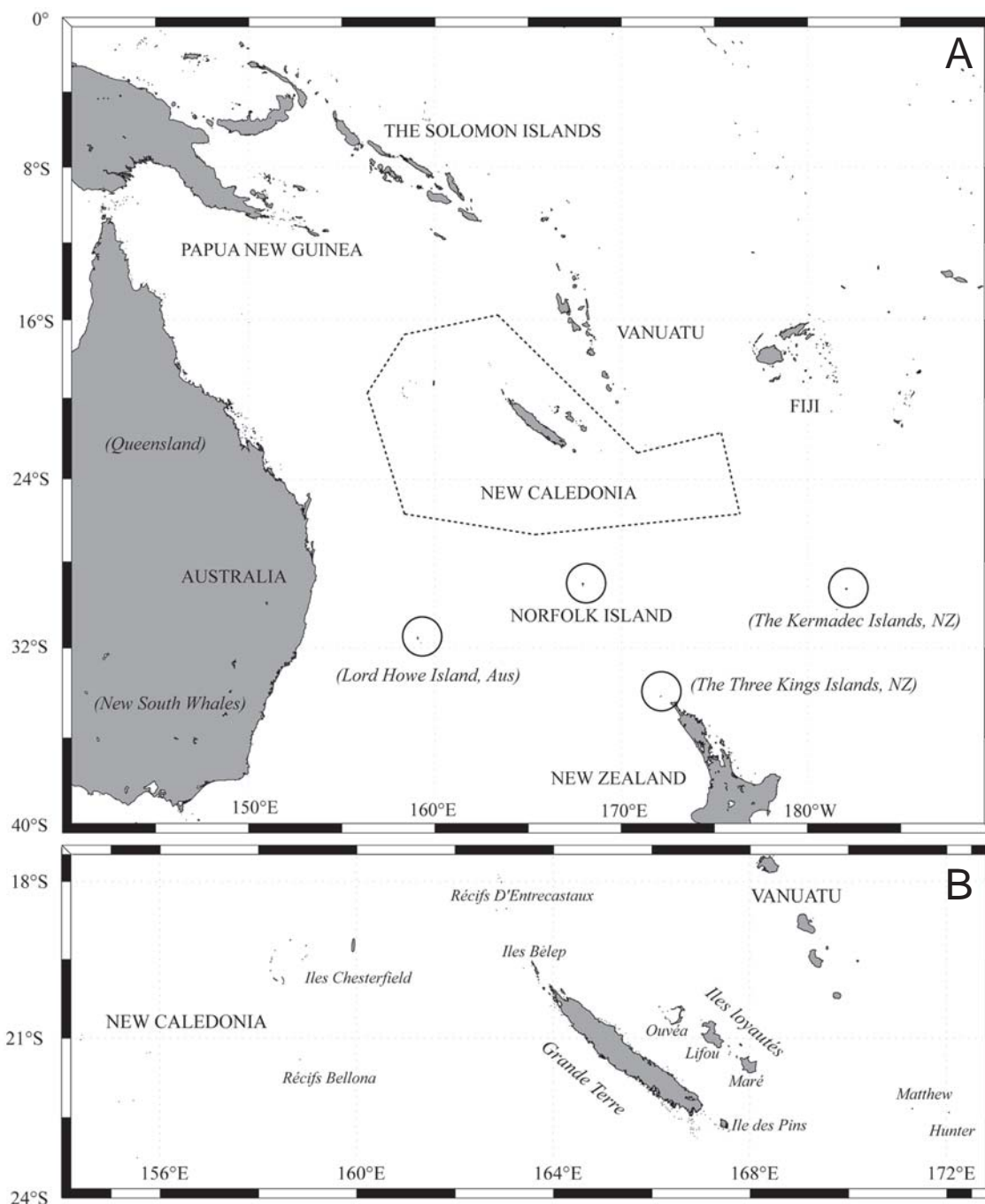
#### ***Species identification and geographical distribution***

Literature pertaining to the description and listing of species in the region (Grunow 1915, 1916a, b, May 1953, 1966, Garrigue and Tsuda 1988, Noro and Abbott 1994), studies including information on species' morphological variations (Magruder 1988, Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press, accepted b), and historical diagnoses of various species for the genus (*C.* Agardh 1820, 1824, Bory de Saint-Vincent 1828, Montagne 1843, 1845, J. Agardh 1848, 1889, Greville 1850, Grunow 1868, 1874, 1915, 1916a, b, Lucas 1935, Taylor 1945) were used for preliminary species identification. Historical herbarium collections including type specimens, specimens from type localities, and vouchers were thoroughly examined in order to confirm species names and revise previous records.

For the analysis of species' geographical distribution, we considered available data for neighbouring Pacific islands including Papua New Guinea, the Solomon Is., Vanuatu, Fiji, New Zealand (including the Kermadec Is., and the Three Kings Is.), Norfolk Is., Lord Howe Is., and the east coast of Australia [New South Wales (NSW) and Queensland (QSD)] (Fig. III.25). Species names recorded in the available literature were updated based on later nomenclatural revisions, mainly according to Guiry and Guiry (2009), but also Mattio et al. (2008b), Mattio et al. (in press, accepted b), and based on results from the present study. When available, illustrations or vouchers were analyzed to verify species' original identifications.

#### ***DNA processing and phylogenetic analyses.***

Silicagel-dried material was crushed in liquid nitrogen and total DNA extracted using the DNeasy Plant mini Kit (Qiagen GmbH., Hilden, Germany). All extracts were purified using the GeneClean kit III (Qbiogen Inc., Carlsbad, CA, USA) prior to PCR amplification. The nuclear *ITS-2*, chloroplastic



**Fig. III.25.** Geographic position of New Caledonia in the south-west Pacific (A) and map of the New Caledonian islands and reefs (B). Dashed line: Economical Zone of New Caledonia.

partial *rbcLS*, and mitochondrial *cox3* regions were amplified using primers listed in Mattio et al. (2008b). The 50  $\mu$ L PCR reaction mix contained 0.2  $\mu$ M of forward and reverse primers, 0.2 mM of each dNTP, 1.5 mM of  $MgCl_2$ , 5  $\mu$ L of reaction buffer, 2  $\mu$ L of purified template DNA, 1.25 units of *Taq* DNA polymerase (Sigma, Saint Louis, MI, USA), and ultra pure water. The reaction profile included: (i) an initial 1 min long step of denaturation at 94°C, (ii) 40 cycles of denaturation at 94°C for 40 s, (iii) primers' annealing (see Mattio et al. 2008b) for 30 s, (iv) extension at 72°C for 45 s, and (v) a final extension step at 72°C for 7 min. All PCR products were purified (GeneClean kit III,

Qbiogen) and sequenced by MacroGen (MacroGen Inc., Seoul, Korea) in both directions with PCR primers using the BigDye™ terminator method.

Nuclear *ITS-2* sequences were aligned using the BioEdit sequence alignment editor (Hall 1999) following the method used by Stiger et al. (2003) based on the secondary structure of sequences. Partial *rbcLS* and *cox3* sequences were aligned by eye. Neighbour Joining (NJ), Maximum Parsimony (MP), and Maximum Likelihood (ML) analyses were applied to all sequence alignments independently and to concatenated *ITS-2+rbcLS+cox3* sequences. NJ (Tamura-Nei, 1993) and MP (Random Addition Trees for 10 applications) analyses were carried out using MEGA4 software (Tamura et al. 2007); ML analyses were performed with PHYML software (Guindon and Gascuel 2003). FINDMODEL (available online at <http://www.hiv.lanl.gov>) was used to estimate the best fit model for alignments. The Tamura-Nei model + G was used for *ITS-2* and *rbcLS* alignments, the HKY model + G was used for the *cox3* alignment, and the GTR + G + I was used for the concatenated alignment. To estimate the robustness of internal nodes, bootstrap proportion (BP) values (Felsenstein, 1985) were computed using 1000 replicates for the NJ and MP analyses, and 100 replicates for the ML analysis. Based on results, robustness of nodes was ranked as strongly (BP ≥ 85%), moderately (BP 76–84%), or weakly supported (BP ≤ 75%). All trees were rooted with a sequence of *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh (Sargassaceae) as suggested by Stiger et al. (2000) and Mattio et al. (2008b).

**Table III.19.** Synonymies proposed in this study based on the examination of type specimens; details of diagnoses, type specimens, herbarium accessions and type localities are given in Tables S2 and S3.

Current epithet	Synonymy proposed in this study
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	<i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun. <i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> f. <i>glaucophylla</i> Grun.
<i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag.	<i>S. boryi</i> C. Ag. <i>S. boryi</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>neocaledonica</i> Grun.
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	<i>S. myriocystum</i> f. <i>horridula</i> Grun. <i>S. spinuligerum</i> var. <i>fissifolia</i> f. <i>humilis littoralis</i> Grun.
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>angustifolia</i> Grun. <i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>asperrima</i> Grun. <i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> Grun. <i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> f. <i>intermedia</i> Grun.

## RESULTS

### *Historical Collections and Nomenclature*

An in depth review of the available literature provided a list of 45 different *Sargassum* epithets recorded for to New Caledonia (Table S2). In total 124 specimens from historical collections were analyzed: they included 80 published vouchers - of which 27 were type specimens - and 44 additional unpublished vouchers collected from New Caledonia (Table S2). Types for species listed in Tables S2 and S3 yielded a total of 113 specimens representing 46 taxa from worldwide localities. The analysis

of New Caledonian taxa's morphological variation range, along with the study of types listed in Tables S2 and S3 led us to propose 11 new synonymies (Table III.19).

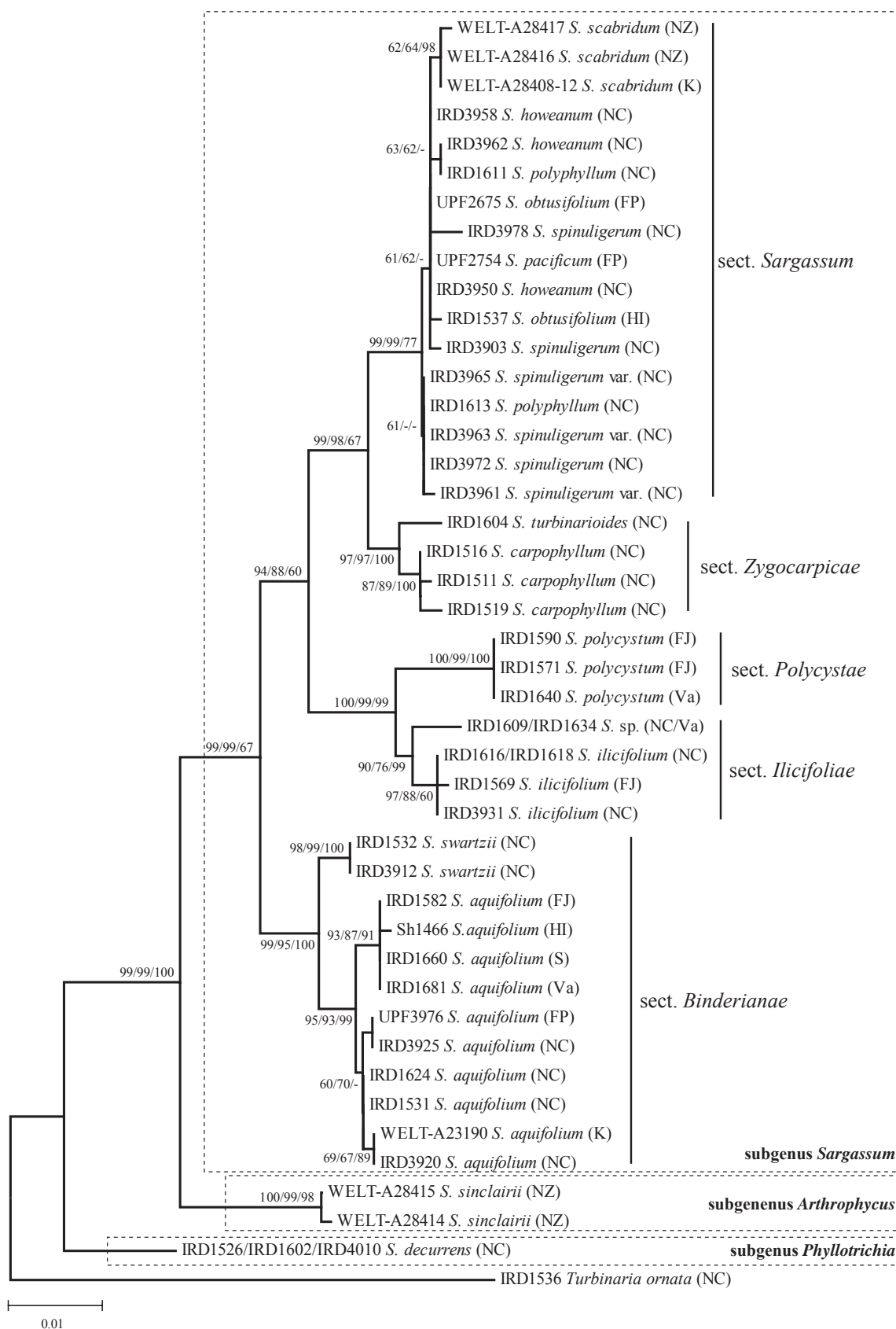
### ***Taxonomy and Phylogeny***

We distinguished 12 morphotypes based on the morphological analyses of more than 500 specimens collected for this study. All specimens sequenced in this work are listed in Table S1, together with their herbarium accession reference, collection site, date of sampling, and collector's names. In total 43 *ITS-2*, 33 partial *rbcLS*, and 33 *cox3* were obtained for New Caledonian samples, and were found to represent all taxa identified (Table S1). Additional sequences were obtained for specimens of *S. sinclairii*, *S. scabridum*, and *S. aquifolium* from New Zealand. GenBank sequences representing various species of subgen. *Sargassum* sect. *Binderianae*, sect. *Ilicifoliae*, sect. *Polycystae*, sect. *Sargassum*, and sect. *Zygocarpicae*, as well as subgenera *Arthrophyucus*, *Bactrophyucus*, and *Phyllotrichia* were selected among those published by Stiger et al. (2000, 2003), Phillips et al. (2005), Mattio et al. (2008b), Mattio et al. (in press, accepted b) and added to New Caledonia sequence alignments.

A total of 82 *ITS-2*, 62 partial *rbcLS*, 57 *cox3*, and 53 concatenate (*ITS-2+rbcLS+cox3*) sequences were aligned (alignments available on request to the first author); total lengths were 595 bp, 749 bp, 434 bp, and 1778 bp respectively, including gaps. The sequences for the partial *rbcLS*-operon included 513 bp of the flanking *rbcL*, the complete spacer (149-161 bp), and 65 bp of the flanking *rbcS*. NJ, MP, and ML analyses produced identical tree topologies for each alignment. Figure III.26 displays the NJ tree topology for the concatenated alignment (*ITS-2+rbcLS+cox3*), bootstrap values are indicated for each method (NJ/MLP/ML). Figures S1, S2, and S3 display the NJ topologies for *ITS-2*, *rbcLS* and *cox3* respectively.

Results showed the four subgenera *Arthrophyucus*, *Bactrophyucus*, *Sargassum*, and *Phyllotrichia* as weakly to strongly supported groups depending on the marker and method considered (Figs III.26, S1-S3). The subgen. *Sargassum* always formed a monophyletic group subdivided into five strongly supported clades, representing the five sections *Binderianae*, *Ilicifoliae*, *Polycystae*, *Sargassum*, and *Zygocarpicae* (Fig. III.26). Sequences for the 12 New Caledonian morphotypes were coherently distributed among these five clades and appeared as separate entities, with the exception of those clustering within the sect. *Sargassum* clade, which were weakly divergent. New Caledonian specimens clustering within the sect. *Sargassum* clade were identified to *S. spinuligerum* (including a vegetative form), *S. spinuligerum* var. *crispata*, *S. polyphyllum*, and *S. howeanum*. The sect. *Sargassum* clade also included sequences for the New Zealand *S. scabridum*; various GenBank sequences for *S. pacificum* and *S. obtusifolium*; *S. polyphyllum* from various Pacific islands (Phillips et al. 2005, Mattio et al. 2008b); and *S. alternato-pinnatum* from Japan (Stiger et al. 2003) (Figs S1- S3). New Caledonian specimens clustering within the sect. *Zygocarpicae* clade were identified to *S. carpophyllum*, and *S. turbinarioides*; they grouped with a GenBank sequence for *S. carpophyllum*





**Fig. III.26.** NJ tree based on concatenated *ITS-2+rbcLS+cox3* alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Herbarium accessions indicated, Genbank accessions recorded in Table III.19. Sampling area abbreviations: FJ, Fiji; FP, French Polynesia; HI, Hawaii; K, the Kermadec Islands; NC, New Caledonia; NZ, New Zealand; S, the Solomon Islands; Va, Vanuatu.

from Japan (Stiger et al. 2003, Fig. S1). New Caledonian specimens clustering within the sect. *Binderianae* clade were grouped into two main subclades which grouped sequences for specimens of *S. swartzii*, and *S. aquifolium* (Fig. III.26). The two New Caledonian *S. swartzii* representatives stand alone, while the representatives of *S. aquifolium* clustered with GenBank sequences for other representatives of this species from Japan (as *S. binderi*, and *S. crassifolium* in Stiger et al. 2003), and various Pacific islands (as *S. echinocarpum* in Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press) (Figs S1-S3). In the concatenate and *rbcLS* analyses (Fig. III.26 and S2), sequences for *S. aquifolium* were divided into two subclades. One re-grouped sequences available for specimens from Hawaii, Fiji, Vanuatu and the Solomon Islands and one re-grouped sequences available for specimens from French Polynesia, New Caledonia and the Kermadec Islands. New Caledonian specimens clustering within the sect. *Ilicifoliae*'s clade clustered into two subclades and were identified to two different taxa (Fig. III.26). The first set of specimens were identified to *S. ilicifolium*; while the second could not be conclusively assigned to any of the species studied here, and is referred to as *S. sp.* *Sargassum ilicifolium* clustered with GenBank sequences for the same species from Japan (as *S. duplicatum* in Stiger et al. 2003), and Fiji (Mattio et al. in press). New Caledonian sequences for *S. sp.* grouped with two GenBank sequences for the same taxon from the Solomon Islands and Vanuatu (as *S. sp.* in Mattio et al. in press) (Figs III.26, S1-S3).

A unique species belonged to subgen. *Phyllotrichia*. It was identified to *S. decurrens* and clustered with a GenBank sequence for *S. boryi* (Stiger et al. 2003) (Fig. S1), designated here as a synonym of *S. decurrens* (Table III.19).

To facilitate and streamline identification of New Caledonian *Sargassum*, we developed a key based on morphological characters used to distinguish between the 12 taxa (cf. Identification Key). Table III.20 and Figs. III.27-III.29 provide descriptions and illustrations of the 12 taxa's morphological variability.

### ***Biogeographical affinities***

We investigated the geographic distribution of New Caledonian *Sargassum* species based on revised lists for neighbouring countries, and shared species are recorded in Table III.21. *Sargassum* floras from the Solomon Islands, Vanuatu, and Fiji were recently revised (Mattio et al. in press). However, data available for New Zealand (Lindauer et al. 1961, Adams 1994, Nelson and Adams 1984, Adams and Nelson 1985), Norfolk Island (Laing 1900, Millar 1999), Lord Howe Island (Lucas 1935), Australia (Millar and Kraft 1994, Phillips and Price 1997), and Papua New Guinea (Coppejans et al. 1995, 2001) are old and/or in critical need of re-assessment. Species lists for these regions were corrected with respect to recent nomenclatural revisions (Guiry and Guiry 2009, Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press, accepted b, this study). For Papua New Guinea, we examined photos of vouchers published by Coppejans et al. (1995). Based on our photographic analysis we note the misidentification of *S. decurrens* as *S. heteromorphum*. In addition, the examination of WELT

**Table III.20.** Part A. Morphology of New Caledonian taxa (full species descriptions are available as supplementary material).

Taxa	<i>S. polyphyllum</i>	<i>S. spinuligerum</i>	<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i>	<i>S. howeanum</i>
<b>Thallus</b>	bushy up to 25 cm high	slender up to 70 cm high	bushy up to 45 cm high	bushy up to 50 cm high
<b>Holdfast</b>	discoïd to conical	discoïd to conical	discoïd to conical	discoïd to conical
<b>Axis</b>	cylindrical, slender, with numerous spines	cylindrical, slender, with some spines or smooth	cylindrical, slender, with some spines or smooth	cylindrical, slender, with some spines
<b>Leaves</b>	Fig. III.27a	Fig. III.27k	Fig. III.27j	Fig. III.27g
shape	simple to bifid, elliptic to oblong or oblanceolate	linear-lanceolate, simple or divided 2 to 3 times	oblong, simple, rarely bifid	slender, linear, divided 2 to 7 times
Length/width (mm)	4-36/1.5-9	10-55/2-9	22-60/8-24	25-50/0.8-3.5
Margins	undulate to serrate	entire or irregularly dentate	entire to slightly undulate	entire or slightly serrate
Midrib	percurrent	percurrent	percurrent	thin or inconspicuous
pedicel	very short, with spines	short and smooth	short and spiny	short and smooth
Basis	oblique or round	narrow, symmetrical or rarely asymmetrical	wide, symmetrical or rarely asymmetrical	narrow cuneate
Apex	obtuse or round	mainly acute	round	acute or round
Cryptostomata	thin, scattered	thin, few, scattered	thin, few, scattered	in rows
<b>Vesicles</b>	Fig. III.28b	Fig. III.28f	Fig. III.28f	Fig. III.28g
Shape	spherical or ovate, smooth	spherical, smooth	spherical, smooth	spherical, smooth
Pedicel	shorter or the same size as vesicles	shorter or the same size as vesicles	shorter or the same size as vesicles	the same size as vesicles or longer
Max. diameter (mm)	3.5	4	3.5	3
<b>Receptacles</b>	Fig. III.29i	Fig. III.29i	Fig. III.29i	Fig. III.29i
Shape	in tight to open clusters, cylindrical, compound, smooth	in tight to open clusters, cylindrical, compound, smooth	in tight to open clusters, cylindrical, compound, smooth	in tight to open clusters, cylindrical, compound, smooth
Max. length/width (mm)	6/0.9	7/1	6/1	5/1
Reproduction	monoecious	monoecious	monoecious	monoecious
<b>Systematic position</b>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Sargassum</i>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Sargassum</i>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Sargassum</i>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Sargassum</i>

**Table III.20.** Part B. Morphology of New Caledonian taxa (full species descriptions are available as supplementary material).

Taxa	<i>S. polycystum</i>	<i>S. carpophyllum</i>	<i>S. turbinarioides</i>	<i>S. decurrens</i>
<b>Thallus</b>	creeping, up to 60 cm high	slender, up to 1.5 m high	bushy, about 30 to 40 cm high	flat, up to 1 m high
<b>Holdfast</b>	discoidal or conical	discoid	conical	conical
<b>Axis</b>	cylindrical, muricate, with stolon-like axes	cylindrical, slender, smooth	cylindrical, slender or slightly flattened, smooth	flat, foliaceous, compound, distichous
<b>Leaves</b>	Fig. III.27c	Fig. III.27h	Fig. III.27i	Fig. III.30
shape	linear to lanceolate or oblong	linear-lanceolate	turbinate (trumpet like), or strongly spatulate	linear, simple or branched alternately in one plan up to 3 times
Length/width (mm)	3-19/0.5-5	25-45/2-5	6-17/5-13	20-45/1-5
Margins	irregularly and finely serrate	finely serrate	strongly or finely dentate	smooth
Midrib	percurrent	almost unpercurrent	unconspicuous	unconspicuous
pedicel	short and smooth	short and smooth	absent	absent
Basis	cuneate	cuneate asymmetrical	very narrow up to one half of the leaf	not constricted
Apex	apex acute or obtuse	acute or slightly round	round simple or with a double row of teeth	acute
Cryptostomata	thin, numerous, scattered	numerous, small, scattered	thick, scattered	unconspicuous
<b>Vesicles</b>	Fig. III.28a	Fig. III.28i	Fig. III.28c	Fig. III.30
Shape	spherical or slightly ovate, smooth	spherical or ovate, smooth or with a short spine-like mucro	spherical or ovate, smooth or with a turbinate leaf-like mucro	spherical, smooth or with a spine-like mucro
Pedicel	cylindrical, thin and longer than the vesicle	shorter or the same size than the vesicle	shorter than the vesicle, flattened, smooth	slightly flattened, of the same size than the vesicle, thin, smooth
Max. diameter (mm)	1.7	4	7	6
<b>Receptacles</b>	Fig. III.29e	Fig. III.29h	Fig. III.29f	Fig. III.29g and III.30
Shape	female receptacles simple or compound, cylindrical or slightly flattened, lanceolate; male receptacles simple or bifid, cylindrical, lanceolate	individual, lanceolate, simple or rarely bifid, mixed with small leaves and vesicles	Female receptacles stocky, in open clusters, basis cylindrical, apex flattened; male receptacles not observed	in racemose clusters, simple or occasionally bifid, lanceolate
Max. length/width (mm)	female: 5/2 – male: 7/1	5/1	5/0.9	6/0.9
Reproduction	dioecious	monoecious	dioecious	monoecious
<b>Systematic position</b>	subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Polycystae</i>	subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Zygocarpicae</i>	subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Zygocarpicae</i>	Subgen. <i>Phyllotrichia</i>

**Table III.20.** Part C. Morphology of New Caledonian taxa (full species descriptions are available as supplementary material).

Taxa	<i>S. aquifolium</i>	<i>S. swartzii</i>	<i>S. ilicifolium</i>	<i>S. sp.</i>
<b>Thallus</b>	coriaceous, up to 40 cm high	Slender, up to 40 cm high	Bushy, up to 40 cm high	Bushy, up to 30 cm high
<b>Holdfast</b>	discoid	conical	conical	conical to discoid
<b>Axis</b>	compressed to flattened, distichous	compressed to flattened, distichous	compressed, spirally arranged	compressed, spirally arranged, alternate,
<b>Leaves</b>	Fig. III.27f thick and coriaceous, obovate to elliptic, oblong or linear	Fig. III.27e thick, linear-lanceolate, to spatulate	Fig. III.27b thick, ovate to spatulate	Fig. III.27d thick, oblong-linear to ovate, simple or bifid
Length/width (mm)	15-59/13-22	25-50/1.2-4	12-42/7-14	15-39/4-12
<b>Margins</b>	coarsely dentate to serrate often with 2 rows of serrations in exposed habitats	entire to undulate or slightly dentate	denticulate, erose or biserrate	serrate to deeply dentate, erose or biserrate, some with a double margin
<b>Midrib</b>	well conspicuous, running halfway to the apex	unconspicuous or percurrent	thin, running halfway to the apex	evanescent near apex
<b>pedicel</b>	short and flattened or absent	short and flattened or absent	short and flattened or absent	short or absent
<b>Basis</b>	cuneate often asymmetrical	cuneate to attenuate	round or oblique	asymmetrical
<b>Apex</b>	obtuse, round or acute	acute	obtuse, round or acute, often with a cup-shaped depression	
<b>Cryptostomata</b>	prominent, in rows or scattered in wide leaves	slightly prominent, in rows or scattered	Thin, scattered	thin to prominent, scattered, rarely in rows
<b>Vesicles</b>	Fig. III.28e obovoid or spherical, smooth or with a spine-like mucro, or a leaf-like appendage, or a leaf-like crown	Fig. III.28j ovate, smooth or with a spine-like mucro	Fig. III.28d spherical, ovate or pyriform, smooth or with a short spine-like mucro	Fig. III.28h spherical, ovate to pyriform or potato-like, with a short spine-like mucro, or ear-like mucro, or leaf-like crown
<b>Pedicel</b>	flattened or leaf-like, longer or shorter than the vesicle	compressed, smooth, shorter or the same size than the vesicle	cylindrical to compressed, shorter than the vesicle	flattened, shorter than the vesicle, smooth or with a few spines
<b>Max. diameter (mm)</b>	5	5.5	4.5	7
<b>Receptacles</b>	Fig. III.29a in dense clusters, slightly flattened, branched 2 to 3 times	Fig. III.29b in dense clusters, slightly compressed, branched 2 to 3 times	Fig. III.29d Female: flattened, oblong to spatulate, margin dentate; male: cylindrical, slender, with spine-like protuberances	Fig. III.29c male: flattened, bifid, margin dentate, in cluster with leaves and vesicles; female: not observed
<b>Max. length/width (mm)</b>	6/1.3	2.6/1.2	6/1.2, male: 9/1	6/1.1
<b>Reproduction</b>	mostly monoecious	monoecious	mostly dioecious	dioecious
<b>Systematic position</b>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Binderianae</i>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Binderianae</i>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Ilicifoliae</i>	Subgen. <i>Sargassum</i> , sect. <i>Ilicifoliae</i>

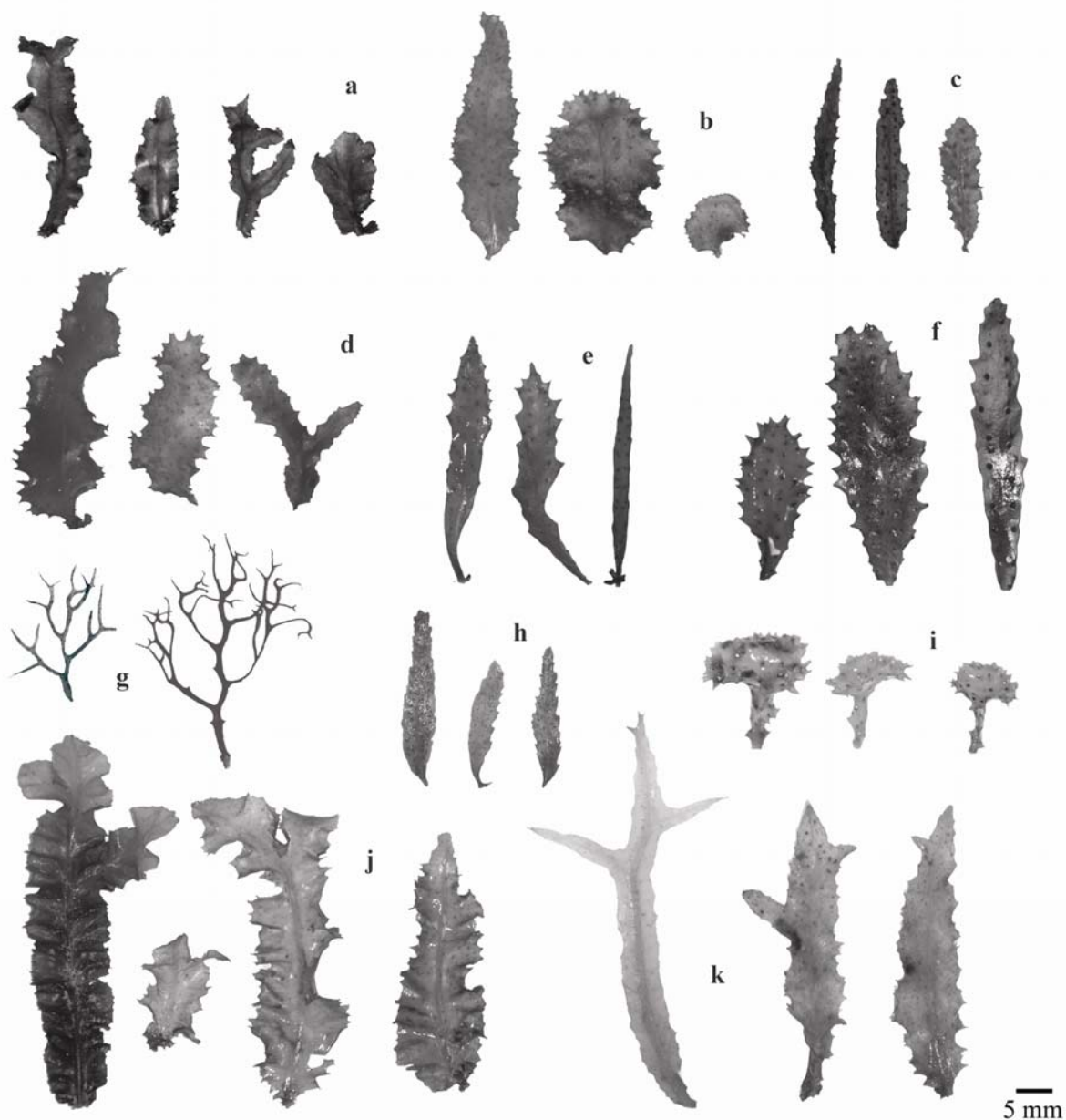
herbarium specimens, and DNA samples processed in this study allowed us to add *S. aquifolium* as present in the Kermadec Islands (New Zealand).

## DISCUSSION

### *Morphology vs. molecular*

The taxa belonging to sect. *Sargassum* studied here were genetically homogeneous for all three markers investigated (overall sequences divergence ranging from 0 to 0.275%) and could not be discriminated on the basis of their DNA sequences. This is true for New Caledonian taxa but also for taxa from other Pacific localities included in the analyses. Conversely, taxa from other sections were divergent enough (0.018-0.284% between taxa within section) to distinguish them. Moreover, the taxa identified as *S. aquifolium* (sect. *Binderianae*) showed two genetic groups correlated with geographical distribution: i) a northern strain occurring in Hawaii, Fiji, Vanuatu and the Solomon Islands, and ii) a southern strain occurring in French Polynesia, New Caledonia and the Kermadec Islands (Fig. III.26).

The low sequence polymorphism between taxa of sect. *Sargassum* may be explained by the occurrence of only one species showing a wide variety of morphological forms depending on its surrounding environment or ecological conditions. However, this hypothesis was rejected here since the four New Caledonian taxa of sect. *Sargassum* identified in this study were often found intermixed within the same bed, thus growing under similar conditions. An alternative hypothesis, which remains to be tested, suggests that the species are ongoing a recent and fast expansion. This hypothesis implies that the dispersion of genotypes within the Pacific was fast enough so that no or low genetic differentiation can yet be observed from the northwest (Hawaii) to the southeast Pacific (the Kermadec Islands). In this context, our results show that speciation of sect. *Sargassum* species may be too recent to produce genetic monophyletic species. Such a low genetic polymorphism, possibly linked to ongoing radiation, is known for *Fucus* species in the northern hemisphere (Leclerc et al. 1998, Serrão et al. 1999, Coyer et al. 2006). Although all traditional markers (phenotypic and phylogenetic) failed to discriminate between taxa forming the *F. ceranoides*, *F. spiralis*, and *F. vesiculosus* species complex, Billard et al. (2005) were able to separate the three taxa in Brittany (France) based on analyses using microsatellite markers. To date, no microsatellite marker have been found for the genus *Sargassum* (Engelen 2004). However, Cheang et al. (2008) demonstrated the utility of the *RubisCO* spacer to detect genetic variations in several populations of *S. hemiphyllum* (Turner) C. Agardh from the coasts of China, Korea and Japan. Recently, Coyer et al. (2006) and Engel et al. (2008) underlined the potential utility of analyzing mitochondrial intergenic sequences polymorphism for various Laminarialean and Fucooid species. These techniques could be useful to understand origin of the low genetic variation (as opposed to high morphological variations) observed among species of sect. *Sargassum*.

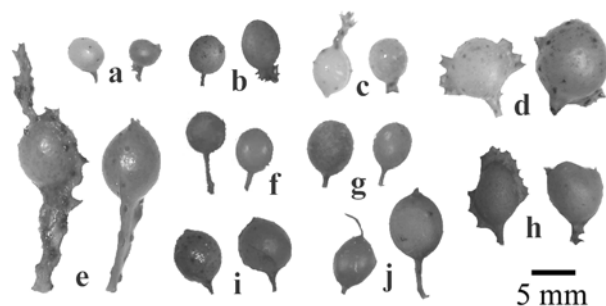


**Fig. III.27.** Leaves' morphology of New Caledonian taxa: a, *S. polyphyllum*; b, *S. ilicifolium*; c, *S. polycystum*; d, *S. sp.*; e, *S. swartzii*; f, *S. aquifolium*; g, *S. howeanum*; h, *S. carpophyllum*; i, *S. turbinarioides*; j, *S. spinuligerum* var. *crispata*; k, *S. spinuligerum*.

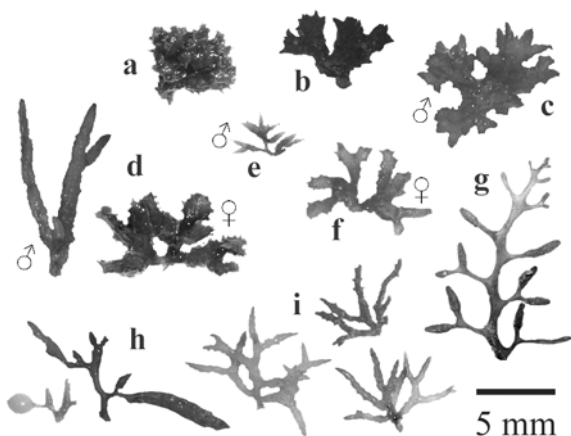
### **Sargassum diversity in New Caledonia**

Although 45 taxa were listed in the literature (Table S2), in this study only 12 different taxa were recognized as occurring in New Caledonia. DNA analysis' results were consistent with morphological identifications and confirmed species' taxonomical placement. Eleven taxa belonged to the various sections of the subgen. *Sargassum*, one belonged to the subgen. *Phyllotrichia*, while no representatives of subgen. *Bactrophyucus* or subgen. *Arthorphyucus* were found (Table III.21). Nine of the taxa identified confirm previous listings, whilst three taxa – *S. aquifolium*, *S. swartzii* and *S. sp.* - are considered as new records. The discrepancy registered between historical lists and species recorded in this study is based on several misidentifications by previous authors and changes in nomenclatural

status of some taxa over time. In addition, despite the number of taxa surveyed in this study, both morphological and DNA analyses failed to conclusively identify one of the taxa classified in sect. *Ilicifoliae* (*S.* sp.). This taxon could potentially represent a new species. However, considering the numerous unrevised species listed for the Indo-Pacific region, an in depth taxonomical re-assessment of *Sargassum* floras from this region is necessary before being able to confidently describe this taxon as new.



**Fig. III.28.** Vesicles' morphology of New Caledonian taxa: a, *S. polycystum*; b, *S. polyphyllum*; c, *S. turbinarioides*; d, *S. ilicifolium*; e, *S. aquifolium*; f, *S. spinuligerum* and *S. spinuligerum* var. *crispata*; g, *S. howeanum*; h, *S.* sp.; i, *S. carpophyllum*; j, *S. swartzii*.



**Fig. III.29.** Receptacles' morphology of New Caledonian taxa: a, *S. aquifolium*; b, *S. swartzii*; c, *S.* sp.; d, *S. ilicifolium*; e, *S. polycystum*; f, *S. turbinarioides*; g, *S. decurrens*; h, *S. carpophyllum*; i, *S. polyphyllum*, *S. howeanum*, *S. spinuligerum*, and *S. spinuligerum* var. *crispata*.





**Fig. III.30.** Morphology of *S. decurrens*. Thallus portion showing axis, leaves, vesicles and receptacles morphology.

### ***Grunow's New Caledonian Sargassum***

Womersley (1954) qualified as “fortunate” the fact that Grunow only described a few varieties of subgen. *Phyllotrichia* species. He also ventured that these varieties were mere developmental or ecological forms, quite unworthy of recognition (Womersley 1954). Yoshida (1987) critically assessed the Grunow collection of *Sargassum* subgen. *Bactrophycus* from W and concluded that recognition of subspecific taxa in the subgen. *Bactrophycus* was too premature and that more field research was needed. To date, the subgen. *Sargassum* has not been subject to a similar level of scrutiny despite the large number of varieties and forms listed in Grunow's (1915, 1916a, b) posthumous volumes. Here we re-considered taxa attributed by Grunow to New Caledonia. Although Grunow's collection is mainly located in W our analyses also included several specimens obtained from PC, TCD, BM, and C. This study listed 90 New Caledonian specimens studied by Grunow, representing 19 of the 25 taxa published in his posthumous work. Nineteen additional taxa, for which Grunow gave only taxonomic opinions on herbarium sheets, included 11 varieties and forms for which he never published valid descriptions. Many of Grunow's taxa have never been cited again in the literature nor critically re-examined prior to this study. Grunow's collection included 27 type specimens from New Caledonia (Table S2) and six additional types from other localities (Table S3); which, according to our morphological observations, were mostly misinterpretations (Table S2). Based on our observations on type material and in the field, as well as the analysis of literature, we also propose several new synonymies (Table III.20).

Grunow (1915, 1916a, b) recorded eight taxa at îlot Freycinet, an islet located near the harbour of Noumea. We recognized five species following the revision of Grunow's vouchers, but collected only rare specimens of *S. carpophyllum* from this locality. This species diversity loss may in part be explained by environmental changes registered over the last 130 years. It may also be correlated with increasing anthropogenic pressure on coastal environments and heavy shipping activities linked to the expansion Noumea's harbour.

**Notes on New Caledonian Phyllotrichia**

The available literature for New Caledonia lists six taxa traditionally attributed to subgen. *Phyllotrichia*: *S. boryi* C. Agardh (Stiger et al. 2000), *S. boryi* var. *angustissima* f. *neocaledonica* Grunow (Grunow 1915 p. 334), *S. decurrens* (R. Brown ex Turner) C. Agardh (Noro and Abbott 1994), *S. howeanum* Lucas (Noro and Abbott 1994), *S. scabripes* J. Agardh (May, 1953), and *S. verruculosum* (Mertens) C. Agardh *nom. illeg.* (Catala 1950). The broad sampling conducted in this study allowed us to collect specimens of only one *Phyllotrichia* taxon, which we identified to *S. decurrens*. The examination of the New Caledonian vouchers for the above listed *S. boryi* and *S. boryi* var. *angustissima* f. *neocaledonica*, as well as the clustering of the GenBank sequence for the New Caledonian specimen identified to *S. boryi* by Stiger et al. (2000) provided strong evidence that these taxa had previously been misidentified and are actually *S. decurrens*. Womersley (1954) proposed to regard *S. boryi*, and *S. scabripes* as heterotypic synonyms of *S. peronii* C. Agardh, and *S. decurrens* respectively. In this study, the examination of the type specimens for these four species as well as for *S. boryi* var. *angustissima* f. *neocaledonica* (Table S2 and S3) revealed strong morphological similarities. However, it underlined the difference of *S. peronii* in regard to the four other taxa. In the light of our observations on type material and in the field, we confirm *S. scabripes* as a synonym of *S. decurrens* and we propose *S. boryi*, and *S. boryi* var. *angustissima* f. *neocaledonica* as two additional synonyms of *S. decurrens* – and not as synonym of *S. peronii* as previously proposed by Womersley (1954).

Previous authors (Lucas 1935, Womersley 1954, Millar and Kraft 1994) mostly categorized *S. howeanum* as a member of subgen. *Phyllotrichia* with the exception of Goldberg and Huisman (2004) who suggested it should be classified among the sect. *Sargassum*. Our morphological examination of the *S. howeanum* type specimen, along with specimens from the type locality (Lord Howe Island) and numerous specimens from New Caledonia, underlined that this species should be classified within the sect. *Sargassum* of subgen. *Sargassum*. This placement was confirmed by DNA analyses' results, which systematically clustered sequences for the New Caledonian *S. howeanum* within the Sect. *Sargassum* clade. In addition, Catala (1950) could have misidentified *S. howeanum* as *S. verruculosum*, an Australian species also displaying highly divided lateral expansions. The close examination of *S. verruculosum* type specimen confirmed its absence from New Caledonian waters.

***Sargassum turbinarioides*, an endemic species?**

*Sargassum turbinarioides* was described by Grunow (1915 p. 395) from three fragments collected in Noumea, New Caledonia (syntypes W 164 and 165). This species has never been found at the type locality since. The specimens we examined in this study (IRD 1604, 1605, 4021), were collected only from one site at Ile des Pins (far south of Noumea) and were morphologically identical to the syntypes. Thus, either the species has entirely disappeared from Noumea, or more likely Grunow's specimens are drifts coming from Ile des Pins.

The morphological analysis of Grunow's syntypes and of recently collected specimens from Ile des Pins underlined the peculiar thinly turbinate nature of this species' leaves. They resemble those of *Turbinaria ornata* in overall shape, but the two species' habit is very different. On the other hand, the habit of *S. ilicifolium* (= *S. cristaefolium*) may resemble that of *T. ornata* (= *S. turbinatum* var. *ovatum* (Turner) C. Agardh) in exposed habitats (C. Agardh 1820, p. 13, L. Mattio pers. obs.). This morphological resemblance and the name given by Grunow may be a potential source of taxonomic confusion. Interestingly, Grunow also misidentified two specimens of *S. ilicifolium* collected from Noumea as syntypes of *S. turbinarioides* (PC-TA8840 and TA8841). Based on the literature, *S. turbinarioides* has also been recorded in a number of Indo-Pacific localities such as Vietnam (Pham-Hoang 1967), the Philippines (Trono 1992), and Seychelles (Kalugina-Gutnik et al. 1992). Examination of corresponding references and /or herbarium collections from these localities did not confirm the occurrence of the species in these countries, but instead highlighted the presence of *S. ilicifolium*. In addition, Ajisaka et al. (1997) compared Chinese specimens of *S. turbinatifolium* Tseng et Lu (1979) with specimens from the Philippines identified by Trono (1992) as *S. turbinarioides*. Ajisaka et al. (1997) considered *S. turbinarioides* syntypes as lost and assumed Grunow's diagnosis to be imprecise; they proposed *S. turbinarioides* as a *nomen ambiguum* be abandoned and replaced by *S. turbinatifolium*. The study of the original diagnosis of *S. turbinatifolium* and the examination of the type specimen (AST 76-1569) led us to consider this species as a heterotypic synonym of *S. ilicifolium* (Mattio et al. accepted b). As already discussed by Wynne (2002), we believe *S. turbinarioides* must be maintained as a distinct species. We further believe that *S. turbinarioides* should be considered as endemic to the Ile des Pins in New Caledonia.

### ***Species geographical affinities***

The New Caledonian *Sargassum* flora shares species with all neighbouring countries (Table III.21). Subgenus *Sargassum* (all sections) appears well represented in all localities, with New Caledonia appearing as the easternmost distribution limit for subgen. *Phyllotrichia* (*S. decurrens*). All taxa occurring in the Solomon Islands, Vanuatu, and Fiji are represented in New Caledonia. In contrast, only one species is common to New Caledonia and the northern island of New Zealand (*S. aquifolium*, this study), the Kermadec Islands (*S. aquifolium*, as *S. cristaefolium* in Nelson and Adams 1984), Norfolk (*S. aquifolium*, as *S. oligocystum* in Millar 1999), and Lord Howe (*S. howeanum*, Lucas 1935). Maximum similarity was found with the coast of Queensland where eight of the New Caledonian *Sargassum* species also occur (Table III.21). This is followed by Papua New Guinea, which shares five species with New Caledonia (Table III.21). Overall, with a total of 12 recorded taxa, the New Caledonian *Sargassum* flora appears as the second richest after the Pacific coast of Australia (Table III.21). This pattern highlights New Caledonia's critical geographical position at the limit of inter-tropical and temperate zones, and as intermediate between the continentally influenced Australian coast and the more oceanic coral reef islands.

**Table III.21.** Biogeographical affinities of New Caledonian species with neighbouring regions.

	New Caledonia	Papua New Guinea	Solomon Is.	Vanutu	Fiji	Kermadec Is. (NZ)	New Zealand (North Island)	Norfolk Is.	Lord Howe Is. (Aus)	New South Wales (Aus)	Queensland (Aus)
<i>S. aquifolium</i>	X	X	X	X	X	X		X			X
<i>S. carpophyllum</i>	X									X	X
<i>S. decurrens</i>	X	X								X	X
<i>S. howeanum</i>	X							X			
<i>S. ilicifolium</i>	X	X	X		X	X	X				X
<i>S. polycystum</i>	X	X	X	X	X						X
<i>S. polyphyllum</i>	X				X						X
<i>S. sp.</i>	X		X	X							
<i>S. spinuligerum</i>	X									X	X
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i>	X										
<i>S. swartzii</i>	X	X									X
<i>S. turbinarioides</i>	X										
No. of shared species		5	4	3	4	2	1	1	1	3	8
% of shared species	100	41.6	33.3	25	33.3	16.7	8.33	8.33	8.33	25	66.7
Total species per region	12	7	4	3	4	3	6	8	7	26	51

The geographical distribution discussed here is based on data of varying taxonomic reliability. Records available from the Solomon Islands and Fiji were recently revised using new collections, DNA analyses, and the study of types and vouchers from the available literature (Mattio et al. in press). Mattio et al. (in press) also provide the two first species records for Vanuatu, but more field work is needed to assess total species diversity for this locality. Records available for Papua New Guinea are based on relatively recent collection, but according to Coppejans et al. (1995) most of the authors' collection remains unidentified due to high polymorphy. Although New Zealand's *Sargassum* flora (including Kermadec and the Three Kings Islands) has received more attention (Lindauer et al. 1961, Adams and Nelson 1985, Nelson and Adams, 1984, 1987, Nelson et al. 1991, Adams 1994), nomenclatural revisions and DNA studies are needed to confirm species diversity and phylogenetic relationships with other Pacific species. Other *Sargassum* floras are in critical need of re-assessment. This is especially true of the Norfolk Island *Sargassum* flora, which was first studied by Laing at the turn of the 19<sup>th</sup> century (Laing 1900); and subsequently re-examined by Millar in 1999. In his work Millar (1999) annotated Laing's checklist and suggested that some records were in need of revision. The Australian *Sargassum* have received the attention of numerous authors (J. Agardh 1889, Lucas 1936, Lewis 1985, Womersley 1954, 1987, 2004, Huisman and Walker 1990 ), and the most recent checklists record 26 (Millar and Kraft 1994), and 51 (Phillips and Price 1997) species in New South Wales' (including Lord Howe Island) and Queensland's Pacific coasts respectively. These lists mainly consist of compilations from previous records, and their respective authors have strongly recommended their thorough revision. Amendments should be conducted using (i) new collections to

assess the morphological variations of local taxa, and (ii) DNA analyses to study species' phylogenetic relationships. Herbarium collections, including vouchers and type specimens, also need to be re-assessed to exclude erroneous records and revise species names.

The present work has underlined inadequacies between *Sargassum* morphology and genetic divergence, thus raising questions concerning the origin of these inadequacies. Explanations may include recent and fast expansion. Such hypothesis needs to be explored using more variable markers to achieve higher genetic resolution. A more accurate description of species distribution in the Pacific would also further our understanding of species' biogeographical origins. Such work would only be possible were it to be preceded by the thorough revision of floras for westernmost Pacific localities such as Australia and Papua New Guinea, but also Indonesia, the Philippines, Vietnam, and China, for which numerous *Sargassum* species have been recorded.

**Identification Key for the New-Caledonian *Sargassum* subgenera, sections and species.**

- 1. Axes strongly flattened and foliaceous (subgen. *Phyllotrichia*)..... *S. decurrens*
- 1. Axes not foliaceous (subgen. *Sargassum*)..... 2
- 2. Axes cylindrical and slender ..... 3
- 2. Axes slightly compressed to flattened ..... 9
- 3. Axes smooth (sect. *Zygocarpicae*) ..... 4
- 3. Axes with spines..... 5
- 4. Leaves lanceolate to linear, finely serrate and delicate ..... *S. carpophyllum*
- 4. Leaves turbinate, coarsely dentate and coriaceous..... *S. turbinarioides*
- 5. Stolon-like branches arising from main axis, leaves straight in lateral view, densely spotted with cryptostomata (sect. *Polycystae*) ..... *S. polycystum*
- 5. Stolon-like branches absent, leaves wavy in lateral view, cryptostomata scarce (sect. *Sargassum*).. 6
- 6. Axes densely clothed with “Y” shaped spines, leaves small, simple or divided 2 to 4 times ..... *S. polyphyllum*
- 6. Axes with spines scarce, more densely clothed on younger parts..... 7
- 7. Thallus broad and bushy..... 8
- 7. Thallus slim and denudate ..... *S. spinuligerum*
- 8. Leaves simple, broad and crispate..... *S. spinuligerum* var. *crispata*
- 8. Leaves highly divided very narrow ..... *S. howeanum*
- 9. Axes distichously arranged, cryptostomata large and aligned on each side of the midrib ..... (sect. *Binderianae*)..... 10
- 9. Axes alternately and spirally arranged, cryptostomata thin and dispersed (sect. *Ilicifoliae*) ..... 11
- 10. Leaves deeply dentate, spatulate, margin possibly double ..... *S. aquifolium*
- 10. Leaves slightly serrate, or entire, linear, margin simple..... *S. swartzii*
- 11. Leaves coriaceous, spatulate to rounded or ovate, margins dentate, apex possibly cup-shaped..... *S. ilicifolium*
- 11. Leaves thin, oblong, margins serrate, apex simple..... *S. sp.*

**ACKNOWLEDGMENTS**

We would like to acknowledge the IRD divers team and boat pilots for their contribution to this work through kind and careful assistance. Thanks also to all collectors who have contributed to the study: C.

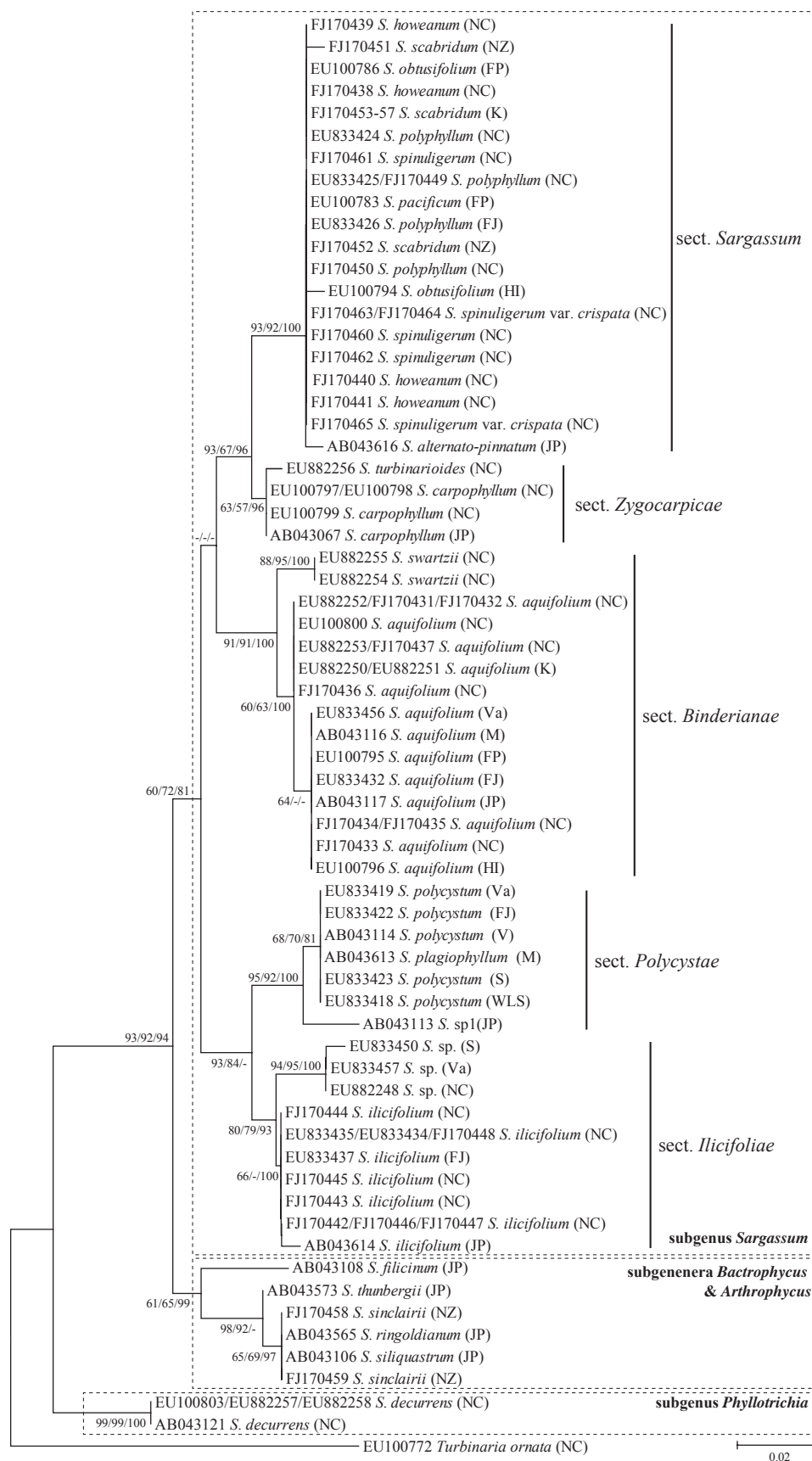
Bertault, G. Lasne, and especially Dr W. Nelson for providing specimens from New Zealand. LM expresses her gratitude to all curators involved in the search and loans of specimens. We are also indebted to Mrs Boudouresque- Perret (UMR6540) for bibliographic assistance. C. Wabnitz is thanked for improving the English of the manuscript and useful comments. LM was supported by a Province Sud (New Caledonia) Doctoral Research Scholarship, a grant from the Ministère de l’Outre Mer (MOM), UMR 7138 (IRD-Noumea, New Caledonia), and UMR6540 (COM, Marseille, France).

## REFERENCES

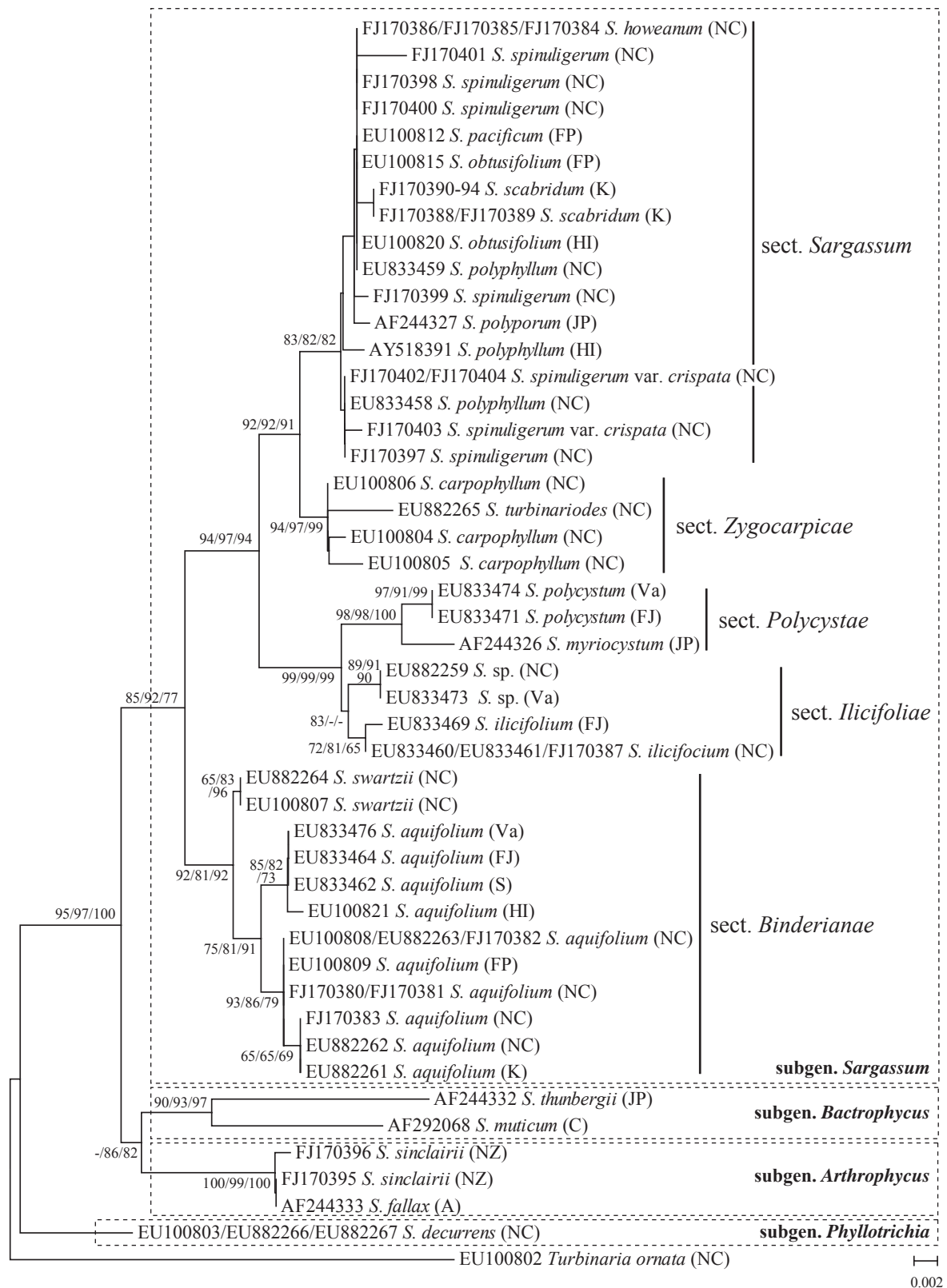
[voir les références bibliographiques générales à la fin du manuscrit]

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

<b>Fig. S1</b> (NJ tree based on <i>ITS-2</i> alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Sampling area abbreviations: see Table S1 footnotes.).....	<b>p. 205</b>
<b>Fig. S2</b> (NJ tree based on partial <i>rbcLS</i> -operon alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Sampling area abbreviations: see Table S1 footnotes.) .....	<b>p. 206</b>
<b>Fig. S3</b> (NJ tree based on <i>cox3</i> alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Sampling area abbreviations: see Table S1 footnotes).....	<b>p. 207</b>
<b>Table S1</b> ( <i>Sargassum</i> taxa from New Caledonia and other localities included in DNA analyses, with herbarium accessions, collection or publication details, and GenBank accessions.) .....	<b>p. 208</b>
<b>Table S2</b> ( <i>Sargassum</i> taxa listed in the available literature for New Caledonia, bibliographic source, collection locality in New Caledonia, herbarium accessions of vouchers and types, and revised epithets according to their status and our examination of vouchers.).....	<b>p. 211</b>
<b>Table S3</b> (Additional type specimens examined with diagnosis references, type localities, herbarium accession and taxonomic revisions according to published literature and the present study.).....	<b>p. 214</b>
<b>New Caledonian species description</b> .....	<b>p. 216</b>

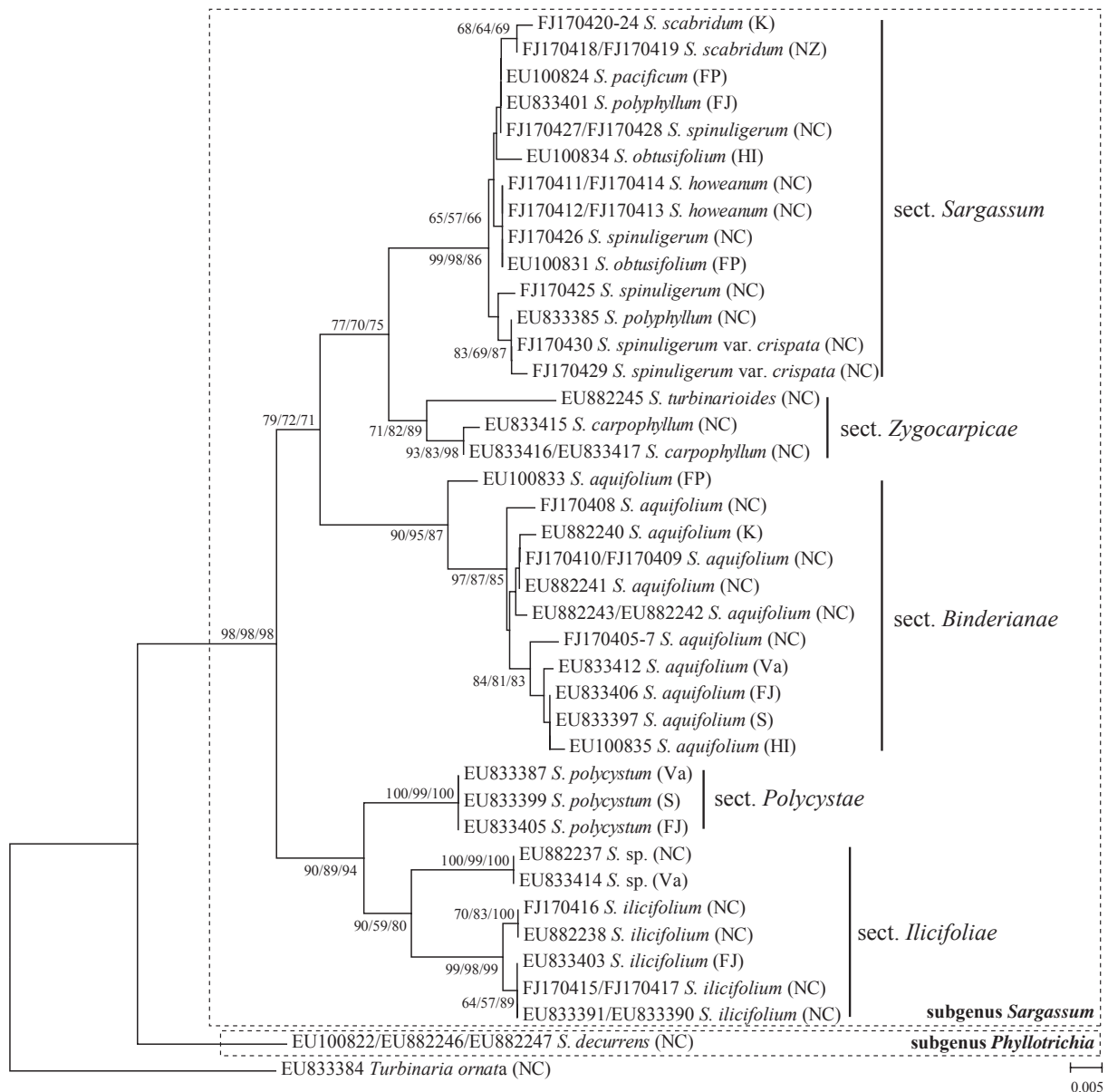


**Fig. S1.** NJ tree based on *ITS-2* alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Sampling area abbreviations: see Table S1 footnotes.



**Fig. S2.** NJ tree based on partial *rbcLS*-operon alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Sampling area abbreviations: see Table S1 footnotes.





**Fig. S3.** NJ tree based on *cox3* alignment, BP indicated for NJ/MP/ML methods when above 50. Sampling area abbreviations: see Table S1 footnotes.

**Table S1.** *Sargassum* taxa from New Caledonia and other localities included in DNA analyses, with herbarium accessions, collection or publication details, and GenBank accessions.

Taxon	Voucher	Collection site <sup>(a)</sup>	Collection <sup>(b)</sup> or publication details	ITS-2	rbcLS	cox3
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3927	NC, Baie tortues	Jul-05, LM	<b>FJ170433</b>	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3994	NC, Côte Oubliée	Mar-07, CP	-	<b>FJ170382</b>	<b>FJ170408</b>
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3928	NC, Ile des Pins	Nov-05, LM	<b>FJ170436</b>	-	<b>FJ170409</b>
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3914	NC, Ile des Pins	Dec-05, CP	<b>FJ170431</b>	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3916	NC, Ile des Pins	Dec-05, LM	<b>FJ170432</b>	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1622	NC, Ile des Pins	Mattio et al. in accepted b	EU882252	EU882262	EU882241
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1531	NC, Ile des Pins	Mattio et al. 2008b as <i>S. echinocarpum</i>	EU100800	EU100808	EU882243
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3920	NC, île Nouaré	Oct-05, LM	<b>FJ170437</b>	<b>FJ170383</b>	<b>FJ170410</b>
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1624	NC, île Nouaré	Mattio et al. in accepted b	EU882253	EU882263	EU882242
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3925	NC, Ouano	Jun-05, LM	<b>FJ170434</b>	<b>FJ170380</b>	<b>FJ170405</b>
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3948	NC, Prony	Jun-07, GL	-	-	<b>FJ170406</b>
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3949	NC, Prony	Jun-07, GL	<b>FJ170435</b>	<b>FJ170381</b>	<b>FJ170407</b>
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	IRD1516	NC, Basse de Taui	Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press	EU100799	EU100806	EU833416
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	IRD1511	NC, îlot Feycinet	Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press	EU100797	EU100804	EU833415
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	IRD1519	NC, îlot Porc Epic	Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press	EU100798	EU100805	EU833417
<i>S. decurrens</i> C. Ag.	SAP073149	NC	Stiger et al. 2000 as <i>S. boryi</i>	AB043121	-	-
<i>S. decurrens</i> (Brown ex Turn.) C. Ag.	IRD4010	NC, île aux Canards	Mattio et al. accepted b	EU882257	EU882266	EU882246
<i>S. decurrens</i> (Brown ex Turn.) C. Ag.	IRD1526	NC, îlot Konduyo	Mattio et al. 2008b	EU100803	EU100803	EU100822
<i>S. decurrens</i> (Brown ex Turn.) C. Ag.	IRD1602	NC, îlot M'Bo	Mattio et al. accepted b	EU882258	EU882267	EU882247
<i>S. howeanum</i> Lucas	IRD3958	NC, île aux Canards	May-05, LM	<b>FJ170439</b>	<b>FJ170385</b>	<b>FJ170412</b>
<i>S. howeanum</i> Lucas	IRD3950	NC, îlot Maître	Sept-05, LM	<b>FJ170441</b>	<b>FJ170386</b>	<b>FJ170414</b>
<i>S. howeanum</i> Lucas	IRD3962	NC, Ouano	Jun-05, LM	<b>FJ170438</b>	<b>FJ170384</b>	<b>FJ170411</b>
<i>S. howeanum</i> Lucas	IRD3955	NC, Rocher voile	May-05, LM	<b>FJ170440</b>	-	<b>FJ170413</b>
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3931	NC, Crouy	Jun-06, LM	<b>FJ170443</b>	<b>FJ170387</b>	<b>FJ170416</b>
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3938	NC, Ile des Pins	Nov-05, CP	<b>FJ170446</b>	-	<b>FJ170417</b>
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3944	NC, Ile des Pins	Nov-05, CP	<b>FJ170447</b>	-	-
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3935	NC, Ile des Pins	Dec-05, LM	<b>FJ170442</b>	-	<b>FJ170415</b>
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1616	NC, Ile des Pins	Mattio et al. in press	EU833435	EU833460	EU833391
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3908	NC, île Nouaré	Oct-05, LM	<b>FJ170448</b>	-	-
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1618	NC, île Nouaré	Mattio et al. in press	EU833434	EU833461	EU833390
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD3930	NC, île aux Canards	May-05, LM	<b>FJ170444</b>	-	-
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1620	NC, Rocher voile	May-05, LM, Mattio et al. accepted b	<b>FJ170445</b>	-	EU882238
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD3966	NC, Tiakan	Aug-05, CB	-	-	-
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	IRD3968	NC, Ile des Pins	Nov-05, CP	<b>FJ170450</b>	-	-
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	IRD3953	NC, îlot M'Bo	Jul-05, LM	<b>FJ170449</b>	-	-

<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	IRD1613	NC, flot Maître	Mattio et al. in press	EU833424	EU833458	EU833385
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	IRD1611	NC, Ouano	Mattio et al. in press	EU833425	EU833459	-
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	IRD3972	NC, Ile des Pins	Dec-05, CP	<b>FJ170460</b>	<b>FJ170397</b>	<b>FJ170425</b>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	IRD3974	NC, Ile des Pins	Dec-05, LM	-	<b>FJ170398</b>	-
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	IRD3903	NC, flot M'Bo	Jul-05, LM	<b>FJ170461</b>	<b>FJ170399</b>	<b>FJ170426</b>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	IRD3985	NC, Basse deTaudi	Jul-05, LM	-	<b>FJ170400</b>	<b>FJ170427</b>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	IRD3978	NC, flot Signal	Sept-05, LM	<b>FJ170462</b>	<b>FJ170401</b>	<b>FJ170428</b>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> J. Ag.	IRD3963	NC, flot M'Bo	Jul-05, LM	<b>FJ170463</b>	<b>FJ170402</b>	<b>FJ170429</b>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> J. Ag.	IRD3965	NC, flot Maître	Sept-05, LM	<b>FJ170465</b>	<b>FJ170404</b>	<b>FJ170430</b>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> J. Ag.	IRD3961	NC, Rocher voile	May-05, LM	<b>FJ170464</b>	<b>FJ170403</b>	-
<i>S. swartzii</i> C. Ag.	IRD3912	NC, Rocher voile	Mattio et al. accepted b	EU882255	EU882264	-
<i>S. swartzii</i> C. Ag.	IRD1532	NC, Thio	Mattio et al. 2008b, Mattio et al. accepted b	EU882254	EU100807	-
<i>S. turbinarioides</i> Grun.	IRD1604	NC, Ile des Pins	Mattio et al. accepted b	EU882256	EU882265	EU882245
<i>S. sp.</i>	IRD1609	NC, Rocher voile	Mattio et al. accepted b	EU882248	EU882259	EU882237
<i>Turbinaria ornata</i> (Turn.) J. Ag.	IRD1536	NC, île Nouaré	Mattio et al. 2008b, Mattio et al. in press	EU100772	EU100802	EU833384
<i>S. alternato-pinnatum</i> Yam.	na.	JP	Stiger et al. 2003	AB043316	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1582	FJ	Mattio et al. in press	EU833432	EU833464	EU833406
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	UPF 3976	FP	Mattio et al. 2008b as <i>S. echinocarpum</i>	EU100795	EU100809	EU100833
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	Sh01466	HI	Mattio et al. 2008b as <i>S. echinocarpum</i>	EU100796	EU100821	EU100835
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	SAP073135	JP	Stiger et al. 2000 as <i>S. crassifolium</i>	AB043117	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	WELT-A28413	K, Raoul Is	Mattio et al. accepted b	EU882251	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	WELT-A23190	K, Raoul Is	Mattio et al. accepted b	EU882250	EU882261	EU882240
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	SAP073148	M	Stiger et al. 2000 as <i>S. binderi</i>	AB043116	-	-
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1660	S	Mattio et al. in press	EU833447	EU833462	EU833397
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1681	Va	Mattio et al. in press	EU833456	EU833476	EU833412
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	SAP073140	JP	Stiger et al. 2000	AB043067	-	-
<i>S. failax</i> Sond.	na.	A	Phillips et Fredericq 2000	-	AF244333	-
<i>S. filicinum</i> Harv.	SAP073146	JP	Stiger et al. 2000	AB043108	-	-
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	IRD1569	FJ	Mattio et al. in press	EU833437	EU833469	EU833403
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	na.	JP	Stiger et al. 2003 as <i>S. duplicatum</i>	AB043614	-	-
<i>S. muticum</i> (Yendo) Fensh.	na.	C	Phillips et Fredericq 2000	-	AF292068	-
<i>S. nyriocystum</i> J. Ag.	na.	JP	Phillips et Fredericq 2000	-	AF244326	-
<i>S. obtusifolium</i> J. Ag.	UPF 2675	FP	Mattio et al. 2008b	EU100786	EU100815	EU100831
<i>S. obtusifolium</i> J. Ag.	IRD 1537	HI	Mattio et al. 2008b	EU100794	EU100820	EU100834
<i>S. pacificum</i> Bory	UPF 2754	FP	Mattio et al. 2008b	EU100783	EU100812	EU100824
<i>S. plagiophyllum</i> Mont.	na.	M	Stiger et al. 2003 as <i>S. stolonifolium</i>	AB043613	-	-
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD1571	FJ	Mattio et al. in press	EU833422	EU833471	EU833405
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD1590	FJ	Mattio et al. in press	EU833421	EU833472	EU833410
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD1680	S	Mattio et al. in press	EU833423	-	EU833399

<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD1640	Va	Mattio et al. in press	EU833420	EU833475	EU833388
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD1642	Va	Mattio et al. in press	EU833419	EU833474	EU833387
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	IRD1626	WLS	Mattio et al. in press	EU833418	-	-
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	IRD1566	FJ	Mattio et al. in press	EU833426	-	EU833401
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	na.	HI	Phillips et al. 2005	-	AY518391	-
<i>S. polyporum</i> Mont.	na.	JP	Phillips et Fredericq 2000	-	AF244327	-
<i>S. ringoldianum</i> J. Ag.	na.	JP	Stüger et al. 2003	AB043565	-	-
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28408	K, Meyer Is.	Nov-05, CD	<b>FJ170453</b>	<b>FJ170390</b>	<b>FJ170420</b>
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28409	K, Meyer Is.	Nov-05, CD	<b>FJ170454</b>	<b>FJ170391</b>	<b>FJ170421</b>
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28410	K, Meyer Is.	Nov-05, CD	<b>FJ170455</b>	<b>FJ170392</b>	<b>FJ170422</b>
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28411	K, Meyer Is.	Nov-05, CD	<b>FJ170456</b>	<b>FJ170393</b>	<b>FJ170423</b>
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28412	K, Meyer Is.	Nov-05, CD	<b>FJ170457</b>	<b>FJ170394</b>	<b>FJ170424</b>
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28417	NZ, Auckland	Jan-05, WN	<b>FJ170451</b>	<b>FJ170388</b>	<b>FJ170418</b>
<i>S. scabridum</i> Hook. et Harv.	WELT-A28416	NZ, Whangaparoa	Jul-05, TF	<b>FJ170452</b>	<b>FJ170389</b>	<b>FJ170419</b>
<i>S. siliquastrum</i> (Turn.) C. Ag.	SAP073142	JP	Stüger et al. 2000	AB043106	-	-
<i>S. sinclairii</i> Hook. et Harv.	WELT-A28415	NZ, Auckland	Jul-05, WN	<b>FJ170458</b>	<b>FJ170395</b>	-
<i>S. sinclairii</i> Hook. et Harv.	WELT-A28414	NZ, Auckland	Jul-05, WN	<b>FJ170459</b>	<b>FJ170396</b>	-
<i>S. thunbergii</i> (Mert. ex Roth) Kuntze	na.	JP	Stüger et al. 2003	AB043573	-	-
<i>S. thunbergii</i> (Mert. ex Roth) Kuntze	na.	JP	Phillips et al. 2005	-	AF244332	-
<i>S. sp.</i>	IRD1644	S	Mattio et al. in press	EU833450	-	-
<i>S. sp.</i>	IRD1634	Va	Mattio et al. in press	EU833457	EU833473	EU833414
<i>S. sp.1</i>	SAP073137	JP	Stüger et al. 2000 misid. as <i>S. myriocystum</i>	AB043113	-	-

<sup>(a)</sup> Sampling area abbreviations: A, Australia; FJ, Fiji; FP, French Polynesia; HI, Hawaii; JP, Japan; K, the Kermadec Islands; M, Malaysia; NC, New Caledonia; NZ, New Zealand; S, the Solomon Islands; Va, Vanuatu; WLS, Wallis; <sup>(b)</sup> CB: C. Bertault, ; CD: C. Duffy, CP: C. Payri, GL: G. Lasne, LM: L. Mattio, RS: R. Stanley, TF: T. Farr, WN: W. Nelson; <sup>(c)</sup> bold indicate sequences obtained in this study; na., data not available.

**Table S2.** *Sargassum* taxa listed in the available literature for New Caledonia, bibliographic source, collection locality in New Caledonia, herbarium accessions of vouchers and types, and revised epithets according to their status and our examination of vouchers.

Epithet as cited in source	Source	Locality	Herbarium accession	Revised epithet
<i>S. albermarlense</i> Taylor	Catala 1950 p. 302	Ile aux Canards	md.	-
<i>S. binderi</i> Sond.	Grunow in herb.	Port Bouquet	PC-ABI14299, voucher	<i>S. cf. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. cf. binderi</i> Sond.	Catala 1950 p. 302	Ile aux Canards	PC-FAB6790, voucher	<i>S. cf. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. cf. binderi</i> Sond.	May 1953 p. 50	Anse Vata	NSW-774074, 75, 81, vouchers	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. binderi</i> var. <i>dimosa</i> (Grev.) Grun. nom. herb.	Grunow in herb.	East coast	PC-ABI14300, 14301, vouchers	<i>S. aquifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. boryi</i> C. Ag.	Stiger et al. 2000	Ilot Lareignère	SAP-073149, voucher	<i>S. decurrens</i> <sup>a</sup>
<i>S. boryi</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>neocaledonica</i> Grun.	Grunow 1915 p. 335	Noumea, Freycinet, Poro	W-1920, 1923, 1924, syntypes	<i>S. decurrens</i> <sup>c</sup>
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	Grunow 1915 p. 366	New Caledonia	md.	-
<i>S. carpophyllum</i> var. <i>leptophylla</i> Grun.	Grunow 1915 p. 366	Ilot Freycinet	W-1597, voucher	<i>S. carpophyllum</i> <sup>b</sup>
<i>S. cf. cinctum</i> J. Ag.	May 1953 p. 51	Mont Dore	NSW-774065, voucher	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. coriifolium</i> J. Ag. nom. illeg.	May 1966	Ponerihouen	NSW-774067, voucher	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. crassifolium</i> J. Ag.	Grunow 1915 p. 390 (coll. Lenormand)	New Caledonia	md.	-
<i>S. crassifolium</i> J. Ag.	Grunow in herb. (coll. Vieillard)	New Caledonia	BM-841273, voucher	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. crispum</i> C. Ag. nom. illeg.	Grunow in herb. (coll. Le Jolis)	Canala	C-A78841, voucher	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. cristaeifolium</i> C. Ag.	Grunow in herb.	New Caledonia	PC-ABI14384, 14385, vouchers	<i>S. ilicifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. cristaeifolium</i> C. Ag.	Grunow in herb. (coll. Vieillard)	Noumea	PC-TA8272, voucher	<i>S. ilicifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. cystocarpum</i> var. <i>nouana</i> Grun. nom. herb.	Grunow in herb.	Noumea	PC-ABI14444, voucher	<i>S. cf. carpophyllum</i> <sup>b</sup>
<i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag.	Anonymous in herb.	Noumea	PCFAB6793, voucher	<i>S. decurrens</i>
<i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag.	Noro and Abbott 1994 p. 34	Récif Ricaudy	IRD coll. Valet n°90-61, voucher	<i>S. decurrens</i>
<i>S. decurrens</i> var. <i>angustifolia</i> Grun. nom. herb.	Grunow in herb.	Noumea	PC-ABI14451, 52; TCD-1123, vouchers	<i>S. decurrens</i> <sup>b</sup>
<i>S. desfontainesii</i> (Turn.) C. Ag.	Grunow in herb.	Noumea	PC-TA8313, voucher	<i>S. howeanum</i> <sup>b</sup>
<i>S. desfontainesii</i> var. <i>hispidula</i> Grun.	Grunow in herb.	Noumea	PC-TA8314, TCD-1124, vouchers	<i>S. howeanum</i> <sup>b</sup>
<i>S. desvauxii</i> (Mert.) C. Ag.	May 1953 p. 51	Ile aux Canards	NSW-774078, voucher	<i>S. aquifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. dumosum</i> Grev.	Grunow 1915, p. 382	New Caledonia	md.	-
<i>S. duplicatum</i> J. Ag. nom. illeg.	Grunow 1915 p. 392	Freycinet, Noumea, Poro	W-34, 35, 36, 318, vouchers	<i>S. ilicifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. duplicatum</i> J. Ag. var. <i>noumeensis</i> Grun.	Grunow 1915 p. 393	Noumea, Wagap	not found	-
<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	Grunow in herb.	New Caledonia	PC-ABI14306, 14515, 17, vouchers	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. echinocarpum</i> var. <i>vitiensis</i> Grun.	Grunow 1915, p. 383	Thio, Freycinet, Noumea	W-1513, 1515, 1517, 1518, vouchers	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. filitifolium</i> C. Ag.	May 1953 p. 51	Anse Vata	NSW-774080, voucher	<i>S. cf. aquifolium</i> <sup>b</sup>

<i>S. filifolium</i> C. Ag. var. <i>nouana</i> Grun.	Grunow 1916 p. 46	Ile Nou	md.	-
<i>S. fissifolium</i> (Mertens) C. Ag.	May 1953 p. 50	Anse Vata, Ile aux Canards	NSW-774085, vouchers	<i>S. howeanum</i> <sup>b</sup>
<i>S. flavicans</i> (Mertens) C. Ag.	May 1953 p. 50	Anse Vata, Ile aux Canards	NSW-774083, voucher	<i>S. carpophyllum</i> <sup>b</sup>
<i>S. flavicans</i> (Mertens) C. Ag.	May 1953 p. 50	Anse Vata, Ile aux Canards	NSW-774071, voucher	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun. f. <i>glaucophylla</i> Grun.	Grunow 1915 p. 367	Ilot Freycinet	W-1626-1631, 1633, syntypes	<i>S. carpophyllum</i> <sup>c</sup>
<i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun. f. <i>glaucophylla</i> Grun.	Grunow 1915 p. 367	Ilot Freycinet	PC-ABI14564, TA8337, syntypes	<i>S. carpophyllum</i> <sup>c</sup>
<i>S. gaudichaudii</i> Mont.	Grunow 1915 p. 446	Wagap	PC-ABI5022, 15023, vouchers	<i>S. polycystum</i> <sup>a</sup>
<i>S. howeanum</i> Lucas	Noro and Abbott 1994 p. 34	Récif Ricaudy	IRD coll. Valet n°90-57, voucher	<i>S. howeanum</i>
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	Noro and Abbott 1994 p. 34	Anse vata	IRD coll. Valet n°1610, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	Grunow in herb.	New Caledonia	PC-ABI4705, voucher	<i>S. ilicifolium</i>
<i>S. ilicifolium</i> var. <i>compacta</i> (Bory) Grun.	Grunow 1915 p. 405	New Caledonia	PC-ABI4704, voucher	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. lophocarpum</i> J. Ag.	Catala 1950 p. 302, May 1953 p. 50	Ile aux Canards	NSW-774068, 774070, vouchers	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. myriocystum</i> f. <i>horridula</i> Grun.	Grunow 1915 p. 440	Noumea	W-1053, holotype	<i>S. polycystum</i> <sup>c</sup>
<i>S. novacaledonicum</i> Grun.	Grunow in herb.	Noumea, New Caledonia	W-2537, 2538, PC-TA8565, vouchers	<i>S. aquifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. oligocystum</i> Mont.	Noro and Abbott 1994 p. 34	Port N'Gea	IRD coll. Valet n°1684, voucher	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. polyacanthum</i> J. Ag.	May 1953 p. 51	Anse Vata	NSW-774088, voucher	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	Catala 1950 p. 302	Ile aux Canards	md.	-
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	Noro et Abbott 1994 p. 34	Récif Ricaudy	IRD coll. Valet n°90-55, voucher	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	Grunow in herb.	Ile aux Canards	PC-ABI5001, 03, 04, vouchers	<i>S. polycystum</i>
<i>S. polycystum</i> var. <i>intermedia</i> Grun.	Grunow in herb.	Goro, Poro	PC-TA8622, TCD-1122, vouchers	<i>S. polycystum</i> <sup>b</sup>
<i>S. polycystum</i> var. <i>pergracilis</i> (Grev.) Grun. f. <i>onusta</i> Grun.	Grunow in herb.	Noumea, East coast	PC-TA8618, 8619, vouchers	<i>S. polycystum</i> <sup>b</sup>
<i>S. polycystum</i> var. <i>pergracilis</i> (Grev.) Grun. f. <i>onusta</i> Grun.	Grunow in herb.	Noumea, East coast	PC-ABI5018, 15025, vouchers	<i>S. polycystum</i> <sup>b</sup>
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	Grunow 1916a p. 38	New Caledonia	W-2212, 2216, manuscript ; PC-TA8639, voucher	<i>S. polyphyllum</i>
<i>S. polyphyllum</i> var. <i>horridula</i> Grun.	Grunow 1916a p. 38	Nakety, Poro	W-2219, 221, 224, vouchers	<i>S. polyphyllum</i> <sup>a</sup>
<i>S. polyporum</i> Mont.	Noro and Abbott 1994 p. 34	Récif Ricaudy	IRD coll. Valet n° 90-54, 90-58, 90-59, vouchers	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. scabripes</i> Ag.	Catala 1950 p. 302	Ile aux Canards	md.	-
<i>S. scabripes</i> J. Ag.	May 1953 p. 50	Anse Vata	md.	-
<i>S. spathulaefolium</i> var. <i>neocaledonica</i> Grun.	Grunow 1916a p. 22	Noumea	W-2535, 2536, syntypes	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	Grunow 1916b p. 160	Noumea	W-665-668, vouchers	<i>S. spinuligerum</i>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	Grunow 1916b p. 160	Noumea	PC-TA8730, voucher	<i>S. spinuligerum</i>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	Grunow 1916b p. 160	New Caledonia	PC-ABI5119, voucher	<i>S. polyphyllum</i> <sup>b</sup>

<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> (Sond.) J. Ag.	Grunow 1916b p. 161	Noumea	W-634, voucher	<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>angustifolia</i> Grun.	Grunow 1916b p. 161	Noumea	W-637, syntype	<i>S. spinuligerum</i> <sup>c</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>angustifolia</i> Grun.	Grunow 1916b p. 161	Thio	W-638, syntype	<i>S. aquifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>asperrima</i> Grun.	Grunow 1916b p. 161	Noumea	W-200800319, syntype	<i>S. spinuligerum</i> <sup>c</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>fissifolia</i> (Mertens?) Grun.	Grunow 1916b p. 161	New Caledonia	md.	-
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>fissifolia</i> f. <i>humilis littoralis</i> Grun.	Grunow 1916b p. 162	Noumea	W-649, 650, syntypes	<i>S. polycystum</i> <sup>c</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>fissifolia</i> f. <i>angustifolia</i> Grun.	Grunow in herb.	Noumea	W-651, 652, vouchers	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>macrophylla</i> (Zanard.) Grun.	Grunow in herb.	New Caledonia	W-632, manuscript	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>macrophylla</i> f. <i>nova caledonica</i> Grun. nom. herb.	Grunow in herb.	Noumea	PC-TA8733, voucher	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> Grun.	Grunow 1916b p. 163	Ilot Freycinet	W-646, holotype	<i>S. spinuligerum</i> <sup>c</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> f. <i>intermedia</i> Grun.	Grunow 1916b p. 163	Freycinet, Anse Vata	W-629, 630, syntypes	<i>S. spinuligerum</i> <sup>c</sup>
<i>S. spinuligerum</i> f. <i>angustissima</i> Grun.	Grunow in herb.	Ilot Freycinet	W-679, voucher	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>angusta</i> Grun.	Grunow in herb.	Noumea	PC-TA8734, 8735, vouchers	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>novae zelandiae</i> Grun.	Lindauer et al. 1961	md.	md.	-
<i>S. stenophyllum</i> J. Ag. nom. illeg.	May 1953 p. 51	Anse Vata, Ile aux Canards	NSW-774093, voucher	<i>S. aquifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. torvum</i> J. Ag.	May 1953 p. 51	Anse Vata	NSW-763918, 763933, vouchers	<i>S. polycystum</i> <sup>b</sup>
<i>S. torvum</i> J. Ag.	May 1953 p. 51	Anse Vata	NSW-763937, voucher	<i>S. polyphyllum</i> <sup>a</sup>
<i>S. turbinarioides</i> Grun.	Grunow 1915 p. 395	Noumea	W-164, 165, isotypes	<i>S. turbinarioides</i>
<i>S. turbinarioides</i> Grun.	Grunow 1915 p. 395	Noumea	PC-TA8840, 8841, syntypes	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. verruculosum</i> (Mert.) C. Ag. nom. illeg.	Catala 1950 p. 302	Ile aux Canards	md.	-
<i>S. sp.</i>	Anonymous in herb.	Lifou	LD-2426a, 2427, 2435, vouchers	<i>S. ilicifolium</i> <sup>b</sup>
<i>S. sp.</i>	Anonymous in herb.	Lifou	LD-2426b, B2620, vouchers	<i>S. spinuligerum</i> <sup>b</sup>

<sup>a</sup>, current name according to Mattio et al. (2008b, in press, accepted b) or Guiry and Guiry (2009) and confirmed by the examination of the voucher; <sup>b</sup>, misidentification; <sup>c</sup>, synonymy proposed in this study (see Table 1); md.: missing data.

**Table S3.** Additional type specimens examined with diagnosis references, type localities, herbarium accession and taxonomic revisions according to published literature and the present study.

Taxon	Original diagnosis	Type locality	Herbarium accession	Current epithet if different
<i>S. albemarlense</i> Taylor	Taylor 1945 p. 118-119	Ecuador, Galapagos	UC-1884254-6, US-56952, syntypes	current
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	Turner 1807 p. 111-112	Indonesia, Strait of Sunda	BM-563434, holotype	current
<i>S. binderi</i> Sond. ex J. Ag.	Sonder in J. Agardh 1848 p. 328	China Sea; Indonesia	TCD-1110-1113a, syntypes	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. boryi</i> C. Ag.	C. Agardh 1824 p. 308	Australia	LD-2711, 2712, syntypes	<i>S. decurrens</i> <sup>b</sup>
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 304	Sri-Lanka	LD-2306, lectotype	current
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 304	Australia; China	LD-2291, 2305, 07, 10, syntypes	current
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 304	Australia	PC-AB14324, C-A74842, 43, syntypes	current
<i>S. cinctum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 324	Indonesia, Souliperon	LD-2569, 2570, syntypes	current
<i>S. coriifolium</i> J. Ag. nom. illeg.	J. Agardh 1889 p. 96	India	E-270110, 111, syntypes	<i>S. aquifolium</i> <sup>c</sup>
<i>S. crassifolium</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 326-327	W Pacific; Africa	LD-2416, 2417, syntypes	<i>S. aquifolium</i> <sup>c</sup>
<i>S. cristataefolium</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 13	Unknown	LD-2451, holotype	<i>S. ilicifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag.	Turner 1809 p. 142-143	North Australia	BM-562935, 563631, syntypes	current
<i>S. desfontainesii</i> (Trun.) C. Ag.	Turner 1811 p. 130	Canary Islands	BM-562938, holotype	current
<i>S. desvauxii</i> (Mert.) C. Ag.	Mertens 1819 p. 183-184	Western Australia	md.	current
<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 327	Hawaii, Ohau	LD-2392, 2389, syntypes	<i>S. aquifolium</i> <sup>a</sup>
<i>S. echinocarpum</i> var. <i>vitiensis</i> Grun.	Grunow 1874 p. 28	Fiji, Ovalau Is.	md.	<i>S. aquifolium</i> <sup>c</sup>
<i>S. filifolium</i> C. Ag.	C. Agardh 1824 p. 305	Western Australia	LD-2737, 2738, syntypes	current
<i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun.	Grunow in Askenasy 1889 p. 25	Australia, Moreton Bay	TCD-1125, holotype	<i>S. carpophyllum</i> <sup>b</sup>
<i>S. gaudichaudii</i> Mont.	Montagne 1842 p. 249	Mauritius, Philippines	PC-AB14586, 14587, syntypes	<i>S. polycystum</i> <sup>c</sup>
<i>S. howeanum</i> Lucas	Lucas 1935 p. 207	Lord Howe Is.	NSW-288857, holotype; NSW-742721, isotype	current
<i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.	Turner 1807 p. 113	Indonesia, Strait of Sunda	BM-562953, holotype	current
<i>S. ilicifolium</i> var. <i>compactum</i> (Bory) Grun.	Grunow 1915 p. 405	Chile, Concepcion	PC-TA8395, holotype	current
<i>S. lophocarpum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 93	Australia, NSW	TCD-1130, BM-840056, syntypes	current
<i>S. oligocystum</i> Mont.	Montagne 1845 p. 67	Indonesia, Sumatra	PC-AB14904, holotype	<i>S. aquifolium</i> <sup>c</sup>
<i>S. peronii</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 43	Australia	PC-AB14939, holotype	current
<i>S. polyacanthum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 116	Australia	LD-3128, 3129, syntypes	current
<i>S. polycystum</i> C. Ag.	C. Agardh 1824 p. 304	Indonesia, Strait of Sunda	TCD-1108, 1109, syntypes	current
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 308	Hawaii	LD-2935, holotype	current
<i>S. polyphyllum</i> var. <i>horridula</i> Grun.	Grunow 1916 p. 39	Fiji, Ovalau Is.	W-2221, holotype	<i>S. polyphyllum</i> <sup>a</sup>
<i>S. polyporum</i> Mont.	Montagne 1842 p. 250	China, Macao	PC-MA9220, holotype	current
<i>S. scabripes</i> J. Ag.	J. Agardh 1872 p. 52	Australia, Edgcombe bay	LD-2725B, holotype	<i>S. decurrens</i> <sup>d</sup>
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	Sonder 1845 p. 51	Australia	MEL-1550995, lectotype; MEL-	current



<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> (Sond.) J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 117	Australia, Port Phillip	688535, isolectotype	current
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>macrophylla</i> (Zanard.) Grunow	1916 p. 163	Lord Howe Is.	LD-3144, 3146, syntypes W-631, holotype	current
<i>S. spinuligerum</i> Sond. var. <i>novae zelandiae</i> Grunow	1916 p. 160	New Zealand, Auckland	W-689, 690, syntypes	current
<i>S. stenophyllum</i> J. Ag. nom. illeg.	J. Agardh 1848 p. 335	Australia	LD-2830-2832, syntypes	<i>S. novae-hollandiae</i> <sup>d</sup>
<i>S. swartzii</i> C. Agardh	C. Agardh 1820, p. 11	India	LD-2378, lectotype	current
<i>S. torvum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 107	Australia	LD-2930, holotype	<i>S. polyphyllum</i> <sup>a</sup>
<i>S. verruculosum</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 26	Australia	PC-ABI 5043, 15044, syntypes	current

<sup>a</sup>, synonyms proposed by Mattio et al. (in press); <sup>b</sup>, synonyms proposed in this study (see Table 4); <sup>c</sup>, synonyms proposed by Mattio et al. (accepted b); <sup>d</sup>, current names according to Guiry and Guiry (2009); md.: missing data.

*New Caledonian species descriptions*

→ *S. decurrens* (R. Brown ex Turner) C. Agardh (Turner 1809, p. 142-143, basyonym: *Fucus decurrens* R. Brown ex Turner) - **synonyms:** *S. boryi* C. Agardh, *S. boryi* var. *angustissima* f. *neocaledonica* Grunow, *S. scabripes* J. Agardh; **type locality:** North Australia; **syntypes:** BM-562935, 563631; **representative new caledonian specimens:** IRD-1526-1529, 4010-4020; **references for New Caledonia:** Grunow (1915), Noro and Abbott (1994); May (1953); Catala (1950), Garrigue and Tsuda (1988), Stiger et al. (2000); **geographical distribution:** northern Australia, New Caledonia, Papua New Guinea; **habitat:** Reef flats, mud or sand from the subtidal area to 20 m - **morphology:** Thallus up to 1 m high in sheltered areas. Holdfast conical up to 10 mm diameter. Main axis cylindrical to slightly flattened, up to 10 mm long, smooth, simple or multiple. Secondary axes flat leaf like, up to 25 mm large, compound, distichous, bearing a thick percurrent midrib, margins smooth. Leaves linear, not constricted at basis, simple or branched alternately in one plan up to three times, 20-45 mm long and 1-5 mm large, midrib un conspicuous, cryptostomata un conspicuous, pedicel absent, margin smooth, midrib absent, apex acute. Vesicles spherical, up to 6 mm in diameter, smooth or with a spine like mucro; pedicel attached at the basis of leaves, slightly flattened, thin and smooth, length equivalent to the size of the vesicle. Receptacles bisexual (thallus monoecious), arranged in racemose clusters, simple or occasionally bifid, lanceolate, warty, up to 6 mm long and 0.9 mm large, pedicel slender, conceptacles possibly bisexual.

→ *S. carpophyllum* J. Agardh (J. Agardh 1848, p. 304); **synonyms:** *S. flavicans* var. *moretonensis* Grunow, *S. flavicans* var. *moretonensis* f. *glaucophylla* Grunow; **type locality:** Sri Lanka, **lectotype:** LD- Hb. Ag. #2306; **representative new caledonian specimens:** IRD-1511-1523; **references for New Caledonia:** Grunow (1915); **geographical distribution:** Indo-Malaysian region, Australia, New Caledonia; **habitat:** sandy and muddy bottoms to 20 m - **morphology:** Thallus slender up to 1.5 m high. Holdfast discoid about 7 mm diameter. Main axis cylindrical, and warty about 7 mm long. Secondary axes cylindrical, slender, and smooth. Leaves linear-lanceolate, 25-45 mm long and 2-5 mm large, branched alternately on the axis, pedicel short (1-2 mm long), basis cuneate asymmetrical, margins finely serrate, midrib almost un conspicuous and percurrent, cryptostomata numerous, small and randomly arranged, apex acute or slightly round. Vesicles spherical or ovate, up to 4 mm in diameter, smooth or with a short spine-like mucro, rarely with a short leaf like appendage; pedicel shorter or the same size than the vesicle, sometimes longer, cylindrical, slender and smooth. Bisexual receptacles lanceolate, simple or rarely bifid, up to 5 mm long and 1 mm large, warty, arranged in open clusters and mixed with small leaves and vesicles.

→ *S. turbinarioides* Grunow (Grunow 1915, p. 395); **synonyms:** none; **type locality:** New Caledonia; **syntypes:** W-164, 165; **representative new caledonian specimens:** IRD-1604, 1605,

4021; **references for New Caledonia:** Grunow (1915); **geographical distribution:** New Caledonia; **habitat:** reef flat and reef slope to 50 m, found only at Isle of Pines - **morphology:** Thallus bushy about 30 to 40 cm high. Holdfast conical about 5 mm diameter. Main axis cylindrical, and warty about 30 mm long. Secondary axes cylindrical and slender, rarely slightly flattened, smooth. Leaves turbinate (trumpet like), or strongly spatulate with a narrow basis up to one half of the leaf then widening into a fan-like blade, 6-17 mm long and 5-13 mm large, pedicel absent, margins strongly or finely dentate, midrib un conspicuous, cryptostomata randomly arranged, apex round simple or with a double row of teeth. Vesicles spherical or ovate, up to 7 mm in diameter, smooth or with a turbinate leaf-like mucro; pedicel shorter than the vesicle, flattened and smooth. Female receptacles stocky, in open clusters, basis cylindrical, apex flattened, up to 5 mm long and 0.9 mm large, margin dentate. Male receptacles not observed.

→ *S. polycystum* C. Agardh (C. Agardh 1915, p. 395) - **synonyms:** *S. ambiguum* Sonder, *S. brevifolium* Greville, *S. cornigerum* Sonder ex Grunow, *S. elegans* Greville *nom. illeg.*, *S. myriocystum* J. Agardh, *S. myriocystum* var. *elegans* (Greville) Grunow, *S. myriocystum* f. *horridula* Grunow, *S. opacum* J. Agardh, *S. pygmaeum* Kützing, *S. spinuligerum* var. *fissifolia* f. *humilis littoralis* Grunow; **type locality:** Strait of Sunda, Indonesia; **syntypes:** TCD-1108, 1109; **representative new caledonian specimens:** IRD-3966, 3967; **references for New Caledonia:** Grunow (1915, 1916a, b), May (1953); **geographical distribution:** worldwide, especially Indo-Pacific region; **habitat:** shallow reef flats and rocky bottom - **morphology:** Thallus of small size compared those observed in other Pacific countries, often 10 to 20 cm high, up to 60 cm high in sheltered areas. Holdfast discoidal or conical, up to 11 mm in diameter, smooth. Main axis cylindrical and warty, bearing stolon-like branches. Stolon-like branches cylindrical or slightly flattened, about 70 mm long and up to 1.2 mm large, smooth or bearing with few “y” shaped protuberances, exhibiting sometimes short leaf-like laterals or secondary haptera. Secondary axes cylindrical, distichous and covered with numerous “y” shaped protuberances. Leaves linear to lanceolate or oblong and straight in lateral view, rarely bifid, 3-19 mm long and 0.5-5 mm large; pedicel short, basis cuneate, margins irregularly and finely serrate, midrib percurrent, cryptostomata thin, numerous and scattered on the leaf surface, apex acute or obtuse. Vesicles spherical or slightly ovate, up to 1.7 mm in diameter, smooth or bearing prominent cryptostomata and a short spine-like mucron, pedicel cylindrical, thin and long. Female receptacles simple or branched, cylindrical or slightly flattened, lanceolate, up to 5 mm long and 2 mm in diameter, warty, bearing coarse spines; male receptacles simple or bifid, cylindrical, lanceolate, up to 7 mm long and 1 mm in diameter, smooth or bearing few fine spines, possibly mixed with small vesicles.

→ *S. polyphyllum* J. Agardh (J. Agardh 1848, p. 308) - **synonyms:** *S. densum* Dickie, *S. incisum* Dickie, *S. polyphyllum* var. *densa* Grunow; *S. polyphyllum* var. *fissifolium* Grunow, *S. polyphyllum*

var. *horridula* Grunow, *S. torvum* J. Agardh; **type locality:** Hawaii; **holotype:** LD-Hb. Ag. #02935; **representative new caledonian specimens:** IRD-1612, 3970, 3971; **references for New Caledonia:** Grunow (1916a, b); **geographical distribution:** western and central Pacific Ocean (tropical and inter-tropical); **habitat:** shallow reef flats - **morphology:** Thallus bushy up to 25 cm high. Holdfast discoid to conical and smooth, up to 11 mm diameter; main axis cylindrical and warty, about 2.5 mm in diameter and 5 mm long. Cauline leaves wavy in lateral view, simple or bifid, up to 51 mm long and 19 mm large, margins entire to slightly irregularly serrate, midrib percurrent and raised above leaf surface, cryptostomata few, thin and scattered. Secondary axes cylindrical and bearing numerous simple or “y” shaped spine-like protuberances. Leaves simple to bifid, rarely divided several times, elliptic to oblong or oblanceolate, 4-36 mm long and 1.5-9 mm large, crisped in lateral view, undulate or twisted; pedicel absent or very short almost always with spines, basis oblique or round, margins undulate to serrate especially on lower parts of the leaves, midrib percurrent, slightly raised above the leaf surface, cryptostomata thin and scattered or rarely aligned on each side of the midrib, apex obtuse or round. Vesicles spherical to ovate, up to 3.5 mm diameter, smooth, sometimes with thin scattered cryptostomata, rarely with a small leafy crown, pedicel shorter or the same size as vesicles, cylindrical or slightly flattened, often with spine-like protuberances or leaf-like. Receptacles bisexual, arranged in tight to open clusters, cylindrical, up to 6 mm long and 0.9 mm diameter, warty, branched, and smooth.

→ *S. spinuligerum* Sonder (Sonder 1845, p. 49-57) - **synonyms:** *S. spinuligerum* var. *crispata* f. *angustifolia* Grunow, *S. spinuligerum* var. *crispata* f. *asperrima* Grunow, *S. spinuligerum* var. *stenophylla* Grunow, *S. spinuligerum* var. *stenophylla* f. *intermedia* Grunow; **type locality:** Australia; **lectotype:** MEL-1550995; **representative new caledonian specimens:** IRD-3903, 3974, 3975; **references for New Caledonia:** Grunow (1916b), Noro and Abbott (1994), May (1953); **geographical distribution:** Australia, New Caledonia; **habitat:** Reef flats, mud or sand to 25 m - **morphology:** Thallus slender up to 70 cm high. Holdfast discoid to conical and smooth, up to 25 mm diameter. Main axis cylindrical and warty, about 1.5 mm in diameter and 5 mm long. Secondary axes cylindrical, smooth or bearing some simple or “y” shaped spine-like protuberances. Leaves linear-lanceolate, simple or divided 2 to 3 times, 10-55 mm long and 2-9 mm large, straight in lateral view; pedicel short and smooth; basis narrow, symmetrical or rarely asymmetrical, margins entire or irregularly dentate, midrib thin and percurrent, cryptostomata thin, few, and scattered or confined by morphology to 2 rows on each side of the midrib, apex mainly acute. Vesicles spherical, up to 4 mm diameter, smooth, pedicel cylindrical and slender, the same size as the vesicle or longer. Receptacles bisexual, arranged in open clusters, cylindrical, divided 2 to 3 times, up to 7 mm long and 1 mm diameter, warty, occasionally with some spines. Receptacle’s clusters usually replacing higher order branches leaves or branched at leaves bases.

→ *S. spinuligerum* var. *crispata* (Sonder) J. Agardh (J. Agardh 1889, p. 117) - **synonyms:** none; **type locality:** Australia; **lectotype:** LD- Hb. Ag. #3144, 3146; **representative new caledonian specimens:** IRD-3961, 3964, 3965; **references for New Caledonia:** Grunow (1916b); **geographical distribution:** Australia, New Caledonia; **habitat:** Reef flats, mud or sand to 25 m - **morphology:** Thallus bushy up to 45 cm high. Holdfast discoid to conical and smooth, up to 25 mm diameter. Main axis cylindrical and warty, up to 1.5 mm in diameter and 20 mm long. Secondary axes cylindrical, bearing numerous simple or “y” shaped spine-like protuberances. Leaves oblong, simple, rarely bifid, 22-60 mm long and 8-24 mm large, undulated in lateral view; pedicel short and spiny, basis wide, symmetrical or rarely asymmetrical, margins entire to slightly undulate, midrib thin and percurrent, cryptostamata thin, few, and scattered, apex round. Vesicles spherical, about to 3.5 mm diameter, smooth, pedicel cylindrical and slender, the same size as the vesicle or shorter. Receptacles bisexual, arranged in open clusters, cylindrical, divided 2 to 3 times, up to 6 mm long and 1 mm diameter, warty, occasionally with some spines. Receptacle’s clusters usually replacing higher order branches leaves or branched at leaves bases.

→ *S. howeanum* Lucas (Lucas 1935, p. 207) - **synonyms:** none; **type locality:** Lord Howe Island (Australia); **holotype/Isotype :** NSW-288857, NSW-742721; **representative new caledonian specimens:** IRD-3950, 3957, 3959; **references for New Caledonia:** May (1953), Noro and Abbott (1994); Phillips (1995); **geographical distribution:** Lord Howe Island, New Caledonia; **habitat:** Reef flats, mud or sand to 25 m - **morphology:** Thallus bushy up to 50 cm high. Holdfast discoid to conical and smooth, up to 14 mm diameter. Main axis cylindrical and warty, up to 1.8 mm in diameter and 30 mm long. Secondary axes cylindrical, bearing numerous simple or “y” shaped spine-like protuberances. Leaves slender, linear, divided 2 to 7 times, 25-50 mm long and 0.8-3.5 cm large; pedicel smooth and slightly flattened, up to 2 mm long, occasionally with a few spine-like protuberances, basis narrow and cuneate, margins entire or slightly serrate, midrib thin and rarely conspicuous, cryptostamata confined by morphology to rows along the midrib, apex acute or round. Vesicles spherical, about to 3 mm diameter, smooth, pedicel cylindrical and slender, the same size as the vesicle or shorter. Receptacles bisexual, arranged in open clusters, cylindrical, divided 2 to 3 times, up to 5 mm long and 1 mm diameter, warty, occasionally with some spines. Receptacle’s clusters usually replacing higher order branches leaves or branched at leaves bases.

→ *S. aquifolium* (Turner) C. Agardh (Turner 1807, p. 111-112, basonym: *Fucus aquifolius* Turner) – **synonyms:** *S. anapense* Setchell et Gardner, *S. binderi* Sonder ex J. Agardh, *S. crassifolium* J. Agardh, *S. crassifolium* var. *samoensis* Grunow, *S. echinocarpum* J. Agardh, *S. fonanonense* Setchell et Gardner; **type locality:** Strait of Sunda (Indonesia); **holotype:** BM-563434; **representative new caledonian specimens:** IRD-3920, 3921, 3927; **references for New Caledonia:** Grunow (1915, 1916a), Catala (1950), May (1953), Noro and Abbott (1994), Mattio et al. (accepted b);

**geographical distribution:** Indo-Pacific; **habitat:** reef flats or barrier reef slope to 20 m, often in exposed areas; **morphology:** Thallus coriaceous up to 40 cm high. Holdfast discoid and smooth, up to 18 mm diameter. Main axis cylindrical and warty, up to 2.6 mm in diameter and 10 mm long. Secondary axes flattened up to 2.4 mm large, arranged distichously. Leaves thick and coriaceous, obovate to elliptic, oblong or linear, 15-59 mm long and 13-22 mm large; pedicel short and flattened or absent, basis cuneate often asymmetrical, margins coarsely dentate to serrate often with 2 rows of serrations in exposed habitats, midrib conspicuous running halfway to the apex, cryptostomata large, prominent, arranged in rows on each side of the midrib or scattered in wide leaves, apex obtuse, round or acute. Vesicles obovoid or spherical, up to 5 mm diameter, smooth or with a spine-like mucro, a leaf-like apical appendage or a leaf-like crown, pedicel flattened or leaf-like, longer or shorter than the vesicle. Receptacles mostly bisexual, arranged in dense clusters, slightly flattened, branched 2 to 3 times, up to 6 mm long and 1.3 mm large, warty, bearing coarse spine-like protuberances at the apex; unisexual receptacles sometimes observed, female receptacles flattened and stocky, oblong, simple or bifid, margin deeply dentate; male receptacles not observed on new caledonian specimens.

→ *S. swartzii* C. Agardh (C. Agardh 1820, p. 11) – **synonyms:** *F. swartzii* Turner, *S. acutifolium* Greville, *S. spathulaefolium* J. Agardh, *S. wightii* Greville; **type locality:** India; **lectotype / syntypes:** LD- Hb. Ag. #2378 / LD- Hb. Ag. #2373, 2374, 2377; **representative new caledonian specimens:** IRD-1532, 1534, 4024; **references for New Caledonia:** Mattio et al. (accepted b); **geographical distribution:** Indo-Pacific; **habitat:** reef flats in exposed areas; **morphology:** Thallus slender up to 40 cm high. Holdfast conical and smooth, up to 15 mm diameter. Main axis cylindrical, smooth, up to 2 mm in diameter and 13 mm long. Secondary axes flattened up to 1.5 mm large, arranged distichously. Leaves thick, linear-lanceolate to spatulate, 25-50 mm long and 1.2-4 mm large, vertically oriented and distichously arranged; pedicel short and flattened or absent, basis cuneate to attenuate, margins entire to undulate or slightly dentate, midrib un conspicuous or percurrent, cryptostomata slightly prominent, arranged in rows on each side of the midrib or scattered in wide leaves, apex acute. Vesicles ovate, up to 5.5 mm diameter, smooth or with a spine-like mucro, pedicel compressed without wings or spines, shorter or the same size than the vesicle. Receptacles bisexual, arranged in dense clusters, slightly compressed, branched 2 to 3 times, up to 2.6 mm long and 1.2 mm in diameter, warty, bearing coarse spine-like protuberances at the apex or on margins.

→ *S. ilicifolium* (Turner) C. Agardh (Turner 1807, p. 113-114, basonym: *Fucus ilicifolius* Turner) – **synonyms:** *Carpacanthus ilicifolius* (Turner) Kützinger, *F. ilicifolius* Turner, *S. cristaefolium* C. Agardh, *S. droserifolium* Bory de Saint-Vincent, *S. ilicifolium* var. *oocystoides* Grunow, *S. ilicifolium* var. *venusta* Grunow, *S. sandei* Reinbold, *S. turbinatifolium* Tseng et Lu.; **type locality:** Strait of Sunda (Indonesia); **holotype:** BM-562953; **representative new caledonian specimens:** IRD-1618, 3908, 3931; **references for New Caledonia:** Grunow (1915), Catala (1950), May (1953, 1966), Noro

and Abbott (1994), Mattio et al. (accepted b); **geographical distribution:** Indo-Pacific; **habitat:** shallow reef flats and rocky bottoms; **morphology:** Thallus bushy up to 40 cm high. Holdfast conical, up to 12 mm diameter. Main axis cylindrical, and warty, up to 2 mm in diameter and 15 mm long. Secondary axes cylindrical to slightly compressed, arranged alternately and spirally. Leaves thick and leathery in exposed habitats to thinner and crisped in more sheltered habitats, ovate to spatulate, 12-42 mm long and 7-14 mm large; pedicel short and flattened or absent, basis round or oblique, margins denticulate, erose or biserrate, midrib thin, running halfway to the apex, cryptostomata thin and scattered over leaf surface, apex obtuse, round or acute, often with a cup-shaped depression. Vesicles spherical, ovate or pyriform, up to 4.5 mm diameter, smooth or with a short spine-like mucro, pedicel cylindrical to compressed, shorter than the vesicle. Receptacles mostly unisexual but some bisexual; female receptacles flattened and stocky, oblong to spatulate, simple or bifid, up to 6 mm long and 1.2 mm large, with a deep dentate margin; male receptacles cylindrical, slender, simple or bifid, up to 9 mm long and 1 mm large, bearing thin spine-like protuberances on margins; bisexual receptacles arranged in dense clusters, warty, branched, cylindrical to slightly flattened, up to 5 mm long and 1 mm large, and bearing coarse spine-like protuberances at margins or only at the apex.

→ *S. sp.* - **representative new caledonian specimens:** IRD-1607, 1609, 1610, **geographical distribution:** Vanuatu, the Solomon Islands (Mattio et al. in press), **morphology:** Thallus bushy up to 30 cm high. Holdfast conical to discoid, up to 15 mm diameter. Main axis cylindrical, and warty, up to 1.5 mm in diameter and 10 mm long. Secondary axes slightly compressed to flattened, arranged alternately and spirally. Leaves crispy to coriaceous, oblong-linear to ovate, 15-39 mm long and 4-12 mm large, simple or bifid; pedicel short or absent, basis cuneate asymmetrical to round, margins serrate to deeply dentate, erose or biserrate, some with a double margin, midrib evanescent near apex, cryptostomata thin to prominent, in rows on each side of the midrib or scattered over leaf surface, apex obtuse to slightly acute. Vesicles shape very variable from spherical, ovate to pyriform or potato-like, up to 7 mm in the largest axis, smooth, with a short spine-like mucro, ear-like mucro, or leaf-like crown, pedicel flattened, shorter than the vesicle, smooth or with a few spines; male receptacles flattened, bifid, up to 6 mm long and 1.1 mm large, margin dentate, in cluster with small leaves and vesicles; female receptacles not observed.

### 3.2. Importance écologique du genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie

Les travaux présentés dans ce chapitre ont été publiés dans la revue *Journal of Applied Phycology*: Mattio L., Dirberg G., Payri CE. & Andréfouët A. 2008a. Diversity, biomass and distribution pattern of *Sargassum* beds in the South West Lagoon of New Caledonia (South Pacific). Proc. 19<sup>th</sup> ISS, *J. Appl. Phycol.* 20:811-823.

#### 3.2.1. Résumé en français

*Sargassum* (Phaeophyceae, Fucales) est un genre largement distribué dans le monde et récemment reconnu comme proliférant dans plusieurs régions du Pacifique Sud. En Nouvelle-Calédonie, les sargasses structurent naturellement un des habitats majeurs du lagon sous la forme de grandes algueraies. Néanmoins, la diversité spécifique qui les caractérise est mal connue et il n'existe pas de données sur leur étendue et leur biomasse. Le but de cette étude était (i) d'évaluer la diversité spécifique des algueraies du Lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie, et (ii) de mettre en place une méthode permettant d'estimer l'étendue et la biomasse de ces algueraies. La composition spécifique a été déterminée pour 11 algueraies, et les variations saisonnières de biomasse et de recouvrement ont été étudiées pour quatre algueraies représentatives sur une période de 18 mois. L'étendue et la surface de recouvrement des 11 algueraies a été estimée grâce à l'analyse d'images satellitales haute résolution Landsat7 (30-m de résolution) et Quickbird (2.4-m de résolution) et à des mesures de recouvrement *in situ*. Grâce à une relation entre le recouvrement et la biomasse, calculée à partir des données saisonnières, quatre méthodes nécessitant des niveaux d'effort d'échantillonnage différents ont été mises en place. Elles permettent d'estimer la biomasse totale à l'échelle de chaque algueraie, considérant ou non la composition spécifique, et les variations spatiales et temporelles. Cette étude a permis d'identifier sept espèces appartenant à la famille Sargassaceae, dont cinq au genre *Sargassum*, une au genre *Cystoseira* et une au genre *Hormophysa*. La surface de couverture moyenne (24,4 à 51,6%) et la biomasse totale (3,4 à 1561,9 tonnes de matière sèche) se sont avérées très variables d'une algueraie à l'autre. Par opposition, les variations temporelles de la biomasse ne sont pas apparues significativement différentes, néanmoins, les variations en composition spécifique sont propres à chaque algueraie. La surface totale des 11 algueraies a été estimée à 9 km<sup>2</sup> et leur biomasse totale a été calculée avec chacune des quatre méthodes. La méthode la plus précise a permis d'estimer la biomasse totale à 2900 tonnes de matière sèche. Cette étude propose une méthodologie pour caractériser les algueraies de Sargassaceae à grande échelle en utilisant des analyses d'images satellitales et des mesures *in situ*. Ces méthodes pourront être utiles dans le cadre d'une éventuelle surveillance ou de l'exploitation des algueraies à sargasses de Nouvelle-Calédonie, et également dans d'autres régions du monde.



**Note.** Ce travail représente le premier article soumis pour publication au cours de la thèse. Par conséquent il ne tient pas compte de toutes les révisions taxonomiques proposées par la suite au cours de la thèse. Ainsi depuis la soumission et la publication de cet article de nouvelles synonymies et des révisions de la classification ont été proposées aux chapitres III.1.1. et III.2. Ces révisions sont indiquées dans le manuscrit sous forme d'une note de bas de page à la première apparition des épithètes concernées.

3.2.2. Diversity, biomass and distribution pattern of *Sargassum* beds in the South West Lagoon of New Caledonia (South Pacific).

**ABSTRACT**

*Sargassum* (Phaeophyceae, Fucales) is a genus of worldwide distribution recently recognised to proliferate in several regions of the South Pacific. In New Caledonia they naturally structure one of the major lagoon habitats but their extent, composition and biomass remain largely unknown. To fill these gaps in our knowledge over large areas, we considered a combination of remote sensing and *in situ* methods applied to the Neo Caledonian South West Lagoon. Space borne high resolution Landsat (30-meter resolution) and Quickbird (2.4-meter resolution) images of the Neo Caledonian South West lagoon were used to estimate the spatial extent of the different beds of interest. Species composition was determined for 11 *Sargassum* beds and seasonal variations were investigated for 4 representative beds over an 18-month period using quadrats and transects. Relationships between surface cover and biomass were estimated from seasonal field data sets. Finally, 4 methods requiring variable levels of sampling effort, were designed to estimate the total biomass at the scale of each bed, considering or not the specific composition, and the spatial and temporal variations. Seven Sargassaceae species were identified. Mean surface cover (24.4 to 51.6%) and total biomass (3.4 to 1461.9 tons of dry matter) varied widely between beds. Overall biomass temporal variations were not significantly different, but species-level variations seemed to be bed-specific. The extent of the 11 beds was 9 km<sup>2</sup>; their total biomass was estimated and compared between the 4 methods, and the most precise method provided an estimate of 2900 tons of dry matter. This study demonstrates how to characterize *Sargassum* beds, efficiently and at large-scale, using a combination of remotely sensed and *in situ* data. These methods should serve possible future biomonitoring of *Sargassum* beds in New Caledonia, but also in other areas worldwide.

**Key words:** large brown algae, Sargassaceae, remote sensing, habitat management, coral reef

**Abbreviations:** DM, dry matter; QB, Quickbird; L7, Landsat7

## INTRODUCTION

*Sargassum* C. Agardh (1820) is the richest genus of the Sargassaceae, accounting for almost 80% of the species recorded for this family by Guiry & Nic Dhonncha (2007). This brown algal genus is widespread all over the globe (Okamura, 1932; Yoshida, 1989) and especially in tropical and subtropical regions (Nizamuddin, 1962; Womersley, 1987; Phillips, 1995) where they form large beds which play an important role in coral reef ecosystem functioning (Rossier & Kulbicki, 2000; Godoy & Coutinho, 2002, Tanaka & Leite, 2003).

In New Caledonia, about 46 taxa have been recorded (Grunow, 1915, 1916; May, 1953; Garrigue & Tsuda, 1988; Noro & Abbott, 1994); however since the pioneering work by Grunow (1915, 1916), no taxonomic revision has been done. To date, *Sargassum* is one of the most conspicuous alga forming large beds, especially in the South West lagoon. Together with seagrass and *Halimeda* (calcareous green algae) beds, they are one of the three major lagoon habitats structured by macrophytes. *Sargassum* bed canopies can reach 1.5 meter high, hosting a large diversity of invertebrates (Mukai, 1971; Tanaka & Leite, 2003) or sheltering nursery grounds for several fish species (Ornellas & Coutinho, 1998) and thus playing an important role in their life history (McClanahan et al., 1994). *Sargassum* species are also of interest for pharmaceutical and cosmetic applications due to their natural substance contents (Zubia, 2003; Stiger et al., 2004). In New-Caledonia, they could be used for their properties of toxic heavy metals biosorption (Davis et al., 2000; Sheng et al., 2004), especially in local mining industries as part of their waste management strategies.

On a negative side, recent biological invasion of *S. muticum* on the Pacific coast of northern America and on the Atlantic coast of Europe have been reported (Critchley et al., 1990). In various tropical Pacific localities, coral reefs have been faced with a proliferation of *Sargassum* populations following reef degradation. These expansions have been reported in French Polynesia (Stiger & Payri, 1999a) and in the Fijian archipelago (pers. obs.). *Sargassum* beds can be affected by changes in environmental factors like in the Great Barrier Reef where they experience fluctuations in biomass in relation to enhanced siltation and nutrient loads (McCook 1999; Schaffelke 1999). The apparent linkages between proliferation or reduction and environmental changes make *Sargassum* populations potentially good indicators to monitor ecosystem changes, and could hence be used to monitor the consequences of increased anthropogenic pressure. This is an interesting potential in the New Caledonian South West Lagoon which is currently facing increases in nutrient and sediment inputs (Tenorio et al., 2005; Jacquet et al., 2006) and the development of huge mining projects in upstream watersheds (Labrosse et al., 2000; Bellwood et al., 2006).

Despite their ecological role, their biotechnological potential, and the warning signal they could send, *Sargassum* remained poorly studied in New Caledonia. Biodiversity conservation, integrated coastal management and bioprospecting request accurate spatially-explicit data on diversity, distribution extent and biomass. This is true for most taxa, but particularly for *Sargassum* beds given their

importance in New Caledonia (Payri et al. 2007). In the South West lagoon, the accurate characterization of *Sargassum* beds spatial and temporal variations in diversity, extent and biomass is a new priority, but faces significant challenges given the extent of the area of interest (the New Caledonian lagoon covers 19,000 km<sup>2</sup>) and the expected seasonal variations (Hurtado & Ragaza, 1999; Stiger & Payri, 1999a).

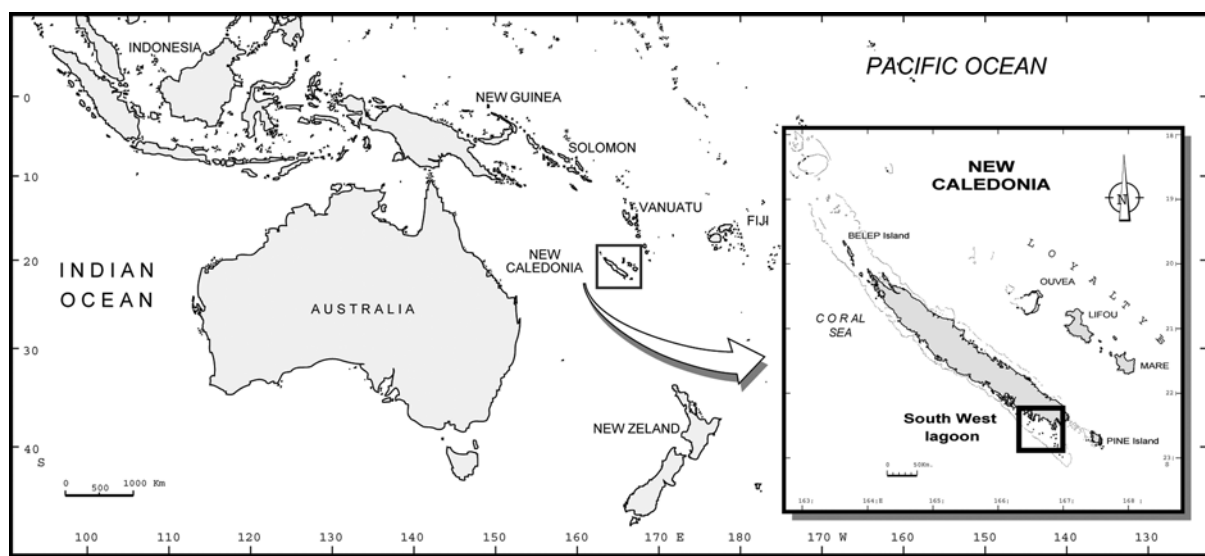
Studies using satellite and digital airborne remote sensing have proven to be efficient methods for mapping marine habitats, including coral reef ecosystems (Mumby et al., 1998; Andréfouët et al., 2003; White et al., 2003). Remote sensing was used to estimate biomass over large areas, thus avoiding time consuming, expensive and sometimes destructive field sampling (Belsher & Mouchot, 1992; Andréfouët et al., 2004). In Andréfouët et al. (2004), Sargassaceae surface cover for all reef habitats and algal biomass samples collected in the field were necessary to convert the information to the scale of the reef. Conversely, the measurement of seagrass standing crop could be estimated quasi directly from a linear relationship between the biomass and the signal measured by the sensor after depth correction (Mumby et al., 1997; Riegl et al. 2005), thus avoiding systematic field surveys. While the latter direct techniques were done using only optical or acoustic data in a variety of studies on seagrass beds, we are not aware of any similar *Sargassum*-specific studies in coral reef environments

The objectives of this work are to assess the feasibility of characterizing *Sargassum* beds in space and time across the New Caledonian South West Lagoon using a combination of remote sensing data and field and laboratory work. Variables of interest are species diversity, extent and biomass. For the latter variable, sampling all beds over an extended period of time to assess spatial and temporal variability was not an option. Thus, in order to eventually recommend a rapid, inexpensive and simple way of estimating Sargassaceae biomass over large areas, we aimed to compare a variety of methods requiring different levels of sampling effort. These methods include mapping using remote sensing techniques and biomass estimates based on both destructive quadrats samples and non-destructive transect data.

## **MATERIALS AND METHODS**

### ***Study sites***

New Caledonia is located in the south western Pacific Ocean between 18°-23° S and 162°-168° E, 2500 km east of Australia (Fig. III.31). The main island, “Grande Terre”, is surrounded by a 1600 km-long barrier reef enclosing a wide lagoon. The south west region includes a vast lagoon area. It displays an important diversity of marine habitats, with a mean depth of 20 meters. We investigated a total of 11 different *Sargassum* beds distributed in the south west lagoon area, between the capital city of Nouméa and the barrier reef located 17 km offshore. *Sargassum* beds were defined as any lagoon area displaying remarkable perennial Sargassaceae populations.



**Fig. III.31.** Map showing the geographic situation of New Caledonia and the South West lagoon study area (inset).

### *Selection and extent of Sargassum beds*

Our archives included several Landsat 7 (L7) images at 30 meter spatial resolution, acquired at different seasons and years. We selected an image acquired on the 3<sup>rd</sup> of August 2002 for its very high water clarity conditions in order to guide site selection. Eleven areas visually interpreted as *Sargassum* beds were selected according to this image, and quick preliminary surveys were performed to confirm the dominance of *Sargassum* species in those algal beds.

Simple Landsat image contrast enhancement provided the boundaries of the algal beds on a suite of different Landsat images. Specifically, we used 3 Landsat images from November 8<sup>th</sup> 1999, September 30<sup>th</sup> 2000, and April 26<sup>th</sup> 2001. In addition, three 2002 images acquired March 28<sup>th</sup>, September 4<sup>th</sup> and October 22<sup>nd</sup> were also used to assess annual seasonal variations. Outer bed boundary locations were confirmed *in situ* late 2006 by field checks (SCUBA, spot dives and/or manta tows) and using acoustic data. Results were visually compared with boundary limits detected from Landsat images. A full presentation of acoustic data processing is beyond the scope of the study but readers can refer to Chevillon (2005) and Payri et al. (2007) for further information.

Surface areas of each targeted *Sargassum* bed ( $S$ , in km<sup>2</sup>) was estimated by counting the number of Landsat pixels (900 m<sup>2</sup> each) located within the dark patches (Systems Inc. ENVI® toolbox).

### *Typology*

For each of the 11 *Sargassum* beds, field stations were selected depending on the Landsat image contrast variability and total surface area to account for the heterogeneity of the bed (Table III.22). At all stations, geomorphology (reef flat or lagoon floor), substratum (sandy rocky floor, rubble and/or maerl), and depth were described. From these observations, an algal bed typology was obtained.

Species diversity, relative species surface cover and overall Sargassaceae species surface cover were considered afterwards to finalize the typology (see below).

**Table III.22.** Habitat description and surface cover of major Sargassaceae species for all beds surveyed.

<i>Sargassum</i> beds designation	S01	S02	S03	S04	A	B	C	D	E	F	G
Estimated surface area (km <sup>2</sup> )	0.007	0.023	0.302	0.027	0.019	0.138	0.239	2.138	4.882	00.252	0.999
Nr of stations surveyed	1	1	1	1	1	1	2	6	5	1	1
<b>Habitat description<sup>a</sup></b>											
Reef flat	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Lagoon floor	-	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X
Sandy rocky floor	-	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X
Rubble	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Maerl	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-
Depth (m) <sup>b</sup>	2.5	10	4.5	2.5	7	10	7.5	9	12	11	10
Number of species <sup>b</sup>	6	4	7	3	3	6	3	4	5	4	5
<b>Mean surface cover<sup>b</sup> (R<sup>x</sup>)</b>											
<i>S. spinuligerum</i> <sup>c</sup>	9.3	13.9	7.2	32.6	51.6	3	12.7	12.2	14.9	9.1	26.4
<i>S. decurrens</i>	<1	17.3	<1	<1	0	24.3	17	8	6.7	21.4	5.3
<i>S. howeanum</i>	38.3	0	26	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. crassifolium</i>	<1	0	<1	0	<1	<1	0	0	<1	<1	<1
<i>S. polycystum</i>	<1	0	<1	0	0	<1	0	<1	0	0	<1
<i>H. cuneiformis</i>	0	9	6.8	0	0	2.4	5.2	4.5	2.8	3.3	0
<i>C. trinodis</i>	<1	<1	<1	<1	<1	<1	0	<1	<1	0	<1
Total	47.6	40.2	40	32.6	51.6	29.3	34.9	24.7	24.4	33.8	31.7

<sup>a</sup>, for beds S01-S04, the mean annual surface cover is given; for beds A-G, mean surface cover assessed during campaigns in January and June 2006; <sup>b</sup>, when several stations were surveyed within a bed, the mean is given; <sup>c</sup>, includes *S. spinuligerum* var. *crispata*; R<sup>x</sup>, surface cover of species x.

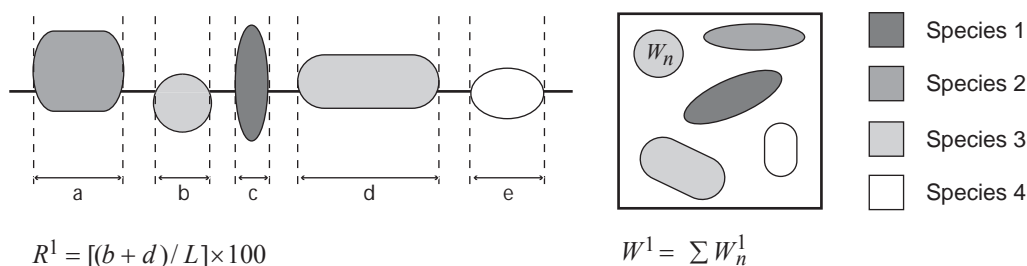
### **Species identification**

For species identification, raw material was taken from saxicolous populations, air-dried and pressed as herbarium voucher specimens prior to taxonomical work. Receptacles (fertile organs), if any, or apical growth parts were preserved in silica gel (Chase & Hills, 1991) for later molecular analyses. *Sargassum* morphotype classifications were based on morphological analysis of holdfast, axis, leaves (laterals), vesicles and receptacles (Yoshida, 1989). Receptacles were sectioned transversally using a freezing microtome and observed with a light microscope (Olympus BH2). Morphological taxonomic ambiguities were improved using nuclear *ITS-2* (Intergenic Transcribed Spacer 2) and chloroplastic *rbclS* (*RubisCo* spacer) genetic markers as described in Stiger et al. (2000, 2003) and Phillips et al. (2005). Finally, morphotypes were identified at species level using the available *Sargassum* taxonomic regional literature (C. Agardh, 1820; J. Agardh, 1848, 1889; Grunow, 1915, 1916a, b; May, 1953; Womersley & Bailey, 1970; Womersley, 1987; Garrigue & Tsuda, 1988; Noro & Abbott, 1994) and the study of type specimens and/or specimens from the type locality whenever possible.

### **Surface cover and biomass estimation**

To estimate the surface cover and spatial and temporal variability in biomass, two types of sampling were carried out, each requiring different levels of sampling effort.

*Sampling 1* was a time-consuming, destructive sampling that focused on 4 beds deemed representative of habitats and species variability observed among the 11 beds. Beds S01 to S04 (see Table III.22)



**Fig. III.32.** Transect and quadrat measurement methods. Surface cover of species 1 (noted  $R^1$ ) is the sum of transect intercepts measured for this species divided by the total transect length ( $L=10$  m). Thus the total surface cover at a station is the sum of each species surface cover at this station. The biomass ( $W^1$ ) of species 1 is the sum of  $W_n^1$  (g of dry matter) measured in  $1\text{ m}^2$  using a quadrat.

were surveyed by SCUBA every three months from August 2005 to January 2007 using the same protocol (Fig. III.32). Surface covers per species ( $R^x$ ) were measured for each station along 4 parallel 10 m transects using the Line Intersect method (English et al., 1997). Then, the floristic content from 4 random  $0.25\text{ m}^2$  quadrats was collected, sorted into species, oven-dried at  $60^\circ\text{C}$  during 48 h and weighed to measure mean biomass per species and per station ( $W^x$ ).

*Sampling 1* provided the temporal and spatial variation of the species listed for each bed. Seasonal variation significance was tested using the software *Statistica* (Statsoft Inc., France). Variances were homogeneous (test of Barthell,  $p>0.05$ ) but data were not distributed normally, even when transformed. Thus, a non parametric test of Kruskal-Wallis was used followed by a post-hoc test U of Mann Whitney.

Surface cover / biomass linear relationships, derived from transect and quadrat measurements were estimated for each species separately and considering all Sargassaceae species together. They were constrained to intersect the origin. Several relationships could then be computed as follows:

- considering all surveys, and all 4 beds, the relationship for each species  $x$  is:

$$W^x = a^x \times R^x \quad (\text{Equation 1})$$

where  $a^x$  is the slope of the linear relationship between the biomass per unit of surface area,  $W^x$ , and the surface cover,  $R^x$ , for a given species  $x$  in all 4 beds at all seasons.

- considering all surveys, all 4 beds, and considering all Sargassaceae species ( $\sum x$ ), the unique relationship applicable to all species is:

$$W^{\sum x} = a^{\sum x} \times R^{\sum x} \quad (\text{Equation 2})$$

where  $a^{\sum x}$  is the slope of the linear relationship between the biomass per unit of surface area,  $W^{\sum x}$ , and the surface cover,  $R^{\sum x}$  of all Sargassaceae species in all 4 beds at all seasons

- considering all surveys for each of the 4 beds and for all species, bed-scale annual mean biomass per unit of surface area are:  $W_{S01}^{mean}$ ,  $W_{S02}^{mean}$ ,  $W_{S03}^{mean}$ ,  $W_{S04}^{mean}$  and  $W_{S01-S04}^{mean}$  is the average over the 4 beds.

*Sampling 2*, which is less time-consuming, was conducted over the remaining 7 algal beds (beds A-G, see Table III.22). Only non-destructive surface cover per species was measured along 4 parallel 10 m transects per station. A total of 17 stations were sampled for the 7 beds between January and June 2006 (Table III.22). Mean surface cover was calculated for each species  $x$ , and also taking into account all Sargassaceae species ( $\sum x$ ) in each bed  $\alpha$ , thus  $R_{\alpha}^x$  and  $R_{\alpha}^{\sum x}$  (in %) respectively.

Four different methods to estimate the biomass for any of the 11 *Sargassum* beds were designed from *sampling 1* and 2. All methods required the bed surface area from satellite imagery ( $S$ , in km<sup>2</sup>) and the annual surface cover and biomass measured over the 4 representative beds. Decreasing levels of data requirements for each bed were then considered, with 1/ bed-specific species surface cover and quadrat-based biomass measurements (from *Sampling 1*), 2/ bed-specific surface cover for each species (from *Sampling method 2*), 3/ bed-specific surface cover for all Sargassaceae species pooled together (from *Sampling 2*), 4/ surface area of the bed from satellite imagery and the annual mean biomass, i.e. the minimum requirements as stated above.

Thus the total biomass of bed  $\alpha$  could be estimated in 4 different ways:

First,

$$W_{1,\alpha} = S_{\alpha} \times W_{\alpha}^{mean} \quad (\text{Equation 3, method 1})$$

where  $W_{1,\alpha}$  is the total biomass of bed  $\alpha$  (in tons of dry matter (DM)),  $S_{\alpha}$  is the remote sensing estimated surface of bed  $\alpha$  (in km<sup>2</sup>) and  $W_{\alpha}^{mean}$  the mean biomass measured in the field with destructive quadrat sampling (in g.m<sup>-2</sup> DM). These means have been computed for beds S01 to S04 where quadrats were sampled. *Method 1*, requiring more field data than the following ones, is considered here as the reference method.

Second,

$$W_{2,\alpha} = S_{\alpha} \times \sum_x (a^x \times R_{\alpha}^x) \quad (\text{Equation 4, method 2})$$

where  $W_{2,\alpha}$  is the total biomass of bed  $\alpha$  (in tons of DM),  $S_{\alpha}$  is the remote sensing estimated surface of bed  $\alpha$  (in km<sup>2</sup>),  $a^x$  is the slope of the linear regression for species  $x$  (from equation 1) and  $R_{\alpha}^x$  is the mean surface cover measured for species  $x$  in bed  $\alpha$  (from *Sampling 2*).

Third,

$$W_{3,\alpha} = S_{\alpha} \times a^{\sum x} \times R_{\alpha}^{\sum x} \quad (\text{Equation 5, method 3})$$

where  $W_{3,\alpha}$  is the total Sargassaceae biomass of bed  $\alpha$  (in tons of DM),  $S_\alpha$  is the remote sensing estimated surface of bed  $\alpha$  (in km<sup>2</sup>),  $a^{\sum x}$  is the slope of the linear regression for all Sargassaceae species (from equation 2) and  $R_\alpha^{\sum x}$  is the mean surface cover measured for all Sargassaceae species in bed  $\alpha$  (from *Sampling 2*).

Fourth,

$$W_{4,\alpha} = S_\alpha \times W_{S01-S04}^{mean} \quad (\text{Equation 6, method 4})$$

where  $W_{4,\alpha}$  is the total biomass of bed  $\alpha$  (in tons of DM),  $S_\alpha$  is the remote sensing estimated surface of bed  $\alpha$  (in km<sup>2</sup>), and thus the only bed-specific information. It is assumed here that the annual mean biomass  $W_{S01-S04}^{mean}$  is close to the mean annual biomass of any bed found in the studied area.

### ***Sensitivity analysis on biomass estimates***

To compute absolute errors on biomass estimates at bed-scale, errors on mean biomass estimation and errors on estimated beds surface areas would be necessary. However, errors on bed surface areas could not be fully quantified here. For this, we would need to estimate the uncertainty due to the image resolution and due to errors in bed delineation and misclassification of each pixel, in the form of an error matrix (see Andréfouët et al., 2004). Nevertheless, it was possible to compute the relative differences between methods, considering  $W_{1,\alpha}$  (*method 1*) as the reference. To assess the differences between methods, we computed  $\Delta_{i/j}$  as follows:

$$\Delta_{i/j} = \frac{(W_{i,\alpha}^{estimated} - W_{j,\alpha}^{estimated})}{W_{j,\alpha}^{estimated}} \times 100$$

where  $\Delta_{i/j}$  is the relative difference between biomasses estimated with methods  $i$  and  $j$  (in %). The estimation differences  $\Delta_{i/1}$  could be calculated only for beds S01-S04 as *method 1* was applied only to those beds.  $\Delta_{i/j}$  ( $j \neq 1$ ) were calculated for all 11 beds (i.e. S01-S04 and A-G).

### ***Correction of patchiness in Sargassum bed extent estimates***

It could be possible to account for the intra-bed patchiness (small bare holes within the bed), which is not detectable at the 30 meter resolution of the Landsat images, by using 2.4-meter resolution Quickbird (QB) image and compare the extent computed from the different images, if the images were concurrent. If this is not the case, we have to assume that *Sargassum* beds are stable in extent, cover and biomass across time. Here, we used a Quickbird (QB) image from December 25<sup>th</sup> 2004, thus different than any of the Landsat acquisition dates from our archive. QB covered three of the previously targeted *Sargassum* beds and 15 % of the Landsat study area. For the inter-sensor



comparison, the August, 3<sup>rd</sup> 2002 Landsat image was used. Under the assumptions above, a correction coefficient  $k$  was computed using:

$$k = \sum \frac{S_{QB}}{S_{L7}}$$

where  $S$  is the surface estimated from either Landsat 7 or Quickbird images in km<sup>2</sup>. The correction factor  $k$  was applied to all bed surfaces estimated from the selected Landsat 7 image.

## RESULTS

### *Mapping and surface areas*

Image contrast enhancement of Landsat data was efficient to detect bed boundaries even with different water qualities because beds were shallow (between 2.5 and 12 m), because dark *Sargassum* beds were surrounded by bright soft and hard bottoms, and because *Sargassum* beds boundaries were sharp at the resolution of the Landsat 7 image (30 meters). However, in some areas, boundaries could be fuzzier due to adjacent seagrass beds, or because of larger depth gradient within the *Sargassum* bed. Both factors can blur the *Sargassum* bed radiometric signal.

Image analysis shows virtually no variation of the *Sargassum* beds extents between the August, September and October 2002 Landsat images and are comparable to those observed in the November 1999 and September 2000 images. However, while the bed boundaries do not vary, the relative contrast with the surrounding habitats changes. This could be interpreted as a variation of the algal surface cover in time within beds of stable extents. We conclude that bed boundaries are quite stable at inter-annual scale, but that changes in surface cover are detectable. Therefore the surface areas estimated here are valid all year round and can be used in the different biomass formulations (equations 3-6).

The factor  $k$  used to correct patchiness between sensors at different resolutions was equal to 0.658 and applied to correct surfaces estimated with the reference Landsat 7 image. The individual surface areas of the 11 targeted beds were estimated and the total surface occupied by *Sargassum* beds in the study area was 9.03 km<sup>2</sup> (Table III.23, Figure III.33).

### *Species identification*

Eight species belonging to the Sargassaceae were identified. Six of them were part of the genus *Sargassum*. They belonged to the subgenera *Phyllotrichia* (*S. decurrens* (Brown ex. Turner) C. Agardh) and the subgenera *Sargassum* section *Malacocarpicae*<sup>12</sup> (*S. spinuligerum* Sonder, *S.*

---

<sup>12</sup> sect. *Malacocarpicae* (J. Ag.) Abbott et al. = sect. *Sargassum* (cf. chapitre III.1.1.)

**Table III.23.** Estimated surface area for each bed surveyed, mean biomass and standard deviations measured for beds S01-S04, estimated biomass and estimation differences for all beds.

Bed designation	S (km <sup>2</sup> )	W <sup>mean</sup> (g.m <sup>-2</sup> )	W <sub>1</sub> (t)	W <sub>2</sub> (t)	W <sub>3</sub> (t)	W <sub>4</sub> (t)	Δ <sub>2/1</sub> (%)	Δ <sub>3/1</sub> (%)	Δ <sub>4/1</sub> (%)	Δ <sub>3/2</sub> (%)	Δ <sub>4/2</sub> (%)	Δ <sub>4/3</sub> (%)
S01	0.007	456±128	3.2±0.9	3.4	3.7	3.3	6.2	15.6	3.1	8.8	-2.94	-10.8
S02	0.023	390.1±123.7	9.0±2.8	10.9	9.9	10.6	21.1	10.0	17.8	-9.2	-2.75	7.1
S03	0.302	429±102.9	129.6±31	132.5	129.6	138.8	2.2	0.0	7.1	-2.2	4.75	7.1
S04	0.027	566±122.6	15.3±3.3	11.7	9.5	12.4	-23.5	-37.9	-19.0	-18.8	5.98	30.5
A	0.019	-	-	12.9	10.5	8.7	-	-	-	-18.6	-32.56	-17.1
B	0.138	-	-	40.0	43.6	63.8	-	-	-	9.0	59.50	46.3
C	0.239	-	-	95.1	89.7	110.1	-	-	-	-5.7	15.77	22.7
D	2.138	-	-	644.9	567.6	984.3	-	-	-	-12.0	52.63	73.4
E	4.882	-	-	1461.9	1280.2	2247.2	-	-	-	-12.4	53.72	75.5
F	0.252	-	-	90.2	91.4	115.8	-	-	-	1.3	28.38	26.7
G	0.999	-	-	395.5	340.3	459.8	-	-	-	-14.0	16.26	35.1
Mean for S01-S04	0.089±0.142	460.3±119.3	41±9.5	39.6±62	38.2±61	41.3±66	1.5±18.6	-3.1±24.1	2.3±15.4	-5.3±11.6	1.3±4.8	8.5±17
Mean for small beds <sup>a</sup>	0.019±0.009	-	-	9.7±4.3	8.4±3.2	8.7±3.9	-	-	-	-9.4±13	-8.1±16.8	2.4±21.4
Mean for medium beds <sup>b</sup>	0.386±0.348	-	-	150.7±281	139±117	177.7±161	-	-	-	-2.3±8.5	24.9±21.1	27.6±14.6
Mean for large beds <sup>c</sup>	3.510±1.940	-	-	1053.4±578	924±504	1615.7±893	-	-	-	-12.2±0.3	53.2±0.8	74.5±1.5
Mean for all beds	0.821±1.491	-	-	263±445	234±388	378±686	-	-	-	-6.7±9.9	18.1±28.4	27±30.3
Total	9.027	-	-	2899.0	2576.0	4154.8	-	-	-	-73.7	198.7	296.6
Minimum	0.007	-	-	3.4	3.7	3.3	-	-	-	-18.8	-32.6	-17.1
Upper value	4.882	-	-	1461.9	1280.2	2247.2	-	-	-	9.0	59.5	75.5

<sup>a</sup>, surface area between 0 and 0.1 km<sup>2</sup>; beds S01, S02, S04 and A; <sup>b</sup>, surface area between 0.1 and 1 km<sup>2</sup>; beds S03, B, C, F and G; <sup>c</sup>, surface area superior to 1 km<sup>2</sup>; beds D and E; S, surface area; W<sup>mean</sup>, mean biomass, W<sub>i</sub>, biomass estimated with method i; Δ<sub>i/j</sub>, estimation difference between method i and method j.

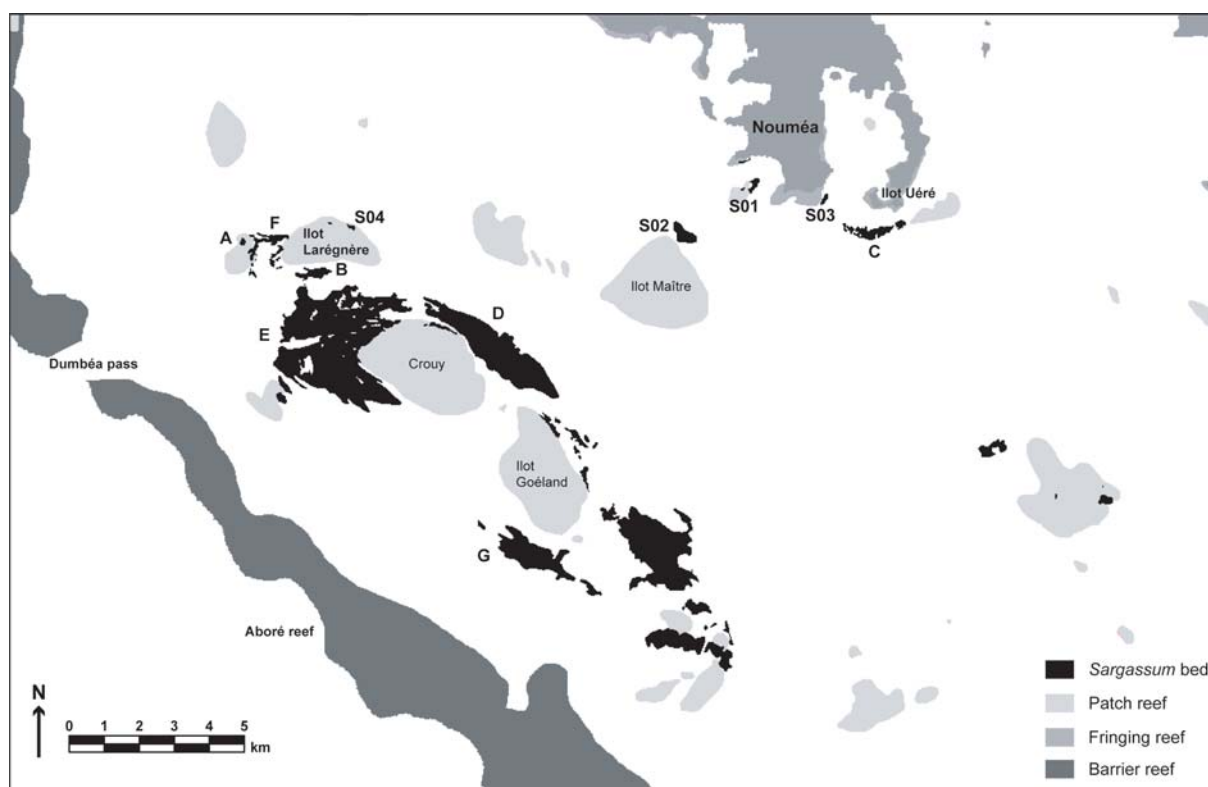
**Table III.24.** Mean seasonal biomass (in g.m<sup>-2</sup>) per species and per beds surveyed (S01-S04) and standard deviations.

beds	species/seasons <sup>a</sup>	W05	S06	A06	W06	Sp06	S07
S01	<i>S. howeanum</i>	556 ± 148.9	270 ± 185.1	563 ± 58.9	307 ± 85.3	188 ± 131.2	170 ± 140
	<i>S. spinuligerum</i>	9 ± 18	110 ± 77.1	31 ± 54.3	69 ± 92.6	231 ± 119.2	68 ± 89.2
S02	<i>S. decurrens</i>	222 ± 164.4	132 ± 92.4	163 ± 32.3	137 ± 48.7	268 ± 117.8	73 ± 71.5
	<i>S. spinuligerum</i>	55 ± 50.1	162 ± 152.6	6 ± 12	0 ± 0	87 ± 77.7	285 ± 132.2
	<i>H. cuneiformis</i>	0 ± 0	134 ± 128.5	41 ± 82	452 ± 410.2	137 ± 240.5	65 ± 81.2
S03	<i>S. decurrens</i>	0 ± 0	0 ± 0	16 ± 18.7	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	<i>S. howeanum</i>	249 ± 168.3	145 ± 28.3	124 ± 72.6	281 ± 118.4	222 ± 12.4	344 ± 212.4
	<i>S. spinuligerum</i>	29 ± 19.9	121 ± 111.4	78 ± 44.1	101 ± 103.3	19 ± 38	86 ± 106
	<i>H. cuneiformis</i>	47 ± 47.7	185 ± 125.1	175 ± 84.6	28 ± 32.9	0 ± 0	38 ± 76
S04	<i>S. spinuligerum</i>	313 ± 194.4	686 ± 269.2	679 ± 41.4	603 ± 211	423 ± 131.7	618 ± 201.7

<sup>a</sup>, W05: Winter 2005, S06: Summer 2006, A06: Autumn 2006, W06: Winter 2006, Sp06: Spring 2006, S07: Summer 2007.

*spinuligerum* Sonder var. *crispata* Grunow and *S. howeanum* Lucas), section *Zygocarpiceae*<sup>13</sup> (*S. polycystum* C. Agardh) and section *Acanthocarpiceae*<sup>14</sup> (*S. cf. crassifolium*<sup>15</sup> J. Agardh). Two other species were identified as *Hormophysa cuneiformis* (J.F. Gmelin) P.C. Silva and *Cystoseira trinodis* (Forsskål) C. Agardh.

*Lobophora variegata* (Lamouroux) Womersley ex Oliveira (Phaeophyceae, Dictyotales) was also found to be abundant in several beds; however it belongs to a different functional-form group and was considered separately. Several other algal species belonging to various families were observed but not considered further due to their rarity.



**Fig. III.33.** Distribution of *Sargassum* beds in the South West lagoon of New Caledonia.

### *Sargassum* bed typology

The major characteristics of the beds surveyed are listed in Table III.22. The 8 Sargassaceae species and the whole range of habitat diversity were represented in beds S01-S04. Among the 11 considered beds, 2 occurred on shallow reef flats less than 4.5 m deep on rubble and/or maerl substrata (S01 and S03). All others occupied lagoon floor with sandy rocky bottoms and ranged from 2.5 to 12 m deep.

<sup>13</sup> *S. polycystum* C. Ag. appartient désormais à la sect. *Polycystae* Mattio et Payri dont cette espèce est le type (cf. chapitre III.2.2.).

<sup>14</sup> sect. *Acanthocarpiceae* (J. Ag.) Abbott et al. = sect. *Sargassum* (cf. chapitre III.1.1)

<sup>15</sup> *S. crassifolium* = *S. aquifolium* (Turn.) C. Ag. Cette espèce est désormais classée au sein de la sect. *Binderianae* (Grun.) Mattio et Payri. (cf. chapitre III.2.2)

As an overall trend *S. howeanum* was dominant on shallow rubble reef flats whereas *S. spinuligerum* was found to be abundant on shallow to deep sandy rocky lagoon floors.

Total surface cover of Sargassaceae ranged from 24.4 % in bed E to 51.6 % in bed A with an overall mean of 35.5 %. *Sargassum spinuligerum* (including *S. spinuligerum* var. *crispata*), *S. decurrens*, *S. howeanum* and *Hormophysa cuneiformis* were the major species components of the beds while *S. crassifolium*, *S. polycystum* and *Cystoseira trinodis* were less abundant with specific surface covers less than 1%. Sargassaceae species diversity ranged between 3 to 7 species per bed and *S. spinuligerum* occurred at all stations (Table III.22).

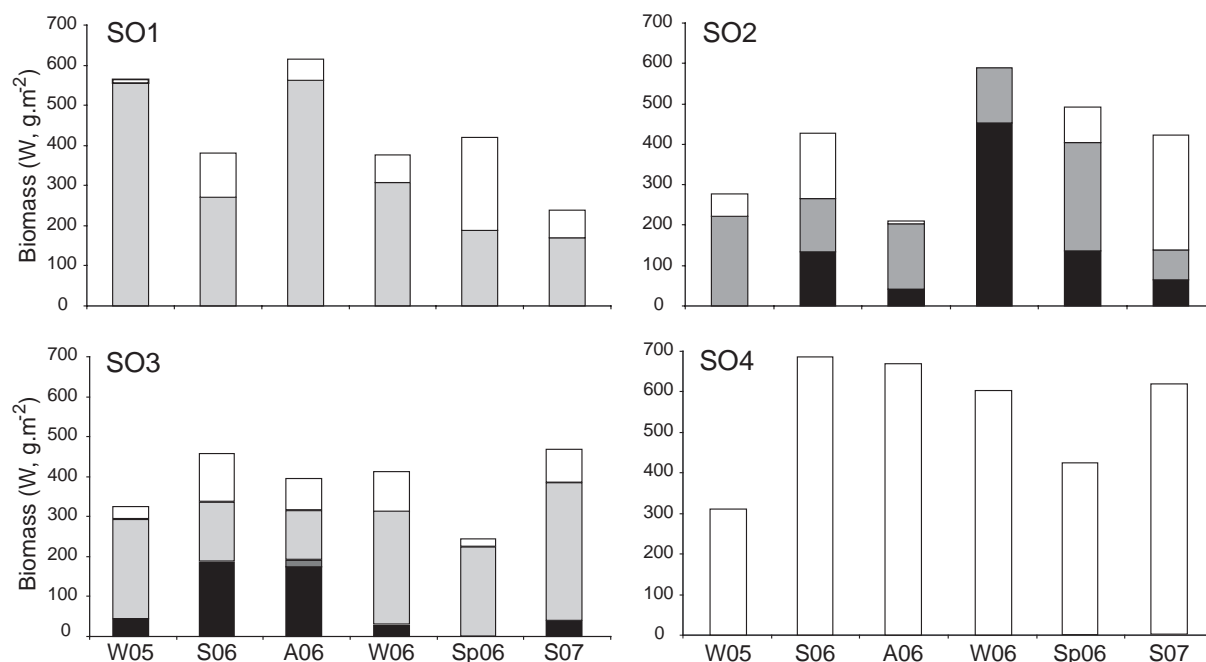
#### **Seasonal in situ biomass measurements**

The mean biomass and standard deviation per station for the different species are reported in Table III.24 for the 4 beds S01-S04 where destructive quadrat sampling was conducted. Seasonal variations per bed and species are represented on Fig. III.34. No significant differences were found except between *S. howeanum* and *S. spinuligerum* during winter 2005 and autumn 2006 ( $p < 0.05$ ) within bed S01. However some trends could be underlined. Specifically, bed S01 was dominated by *S. howeanum* throughout the year, except during spring 2006 where *S. spinuligerum* was dominant. At bed S02 the total biomass was shared in different proportions according to season by *S. spinuligerum*, *S. decurrens* and *H. cuneiformis*. Within bed S03, *S. howeanum* dominated the biomass during winters 2005 and 2006, spring 2006 and summer 2007 whereas *H. cuneiformis* was more important during summer 2005 and autumn 2006. Bed S04 was dominated by *S. spinuligerum*.

The highest specific biomass was measured for *S. spinuligerum* in bed S04 during summer 2006 (686 g.m<sup>-2</sup> DM) whereas the lowest was measured for the same species in bed S02 during autumn 2006 (6 g.m<sup>-2</sup> DM). As an overall trend, *S. spinuligerum* biomass was highest during the warm period (spring and summer) and lowest mostly during the cool period (autumn and winter). *Sargassum howeanum* biomass was highest during autumn 2006 and lowest during summer 2007 at S01 whereas the tendency was inverted at S03 with highest values observed in summer 2007 and lowest in autumn 2006. *Sargassum decurrens* was well represented in S02 compared to the three other stations. Their highest and lowest biomasses were measured in spring 2006 and in summer 2007, respectively. *Hormophysa cuneiformis* was conspicuous at S02 and S03. During winter 2006 its highest biomass was recorded for S02 whereas it was the lowest biomass period at S03.

The above results highlight the year-long turnover of different species within each bed, and the large inter-bed variation that we have observed in terms of species composition and biomass variations.

These specific seasonal trends disappeared when the total Sargassaceae biomass per station and for the two contrasting periods of the year (namely warm and cool) was considered as outlined in Table III.25. Mean biomass differences between stations were large but were not significant between the warm and the cool periods, and within periods.



**Fig. III.34.** Mean biomass (in  $\text{g.m}^{-2}$  of dry matter) per species at stations S01-S04 for August 2005 and at intervals of 3 months from January 2006 to January 2007 (W: winter, Sp: spring, S: summer, A: autumn). White: *S. spinuligerum*, light grey: *S. howeanum*, dark grey: *S. decurrens*; black: *H. cuneiformis*.

#### ***Biomass estimation and sensitivity analysis at bed scale***

All linear regressions showed a good ( $r^2 > 0.70$ ) and significant ( $p < 0.005$ ) correlation between the biomass and the surface cover. Linear regressions per species (equation 1) and for all Sargassaceae species (equation 2) including slope coefficients are detailed in Table III.26. Overall annual means per bed ( $W_{S01}^{mean}$ ,  $W_{S02}^{mean}$ ,  $W_{S03}^{mean}$ ,  $W_{S04}^{mean}$ ) and the average for the 4 beds ( $W_{S01-S04}^{mean}$ ) are shown Table III.23.

The estimated biomasses  $W_1$  (beds S01-S04) and  $W_2$ ,  $W_3$  and  $W_4$  (all 11 beds) are provided in Table III.23. The total biomass for the 11 beds could not be computed with *method 1* because of data requirements for this estimation method. However, the total estimated biomass with *method 2* was 2,899 tons DM, 2,576 tons DM with *method 3* and 4,154.8 tons DM with *method 4*.

Relative biomass differences  $\Delta_{i/1}$  for beds S01-S04 and series  $\Delta_{3/2}$ ,  $\Delta_{4/2}$  and  $\Delta_{4/3}$  for all beds are summarized in Table III.23. The mean difference estimation between *method 2* and *method 1* ( $\Delta_{2/1}^{mean}$ ) was  $1.5 \pm 18.6$  %. However, bed specific  $\Delta_{2/1}$  shows large variations between beds. Estimated biomasses  $W_{2,S01}$  and  $W_{2,S03}$  were slightly overestimated compared to  $W_{1,S01}$  and  $W_{1,S03}$  (6.2 and 2.2 % respectively), whereas  $W_{2,S02}$  was overestimated by 21.1 % and  $W_{2,S04}$  was underestimated by 23.5 %. Nevertheless, we note that  $W_2$  values were comprised within the range of uncertainty (standard deviation) of  $W_1$ , with the exception of  $W_{2,S04}$ .

The mean difference estimation between *method 3* and *method 1* ( $\Delta_{2/1}^{mean}$ ) was  $-3.1 \pm 24.1$  %. Individually,  $W_{3,S01}$  and  $W_{3,S02}$  were overestimated,  $W_{3,S04}$  was severely underestimated, and  $W_{3,S03}$  and  $W_{1,S03}$  were similar ( $\Delta_{3/1} = 0$ ). The mean difference between *method 4* and *method 1* ( $\Delta_{4/1}^{mean}$ ) was  $2.3 \pm 15.4$  %. The same pattern than for  $\Delta_{2/1}^{mean}$  was observed with  $W_4$  values within the range of  $W_1$  standard deviations, except  $W_{4,S02}$ .

When considering only beds S01-S04,  $\Delta_{3/2}^{mean}$ ,  $\Delta_{4/2}^{mean}$ , and  $\Delta_{4/3}^{mean}$  were all quite low. This was expected, since the parameterisation of all methods came from beds S01-S04, which were deemed representative of the South lagoon beds diversity. When considering all 11 beds together, the mean differences  $\Delta_{3/2}^{mean}$ ,  $\Delta_{4/2}^{mean}$ , and  $\Delta_{4/3}^{mean}$  showed that, in average, *method 3* provided slightly lower results than *method 2* ( $\Delta_{3/2}^{mean} = -6.7 \pm 9.9$ ), whereas both *methods 3* and *4* provided higher estimates than *method 2* ( $\Delta_{4/2}^{mean} = 18.1 \pm 28.4\%$ , and  $\Delta_{4/3}^{mean} = 27 \pm 30.3\%$ ) (Table III.23).

**Table III.25.** Mean biomass and standard deviation ( $\text{g.m}^{-2}$  of dry matter) during warm and cool periods for each of the stations surveyed seasonally (S01-S04).

Station	Warm period <sup>a</sup>	Cool period <sup>b</sup>
S01	345.7±95.3	502.3±109.4
S02	447.7±38.5	358.7±202.3
S03	386.7±126.4	376.0±44.9
S04	575.7±136.5	531.7±193

<sup>a</sup>, from October to March; <sup>b</sup>, from April to September

**Table III.26.** Slope (a) of linear regressions between biomass and surface cover per species and for all major Sargassaceae with correlation coefficient  $r^2$  and p-value.

Taxa	a	$r^2$	p-value
<i>S. spinuligerum</i>	13.25	0.75	<0.05
<i>S. howeanum</i>	9.15	0.93	<0.05
<i>S. decurrens</i>	8.70	0.89	<0.05
<i>H. cuneiformis</i>	15.63	0.70	<0.05
<i>Sargassaceae</i>	10.87	0.79	<0.05

## DISCUSSION

### *Diversity and typology of the Sargassum beds*

*Sargassum* beds in the South West lagoon of New Caledonia are multi-species assemblages, including 6 species of *Sargassum* and other members of Sargassaceae. These mixed beds represent less than 40 % of the New Caledonian diversity of the genus which currently comprises 15 current species belonging to tropical, subtropical and temperate waters (Mattio, unpublished data). This genus is well represented compared to others regional flora; e.g.. 18 species reported from Western Australia (Womersley, 1987), 3 from French Polynesia (N'Yeurt & Payri, 2007), 4 from the Solomon Islands (Womersley & Bailey, 1970), 5 from the Hawaiian Islands (Abbott & Huisman, 2004) or 6 from the Marianna Islands (Lobban & Tsuda, 2003). The 6 species are never found together in the same beds. Species assemblages vary in composition and density between location and within location as well as between depths, making difficult grouping species into general environmental categories.

Nevertheless, 2 main types of *Sargassum* beds could be proposed based on geomorphology, substratum, depth, species diversity and surface cover. The first type, dominated by *S. howeanum*, a short and compact species with a high biomass to size ratio and high surface cover, occurs in shallow reef flats with coral rubble. This species is often mixed with *S. spinuligerum* occurring in lesser abundance (surface cover and biomass). The second type, dominated by *S. spinuligerum* associated with the less abundant *S. decurrens* and *H. cuneiformis*, occurs in the deeper lagoon floor down to 12 m depth, with large areas of hard stable substrata (sandy rocky bottom). In both types of *Sargassum* beds, a single species dominates a mixed assemblage. Similar pattern was previously reported by Kendrick (1993) in Australian *Sargassum* beds.

### ***Spatial and seasonal variation***

Large differences in species diversity between beds were found in our study and reflect variation in habitat as discussed above; however, there is no clear spatial distribution of species. The variation of the mean species surface cover is the only evidence of depth influence, except for *S. howeanum* which seems to be restricted to the intertidal zone. *Sargassum spinuligerum* and *S. decurrens* are the only species recorded at all stations sampled, regardless of depth. However, abundances are generally lower in the intertidal zone compared to the subtidal zone for both species. Hence, dominance shifts from *S. howeanum* in shallow beds to a *S. spinuligerum-decurrens* assemblage in the deep subtidal beds. Similar spatial distribution patterns have been described in Australia by Kendrick (1993), and in the Philippines by Ang (1986) but further investigations are needed to understand which factors control species abundance within each bed.

Regarding seasonality, all the species persist throughout the year as macroscopic thalli, but all display temporal variations. Abundance peak can occur during warm periods (*S. spinuligerum* either in deep or shallow beds), or in cooler periods (*S. decurrens* and *S. howeanum*). Despite these specific trends, there is no clear overall seasonal pattern. *Sargassum* seasonality is well documented, for example by Tsuda (1971) in Guam, Hurtado & Ragaza, (1999) in the Philippines, Payri (1987) and Stiger & Payri (1999a) in French Polynesia. All these studies reported highest biomass for *Sargassum* during cool periods. Conversely, Murase et al. (2005) reported the highest *S. macrocarpum* productivity during summer in Japan, and Kilar & Norris (1988) did not detect clear seasonal pattern in *S. filipendula* from Caribbean Panama.

### ***Extent of Sargassum beds***

To estimate their extent and distribution in the South West lagoon, *Sargassum* beds were characterized using 30 m resolution Landsat 7 image, and the coarseness of the observations was corrected using a unique *k* factor derived from a Quickbird image (4 m resolution). The accuracy of each bed surface estimation remains unknown at this stage, even if field verification and acoustic data (not shown here, but see Payri et al. 2007) have confirmed a good agreement between methods and their respective

limitations. In our study, despite possible contiguous seagrass habitats and depth gradient, the boundaries of *Sargassum* beds was fairly straightforward to identify due to their size, densities, and contrast with nearby bright soft and hard-bottom habitats. Furthermore, the comparison between different Landsat across times images shows a high stability of the boundaries. The image contrast differences, which we have interpreted as changes in surface cover, are qualitatively consistent with the related biomass variation trends observed *in situ* at bed scale. Even if *in situ* measurements of total biomass at bed-scale and across time are not significantly different, there is nevertheless a non-negligible difference, which could explain the optical variations seen on the Landsat time-series.

Observations on beds boundary stability and biomass variations show that the assumptions necessary for using  $k$  are only partially verified. Bed outer boundaries can be considered as stable, but surface cover varies. This warrants further investigation of the patch dynamics inside algal beds to assess how images from different sensors can be combined to improve biomass estimates.

### ***Sensitivity of biomass estimation at bed scale***

The challenge of our study was to set up effective yet simple methods to predict the abundance of *Sargassum* beds in the South West lagoon of New Caledonia. The total surface area of the lagoon occupied by *Sargassum* beds could be estimated with simple optical remote sensing techniques. Measuring surface cover and biomass directly from space was possible in a variety of studies (for seagrass mostly). Here, we have not yet attempted this approach, but used field data to provide a first scaled estimate. Four methods were used to estimate the total biomass of the different beds. Three of them can be carried out without destructive sampling to any bed once a generic cover-biomass relationship has been established (*Methods 2, 3 and 4*). The estimation differences ( $\Delta_{i/j}$ ), computed over the 11 beds considered in this study, were lower for *method 2* and *3* (measuring bed-specific surface cover at species or assemblage level) than for *method 4* (using a mean annual value). The lower agreement achieved with *method 4* is due to the absence of bed-specific heterogeneity parameters in equation 6 (see Methods) compared to *methods 2* and *3* (equations 4 and 5, see Methods). Furthermore, the errors due to smoothing bed heterogeneities increase logically when the beds get larger. Thus, for large beds (surfaces area  $>1 \text{ km}^2$   $n=2$ , see Table III.23) the overestimation of *method 4* vs. *method 2* and *3* is more important than for medium-size beds (surface area between  $0.1$  and  $1 \text{ km}^2$ ,  $n=5$ ) or small beds (surface area  $<0.1 \text{ km}^2$ ).

The relative differences achieved between methods suggest that *method 2* and *method 3* are acceptable, when considering *method 1* (measuring bed-specific surface cover and quadrat-based biomass per species) as the reference. *Method 4* is not recommended, especially for large beds, but it could be used for a gross preliminary rapid estimation. *Method 2* requires specific diversity and surface cover and avoids destructive and time-consuming sampling of quadrats. *Method 3* was designed on the same principle than *method 2* but using only total Sargassaceae surface cover thus



avoiding both quadrat sampling and species identification. This method appears as a good compromise, combining a rapid, inexpensive and simple way of estimating biomass over large areas with acceptable difference compared to the reference *method 1*.

This study improved our knowledge on the extent, diversity and biomass of *Sargassum* beds in New Caledonia. It clarified the spatial and temporal variations of the targeted populations, and represents a baseline for further monitoring studies. We concluded that the biomass estimation *method 3*, involving the measurement of bed-specific surface cover at assemblage-level, is effective to monitor *Sargassum* bed dynamics. This study provides a first reference in this direction.

#### **ACKNOWLEDGMENTS**

This research is part of LM and GD PhD projects carried out at the Institut de Recherche pour le Développement (IRD) of Nouméa, New Caledonia, with financial support from ZoNéCo program and from the Province Sud of New Caledonia (Prix d'encouragement à la recherche de la Province Sud). NASA Interdisciplinary grant NNG04GO90G to SA provided extra support for this study. Satellite images were provided by the Millennium Mapping Project (NASA grant NAG5-10908 to SA) and by ZoNéCo. The authors thank the IRD divers' team and boat pilots for their precious assistance in the field. They also sincerely thank Dr. C. Chevillon for his work with the RoxAnn system and Dr. V. Stiger for her efficient assistance with molecular techniques. Finally, we thank Dr. ADR N'Yeurt for improving the English of the manuscript and the two anonymous reviewers for their in depth valuable comments.

#### **REFERENCES**

[voir les références bibliographiques générales à la fin du manuscrit]

#### 4. Distribution géographique du genre *Sargassum*

Dans ce chapitre sont présentées (i) une analyse synthétique de la distribution mondiale des espèces du genre *Sargassum* étudiées dans les chapitres précédents pour les îles du Pacifique, (ii) une analyse de l'aire de répartition au niveau mondial de ces taxons pour chacune des cinq sections du sous-genre *Sargassum*, et (iii) une analyse de l'aire de répartition des sous-genres *Arthrophyucus*, *Bactrophyucus* et *Phyllotrichia*. Plusieurs cartes ont été produites à l'aide du logiciel *Adobe Illustrator*. Les signes représentant les différents taxons ont été positionnés à la main à partir des données de la littérature (Guiry et Guiry 2008), et des résultats de la thèse. Les aires de répartition des sections et des sous-genres ont été interprétées visuellement et tracées manuellement.

##### 4.1. Distribution mondiale des espèces présentes dans le Pacifique Sud

La figure III.35 représente la distribution à l'échelle du monde des taxons de *Sargassum* présents dans le Pacifique Sud et qui ont été révisés pendant la thèse. Quatorze taxons sont concernés, ils appartiennent au sous-genre *Phyllotrichia* (*S. decurrens*) ou au sous-genre *Sargassum* section *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*) (*S. howeanum*, *S. obtusifolium*, *S. pacificum*, *S. polyphyllum*, *S. spinuligerum* – *S. spinuligerum* var. *crispata* inclus), section *Zygocarpicae* (*S. carpophyllum*, *S. turbinarioides*), section *Polycystae* (*S. polycystum*), section *Ilicifoliae* (*S. ilicifolium*, *S. sp.*) et section *Binderianae* (*S. aquifolium*, *S. swartzii*). Ces 14 taxons se répartissent dans les deux hémisphères entre 40°N (nord du Japon) et 40°S (nord de la Tasmanie) aussi bien dans l'océan Pacifique que dans l'océan Indien. Aucun des taxons n'est couramment recensé dans l'océan Atlantique ou en Méditerranée. Trois espèces, *S. aquifolium*, *S. ilicifolium* et *S. polycystum*, seraient très largement réparties dans les deux hémisphères et dans les deux océans. *Sargassum aquifolium* aurait l'aire géographique la plus large, en s'étendant de l'Afrique du Sud (20°E) à l'île de Pâques (110°O) et du Japon (35°N) jusqu'au nord de la Nouvelle-Zélande (35°S) (Fig. III.35, Annexe V). *Sargassum ilicifolium* et *S. polycystum* seraient présentes depuis l'ouest de l'océan Indien - y compris en Afrique du Sud pour *S. ilicifolium* – jusqu'au Pacifique central (180°O), et du Japon (35°N) jusqu'en Nouvelle-Calédonie (19°S). Les autres taxons auraient une distribution géographique plus restreinte. C'est le cas de *S. carpophyllum* qui se cantonnerait au centre de l'Indopacifique, entre le Sud-est Asiatique et la côte est de l'Australie en passant par la région Indo-Malaise. *Sargassum spinuligerum* serait limitée à l'Australie et à la Nouvelle-Calédonie, alors que *S. obtusifolium* et *S. pacificum* seraient restreintes au Pacifique central et est. Quelques espèces montrent des distributions plus singulières comme *S. polyphyllum* qui ne serait présentes qu'à Hawaii et au Japon dans l'hémisphère nord et aux Fidji, en Nouvelle-Calédonie et en Australie (Queensland) pour l'hémisphère sud. *Sargassum howeanum* n'aurait été recensée qu'à l'île de Lord Howe (Australie) et en Nouvelle-

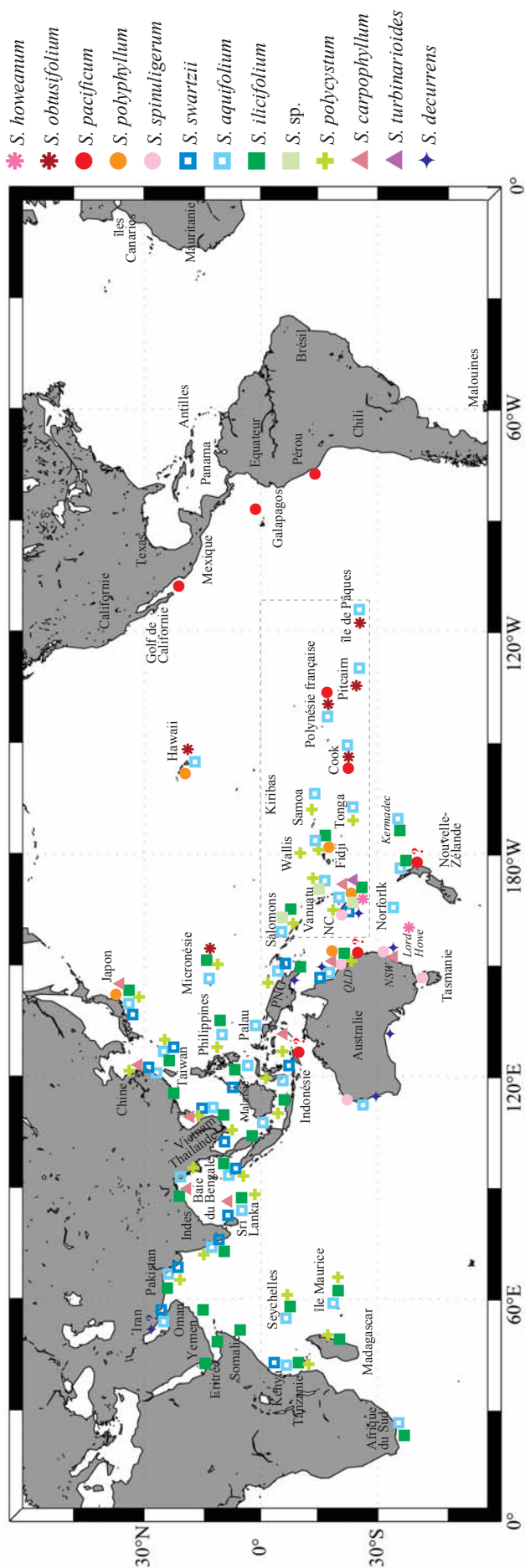
Calédonie. *Sargassum turbinarioides* serait a priori présente uniquement en Nouvelle-Calédonie (cf. chapitre III.3.1.) (Fig. III.35, Annexe V).

Il est important de noter ici que la distribution des espèces représentées au-delà des îles du Pacifique Sud repose principalement sur des données de la littérature (compilées par Guiry et Guiry 2008) qui n'ont pas été vérifiées dans cette étude. En conséquence, les répartitions non homogènes de certaines espèces pourraient être liées à des erreurs d'identification ou à une absence de révision taxonomique des espèces dans les régions concernées.

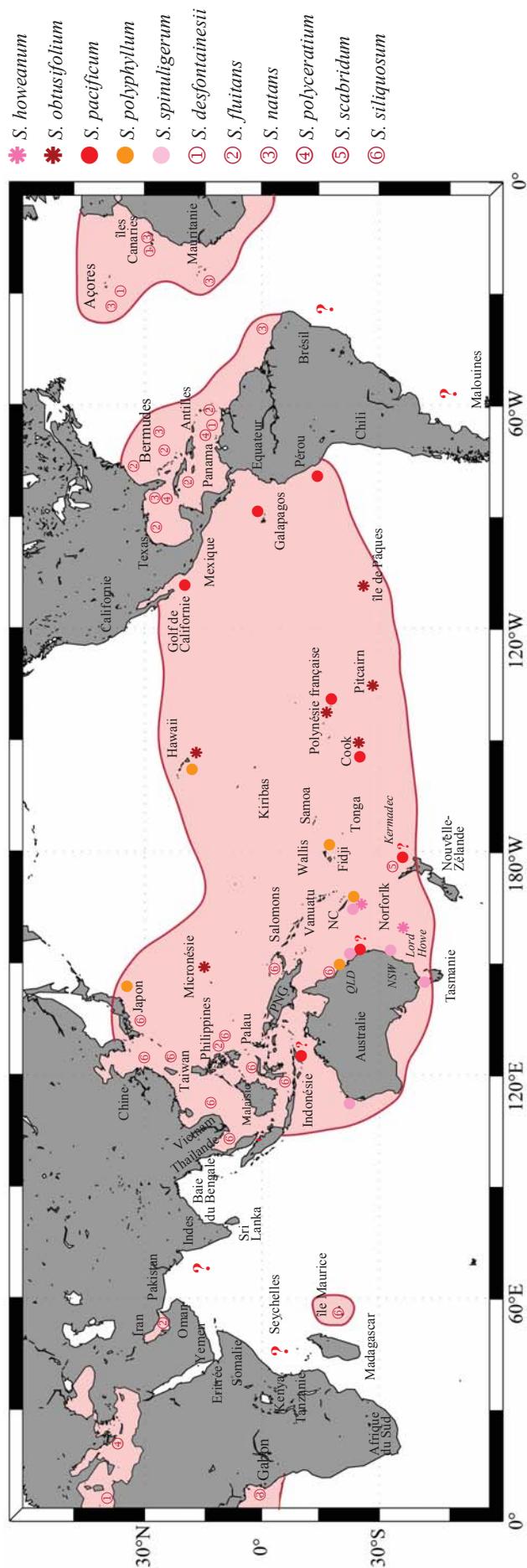
#### 4.2. Aires de répartition des sections du sous-genre *Sargassum*

Les figures III.34-III.38 représentent les aires de répartition au niveau mondial des cinq sections du sous-genre *Sargassum*. Pour chaque carte, des taxons appartenant à la section concernée ont été sélectionnés parmi ceux présentés sur la Fig. III.35 et ceux listés dans le Tableau I.2 (chapitre Introduction). Ces derniers ont été positionnés sur la carte en fonction de données de littérature compilées par Guiry et Guiry (2008). NB: les aires de répartition représentées ne doivent pas être considérées comme exhaustives car il est impossible à ce jour de dresser une liste complète de tous les taxons attribués aux différentes sections du sous-genre *Sargassum*.

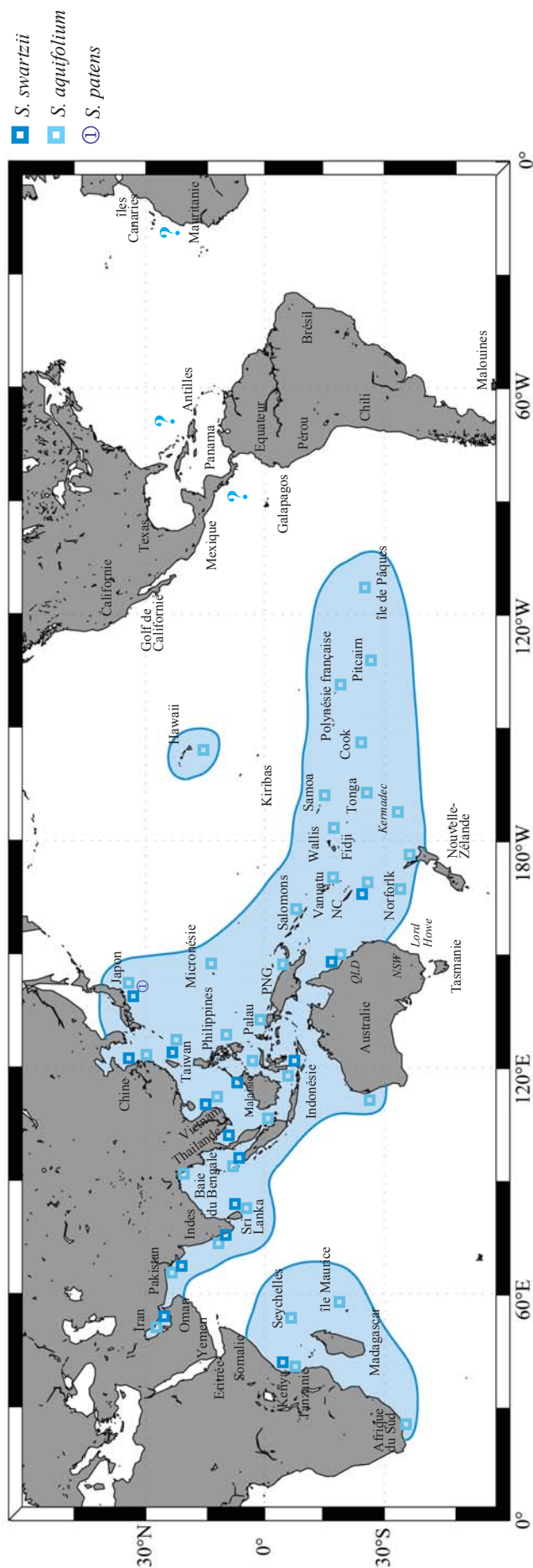
L'aire de répartition la plus vaste est représentée par les taxons de la section *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*), qui seraient présents dans les trois océans et en Méditerranée (Fig. III.36). La diversité de la section *Sargassum*, telle que représentée ici, apparaît la plus élevée sur la côte est de l'Australie, dans le golfe du Mexique et aux Antilles. Les sections *Binderianae*, *Ilicifoliae* et *Polycystae* seraient largement distribuées dans l'Indopacifique et ne seraient représentées ni dans l'Atlantique, ni en Méditerranée, du moins par les espèces considérées ici (Fig. III.37-III.39). C'est la section *Zygocarpicae* qui pourrait être la plus restreinte géographiquement, avec des représentants situés majoritairement dans le Pacifique ouest du Japon jusqu'au sud-est de l'Australie et dans l'océan Indien au niveau du sud-asiatique jusqu'en Mer Rouge (Fig. III.40).



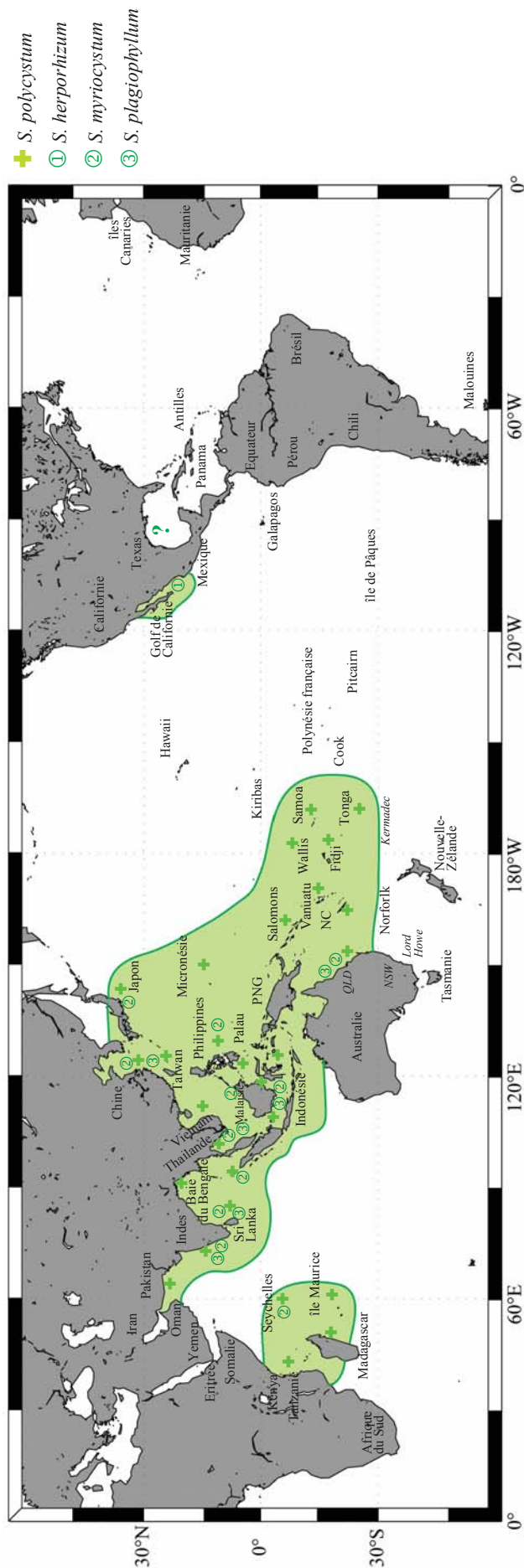
**Fig. III.35.** Carte de distribution mondiale des taxons du genre *Sargassum* actuels et révisés durant la thèse pour les îles du Pacifique Sud (aire indiquée en pointillés). Données issues de la thèse et de Guiry et Guiry (2008).



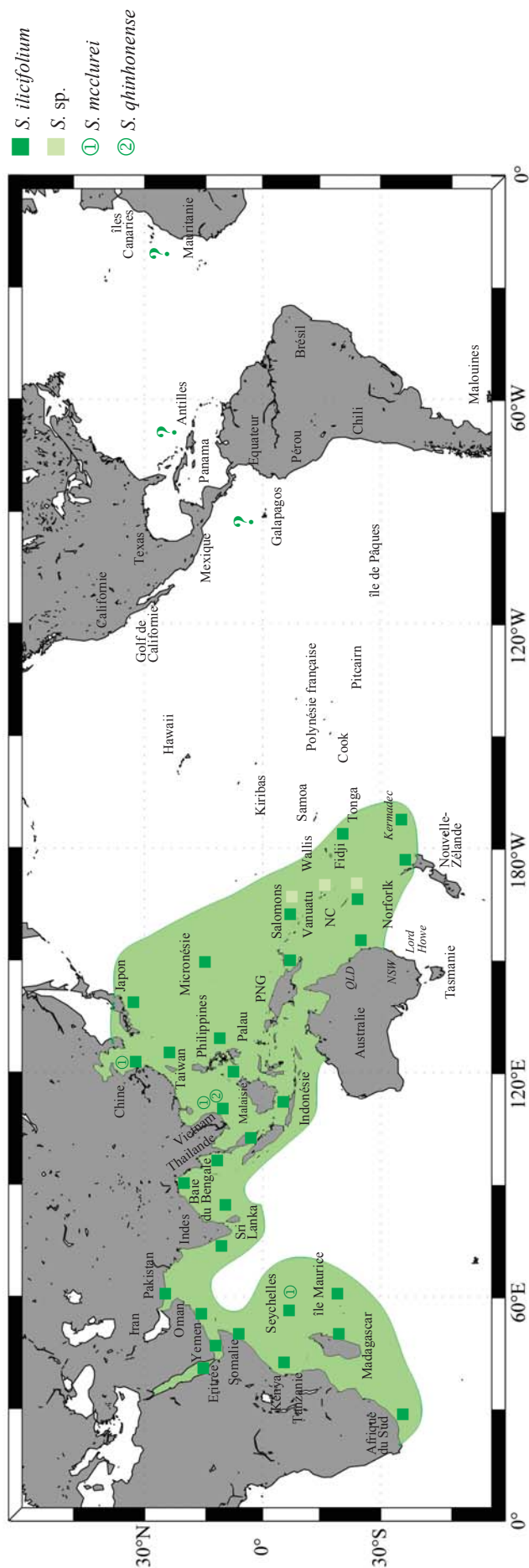
**Fig. III.36.** Carte de répartition mondiale (non exhaustive) des taxons de la section *Sargassum* (sous-genre *Sargassum*), incluant ceux étudiés dans les îles du Pacifique Sud. Les points d'interrogation (« ? ») indiquent les régions dans lesquelles d'autres espèces appartenant à la section concernée pourraient être présentes. Données issues de la thèse et de Guiry et Guiry (2008).



**Fig. III.37.** Carte de répartition mondiale (non exhaustive) des taxons de la section *Binderianae* (sous-genre *Sargassum*), incluant ceux étudiés dans les îles du Pacifique Sud. Les points d'interrogation (« ? ») indiquent les régions dans lesquelles d'autres espèces appartenant à la section concernée pourraient être présentes. Données issues de la thèse et de Guiry et Guiry (2008).

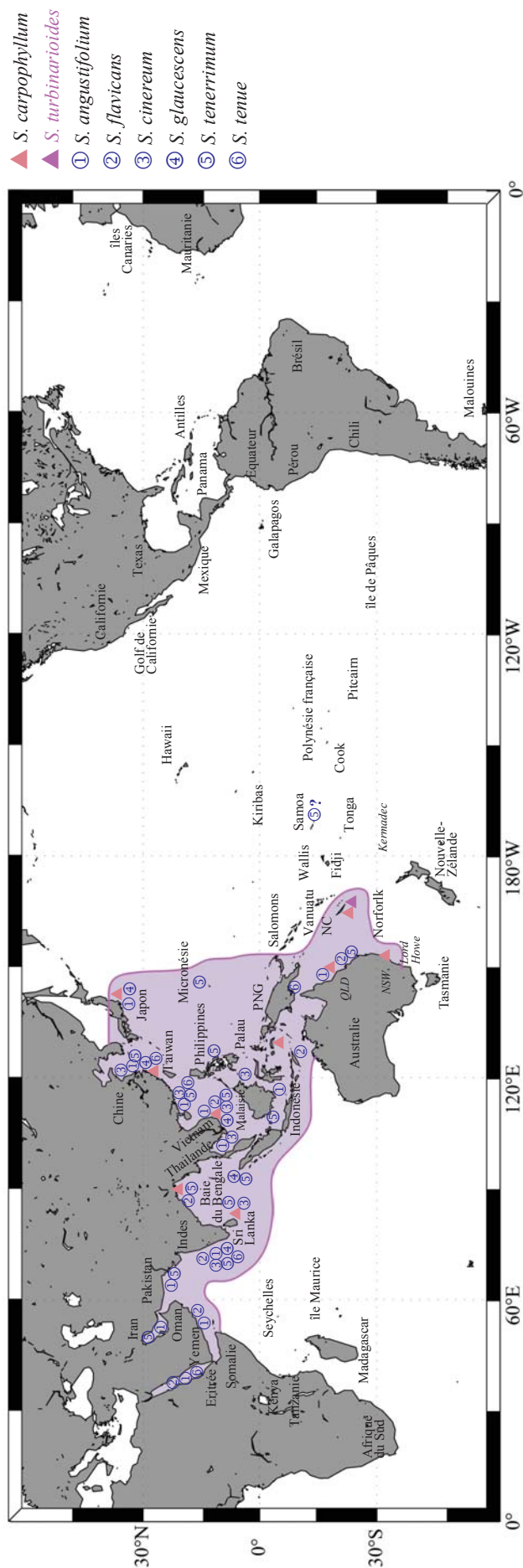


**Fig. III.38.** Carte de répartition mondiale (non exhaustive) des taxons de la section *Polycystae* (sous-genre *Sargassum*), incluant ceux étudiés dans les îles du Pacifique Sud. Les points d'interrogation (« ? ») indiquent les régions dans lesquelles d'autres espèces appartenant à la section concernée pourraient être présentes. Données issues de la thèse et de Guiry et Guiry (2008).



**Fig. III.39.** Carte de répartition mondiale (non exhaustive) des taxons de la section *Ilicifoliae* (sous-genre *Sargassum*), incluant ceux étudiés dans les îles du Pacifique Sud. Les points d'interrogation (« ? ») indiquent les régions dans lesquelles d'autres espèces appartenant à la section concernée pourraient être présentes. Données issues de la thèse et de Guiry et Guiry (2008).





**Fig. III.40.** Carte de répartition mondiale (non exhaustive) des taxons de la section *Zygocarpicae* (sous-genre *Sargassum*), incluant ceux étudiés dans les îles du Pacifique Sud. Les points d'interrogation (« ? ») indiquent les régions dans lesquelles d'autres espèces appartenant à la section concernée pourraient être présentes. Données issues de la thèse et de Guiry et Guiry (2008).

*CHAPITRE IV*  
*DISCUSSION*



## 1. Le genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie

### 1.1. Analyse de la diversité spécifique

L'étude de la diversité des espèces du genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie a permis d'élargir la prospection à de nombreuses localités jusqu'à lors non-échantillonnées. Au total 12 taxons ont été retenus alors que 45 avaient été recensés dans la littérature et que plus de 65 épithètes différents ont été rencontrés dans les collections d'herbiers disponibles pour la Nouvelle-Calédonie (cf. chapitre III.3.1). Toutes les espèces identifiées appartiennent à la région Indopacifique et montrent une répartition au-delà de la Nouvelle-Calédonie à l'exception de *S. turbinarioides*. Ce taxon dont la localité type est la Nouvelle-Calédonie pourrait être endémique (cf. chapitre III.3.1.). Quoi qu'il en soit c'est, une espèce relativement rare en Nouvelle-Calédonie puisqu'elle n'a été récoltée qu'à l'île des Pins, et son signalement dans la région de Nouméa par Grunow (1915) n'a pu être confirmé.

### 1.2. Evaluation des populations du Lagon Sud-Ouest

Le travail présenté au chapitre III.3.3 a permis de préciser pour la première fois l'étendue des algueraies à sargasses du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie et d'en estimer la biomasse. Les algueraies sont formées principalement par des espèces appartenant à trois genres de l'ordre des Fucales: *Sargassum* spp., « *Cystoseira trinodis* » (Forskål) C. Agardh (la place de cette espèce dans le genre est remise en question au chapitre III.3.1) et *Hormophysa cuneiformis* (J.F. Gmelin) P.C. Silva. Le genre *Sargassum* est majoritaire et représenté par cinq espèces représentant deux sous-genres (*Sargassum* et *Phyllotrichia*), alors que les genres *Cystoseira* et *Hormophysa* sont moins abondants et représentés chacun par une unique espèce. La surface totale des algueraies étudiées représente 9 km<sup>2</sup> et une biomasse totale de 2900 tonnes de matière sèche. L'étude des variations saisonnières de quatre algueraies a permis de noter qu'elles sont asynchrones pour toutes les espèces de *Sargassum*. Par exemple, *S. spinuligerum* montre une biomasse maximale en été alors que les autres espèces du genre *Sargassum* sont à leur minimum à cette période. Pour une algueraie donnée, c'est donc la variation saisonnière de la ou des espèces majoritaires qui influence la variation de la biomasse au cours de l'année.

### 1.3. Applications potentielles de l'étude

#### 1.3.1. Gestion environnementale, suivi des espèces

La connaissance de la diversité, de l'étendue et de la biomasse des algueraies à sargasses est un outil de gestion environnementale, elle permet d'établir un suivi des populations et de définir des aires marines protégées. En Nouvelle-Calédonie, l'anthropisation du Lagon Sud-Ouest aux abords des

agglomérations et en particulier de la capitale Nouméa pourrait être à l'origine de la prolifération ou de la régression des algueraies (cf. chapitre I.4.3). L'aménagement du littoral, l'augmentation des concentrations en nutriments, les activités portuaires, plaisancières et de pêches et les constructions côtières peuvent intervenir seules ou combinées dans la dégradation des récifs et conduire à la modification dans la répartition des populations de sargasses (cf. chapitre I.4.3). Aucune prolifération n'a été observée à ce jour, mais des menaces pèsent sur les algueraies néo-calédoniennes et certaines d'entre-elles ont probablement déjà disparu. Par exemple, au 19<sup>ème</sup> siècle, la construction de la ville de Nouméa a eu recours à de nombreux remblaiements du littoral, en particulier dans la baie de la Moselle, ce qui a vraisemblablement entraîné la disparition des algueraies avoisinantes. Par ailleurs, les travaux de Grunow recensent huit taxons de *Sargassum* autour de l'îlot Freycinet alors qu'aujourd'hui seuls quelques rares spécimens appartenant à un seul taxon ont pu être collectés. Cet îlot se situe à proximité d'une des zones portuaires de Nouméa et il est très probable que le développement de cette zone, l'augmentation du trafic maritime et les pollutions qui lui sont liées, soient responsables de la disparition de l'algueraie de l'îlot Freycinet. Les industries minières implantées en Nouvelle-Calédonie sont une autre source de menaces pour les algueraies à sargasses du lagon. L'exploitation du minerai de Nickel entraîne l'augmentation de la sédimentation dans le lagon, soit directement au travers de rejets, soit par l'augmentation de l'érosion des sols mis à nu. Les éboulements survenus en 2008 sur la côte est de la Grande-Terre, liés en partie aux exploitations minières et au manque de maîtrise des eaux d'écoulement, ont endommagé les algueraies situées le long du littoral dans la zone impactée (Menou, com. pers.).

### 1.3.2. Valorisation économique

De nombreuses utilisations des espèces du genre *Sargassum* sont recensées dans la littérature. Les molécules actives intéressent principalement les industries cosmétiques et pharmaceutiques mais également l'agro-alimentaire. En Nouvelle-Calédonie aucune exploitation des sargasses n'est recensée à l'exception des quelques agriculteurs utilisant les biomasses échouées sur les plages comme engrais. Il existe néanmoins des programmes scientifiques s'intéressant par exemple à la diversité chimique et aux activités biologiques associées à certaines classes de molécules des Sargassaceae (K. Le Lann, thèse en cours, Université de Bretagne Occidentale).

D'autre part, les algueraies à sargasses représentent d'importantes nurseries pour de nombreuses espèces de poissons d'importance économique. Dans le Golfe de Californie Aburto-Oropeza et al. (2007) ont démontré que l'abondance du recrutement de jeunes poissons d'intérêt commercial [le mérrou *Mycteroperca rosacea* (Streets, 1877)] est très dépendante de la disponibilité et de l'abondance des algueraies à *Sargassum* spp. De même, au Brésil, Ornellas et Couthinho (1998) ont démontré que la densité de poissons observée dans les algueraies à *Sargassum* est liée à la biomasse qu'elles représentent, elle-même reflétant l'importance de la canopée de l'algueraie. Les auteurs recensent 42 espèces de poissons appartenant à 32 familles différentes dont l'abondance varie avec la saison et la

biomasse des algueraies à *Sargassum*. En Nouvelle-Calédonie, Rossier et Kulbicki (2000) ont démontré que la diversité d'espèces de poissons observée au niveau des algueraies à *Sargassum* spp (202 espèces) du lagon sud-ouest est supérieure à celle des récifs (187 espèces) et des algueraies à *Halimeda* spp. (86 espèces). Mellin et al. (2007) ont également mis en évidence l'importance des algueraies dans le recrutement des jeunes poissons récifaux. Dans ce contexte, préserver les algueraies permettrait de favoriser le recrutement de jeunes poissons ainsi que l'abondance des adultes et de maintenir la diversité des espèces. D'après Aburto-Oropeza et al. (2007), la disparition ou la diminution des algueraies à *Sargassum* spp. du Golfe de Californie auraient de lourdes conséquences au niveau des pêcheries. En Nouvelle-Calédonie des inventaires plus précis de l'abondance des espèces de poissons commerciaux dans les algueraies à *Sargassum* spp. seraient nécessaires afin de déterminer l'importance économique de ces algueraies pour les pêcheries locales.

## 2. Distribution et origine du genre *Sargassum* dans le Pacifique

La carte de répartition mondiale des différents sous-genres du genre *Sargassum* présentée au chapitre Introduction (Fig. I.9) montre une répartition dans tous les océans pour le sous-genre *Sargassum* et met en évidence la restriction géographique des trois autres sous-genres (*Bactrophyucus Phyllotrichia* et *Arthrophyucus*) au sud-est asiatique, à l'Australasie et à l'Afrique du Sud. De même, les cartes de répartition des différentes sections du sous-genre *Sargassum* (Fig. III.36-III.38, chapitre III.4.) soulignent une très large répartition pour la section *Sargassum* laquelle occupe tous les océans alors que les aires de répartition des autres sections sont limitées au bassin Indo-Pacifique. L'ensemble des cartes de répartition des différentes sections et sous-genres (Figs. III.36-III.38, chapitre III.4.) révèle le sud-est asiatique et le nord de l'Australasie comme l'aire géographique abritant la plus forte diversité du genre, c'est-à-dire les quatre sous-genres dans leur totalité (sections incluses). Cette région pourrait être considérée comme un des centres de différenciation ou comme une des zones refuges/zones de conservation à partir desquels les espèces se seraient dispersées pour coloniser les îles du Pacifique à l'est et l'océan Indien à l'ouest. Par opposition à la région Indo-Pacifique, l'Atlantique n'abrite a priori qu'une seule section du subgen. *Sargassum*: la sect. *Sargassum* dont le maximum de diversité est recensé dans le golfe du Mexique et les Antilles. Ces régions pourraient représenter des centres de différenciation ou des zones refuges pour la sect. *Sargassum* à partir desquels les espèces se seraient dispersées à l'ouest pour coloniser les îles du Pacifique avant la fermeture de l'Isthme de Panama il y a trois millions d'années, et à l'est pour coloniser l'océan Atlantique puis la Méditerranée. Néanmoins une hypothèse alternative pourrait expliquer la forte diversité de la section *Sargassum* dans cette région par une spéciation intense et postérieure à la fermeture de l'Isthme de Panama ne permettant pas alors d'identifier le centre d'origine de la section. Ces hypothèses sont discutées et argumentées dans les paragraphes suivants.

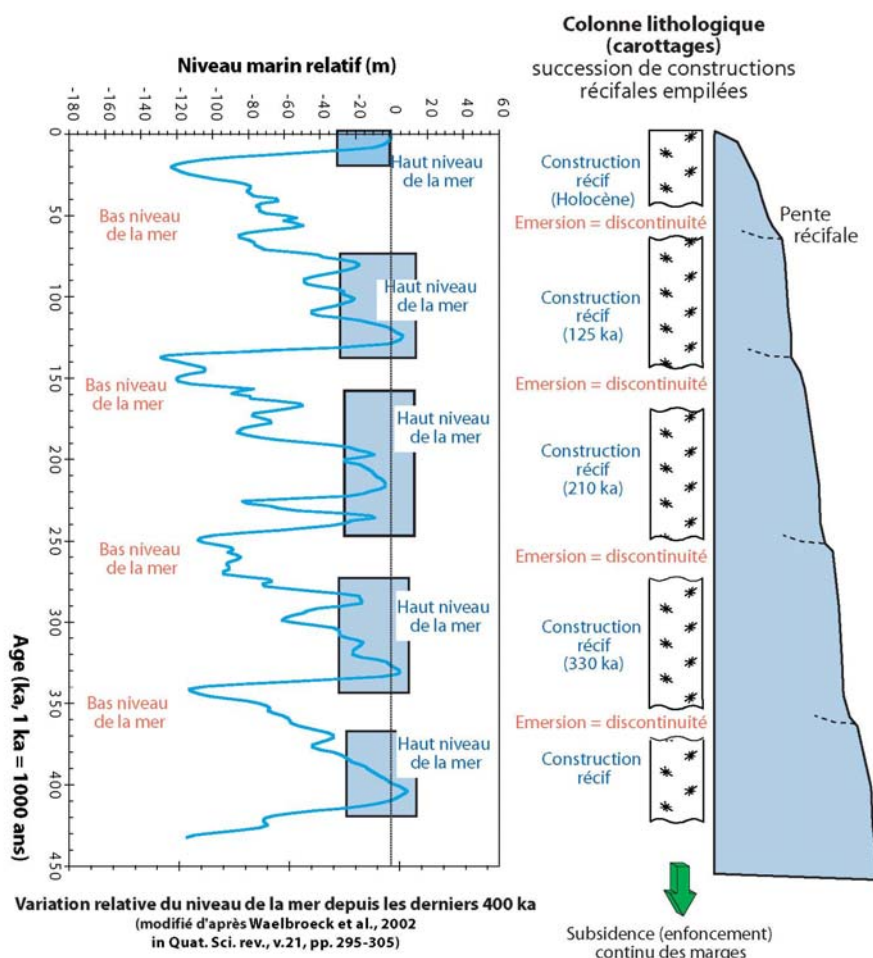
## 2.1. Biodiversité dans les îles

La diversité spécifique actuelle d'une région dépend principalement de son passé géologique et climatique, des patrons de distribution passés des espèces, de leur histoire, de leur mode de dispersion et de leur écologie (Endler 1984). C'est-à-dire que des espèces sont présentes dans une région donnée parce qu'elles y trouvent des conditions écologiques qui leur sont favorables et parce qu'elles s'y sont dispersées depuis une autre localité, ou parce qu'elles s'y sont différenciées. Il est important de préciser ici que les îles peuvent avoir différentes origines. Les îles continentales sont des îles qui appartiennent à une plaque continentale et qui ont été isolées avec leur flore et leur faune par la tectonique (ex. Madagascar, l'Australie) ou la remontée du niveau marin (ex. la Papouasie Nouvelle-Guinée). Ces îles démarrent avec un « capital biodiversité » élevé. Les îles océaniques sont des îles formées de novo sans aucun contact avec un continent, soit à partir de points chauds comme les îles de Polynésie française soit à partir d'arcs insulaires liés aux zones de subduction comme l'archipel du Vanuatu. Elles démarrent avec un « capital biodiversité » nul. Leur colonisation est dépendante de l'arrivée de diaspores donc de l'éloignement avec les régions « sources de diaspores ». Leur biodiversité augmente avec le temps. La richesse en habitats est un autre facteur contrôlant la diversité spécifique; il dépend principalement de la taille de la région, ainsi une grande région est susceptible d'abriter plus de diversité qu'une petite région (Hoek 1987).

Dans ce contexte, pour le genre *Sargassum*, il apparaît logique que l'on observe une diversité décroissante entre l'Australie (île continentale), la Nouvelle-Calédonie (île d'origine continentale) et les îles Fidji, Cook ou la Polynésie française (îles océaniques) (cf. chapitre III.3.1). Toutefois, la diversité observée parmi les îles océaniques du Pacifique est sensiblement équivalente (cf. chapitre III.2.1, III.2.2 et III.4) alors que les régions considérées sont de tailles variables. Par exemple la Polynésie française (4 167 km<sup>2</sup>) et les îles Cook (236 km<sup>2</sup>) qui sont des ensembles d'îles océaniques abritent chacune les trois mêmes espèces. Cette similarité pourrait s'expliquer par le fait que les deux régions ont une origine géologique comparable, qu'elles sont contiguës, qu'elles sont soumises aux mêmes conditions climatiques, qu'elles présentent a priori une diversité d'habitat similaire (atolls et îles hautes) et/ou que l'origine de leurs flores de *Sargassum* est la même.

La théorie de la biogéographie des îles (MacArthur et Wilson 1967) prédit que (i) le nombre d'espèces immigrantes augmente avec la taille de l'île, (ii) le nombre d'espèces immigrantes diminue avec l'augmentation de la distance entre l'île et la région continentale source d'espèces, (iii) le taux d'endémisme d'une île est fonction de son âge géologique, sa taille, et la distance à la région source d'espèces, et (iv) un fort taux d'endémisme indique une région de spéciation. De plus selon MacArthur et Wilson (1967), plus les îles sont grandes, plus les populations sont grandes et moins il y a de risque d'extinction. En d'autres mots, plus une île est proche de la région source d'espèces et plus elle est grande, plus sa diversité spécifique est susceptible d'être importante et moins il y aura

d'endémisme; inversement plus l'île est isolée et de petite taille, plus sa diversité spécifique sera faible et plus il y aura d'endémisme.



**Fig. IV.1.** Reconstitution du niveau marin depuis 450 000 ans d'après Cabioch et Corrège (2006).

La Nouvelle-Calédonie est une île d'origine continentale. C'est un morceau de Gondwana qui s'est séparé de l'Australie à partir du Crétacé (~ 85 Ma). La géologie de la Grande-Terre indique qu'après le Crétacé, la ride de Nouvelle-Calédonie était en-dessous du niveau de la mer pendant une période d'environ 20 MA jusqu'à la fin de l'Eocène où elle a été affectée par l'obduction de la nappe des péridotites. Les faunes et flores - terrestres ou marines peu profondes - ont donc pu coloniser la Nouvelle-Calédonie pendant ou après la seconde moitié de l'Eocène (~ 45-40 Ma) mais être également présentes avant cette époque sur d'autres terres ou îles émergées voisines non encore identifiées à ce jour (Pelletier 2007). Plus récemment, durant les 900 000 dernières années, le niveau marin a varié cycliquement environ tous les 100 000 ans (Waelbroeck et al. 2002) approximativement entre le niveau actuel (périodes « chaudes » interglaciaires) et -120-130 m (périodes « froides » glaciaires) ce qui a eu des incidences sur la construction du récif-barrière (Cabioch et al. 2008) (Fig. IV.I). Des variations d'une telle amplitude et d'une telle rapidité ont sans doute eu un impact significatif sur la

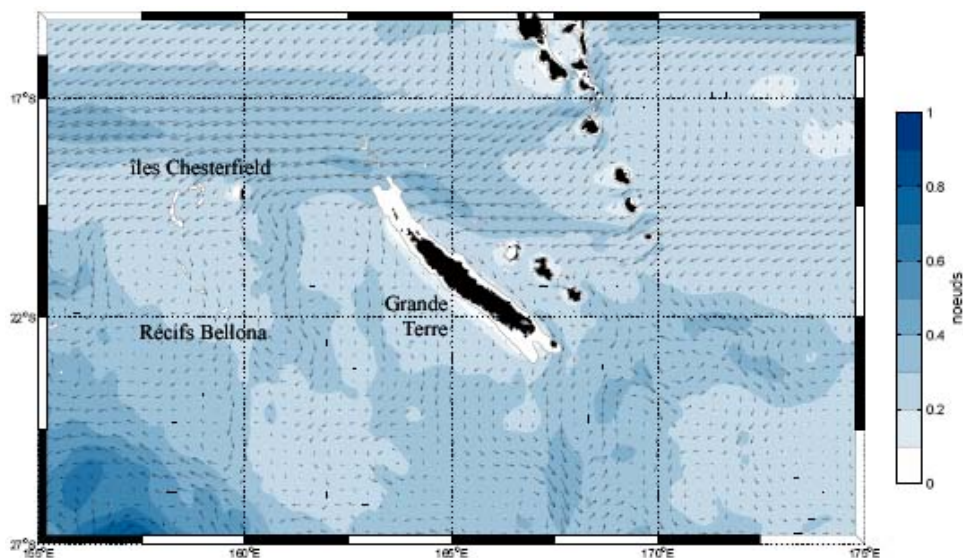


biodiversité marine néo-calédonienne. Ainsi durant l'assèchement des lagons néo-calédoniens au dernier maximum glaciaire, il y a environ 20 000 ans lorsque le niveau de la mer était à -130 m (Chevillotte et al. 2005), les espèces lagonaires (telles que les sargasses) ont probablement trouvé refuge soit dans d'autres zones de la barrière encore immergée (sous les 130 m actuels) soit dans d'autres régions géographiques. C'est à partir de ces régions refuges qu'elles auraient éventuellement recolonisé la Nouvelle-Calédonie. La situation devait être similaire pour les autres îles du Pacifique Sud, lesquelles possèdent des lagons pour certaines encore moins profonds que celui de Nouvelle-Calédonie

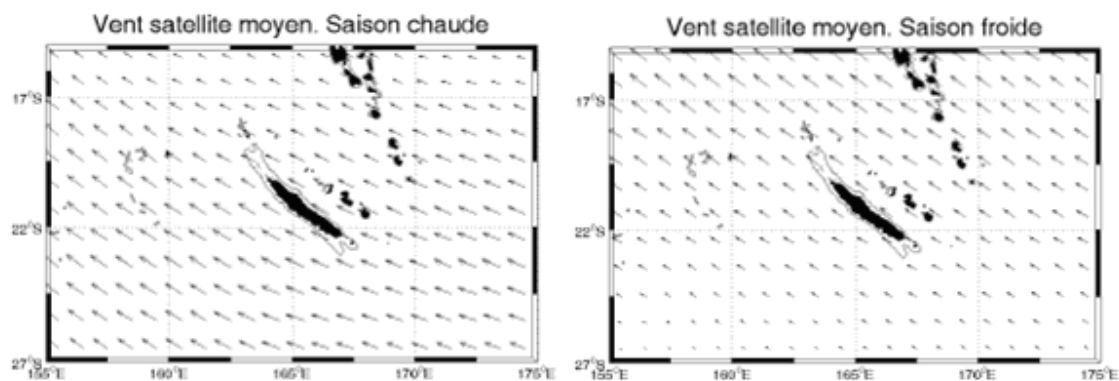
Se pose alors la question de savoir quelle est la région source des espèces de *Sargassum* observées dans les îles du Pacifique. Pour déterminer la région source potentielle des espèces, il convient de connaître leur distribution dans l'aire géographique concernée et leur mode de dispersion ainsi que l'histoire géologique et climatique de la région.

## **2.2. Mode de dispersion longue distance chez *Sargassum***

Selon Hoek (1987), la distribution naturelle des macroalgues marines à longue distance s'effectue principalement selon les courants océaniques (radeaux flottants, spécimens attachés à des objets flottants comme du bois ou des pierres ponce) mais également grâce au transport par des animaux (oiseaux, poissons). La présence de vésicules aérifères et la densité des thalles permettent à certaines espèces de dériver sur de longues distances (Macaya et al. 2005, Yatsuya 2007). L'hypothèse la plus probable pour les espèces du genre *Sargassum* semble être la dispersion en radeaux dérivant dans les courants océaniques. Des radeaux constitués de fragments ou de thalles entiers flottants de *Sargassum* peuvent se former à la suite d'événements météorologiques provoquant un fort mouvement des eaux qui arrache des individus à la côte (Kilar et Norris 1988, Stiger et Payri 1999b). Certains auteurs ont rapporté que des individus de *Sargassum* peuvent voyager sur 600 à 900 km (Norton 1992), 1000 km (Yatsuya 2007), voire même 7000 km si les individus sont attachés à des objets flottants (Hoek 1987). Ces spécimens sont parfois déjà fertiles ou peuvent le devenir en cours de route (Critchley et al. 1983, Norton 1992). Certaines molécules comme les polyphénols contenus dans les tissus des espèces du genre *Sargassum* sont reconnues comme une défense chimique contre les herbivores (Pavia et al. 1997, Amsler et Fairhead 2006) et comme une protection contre les radiations solaires (Pavia et al. 1997) et les pathogènes. Ces molécules leur permettraient ainsi de survivre jusqu'à 14 semaines après avoir été détachées du récif (Yatsuya 2007). Si les radeaux dérivent sur de longues distances il est alors possible que des fragments de thalles fertiles libèrent des zygotes après plusieurs semaines et colonisent de nouvelles régions. Leur capacité de flottaison, de survie une fois détachées du substrat, leur croissance rapide et un mode de reproduction monoïque font de certaines espèces de sargasses des organismes à fort potentiel de dispersion (Hoek 1987).



**Fig. IV.2.** Courants de surface moyens observés pour la Zone Economique Exclusive de Nouvelle-Calédonie d'après Véga et al. (2006).



**Fig. IV.3.** Vents moyens autour de la Nouvelle-Calédonie obtenus par image satellitale durant les saisons chaude (janvier-mars) et les saisons froides (juillet-septembre) d'après Véga et al. (2006).

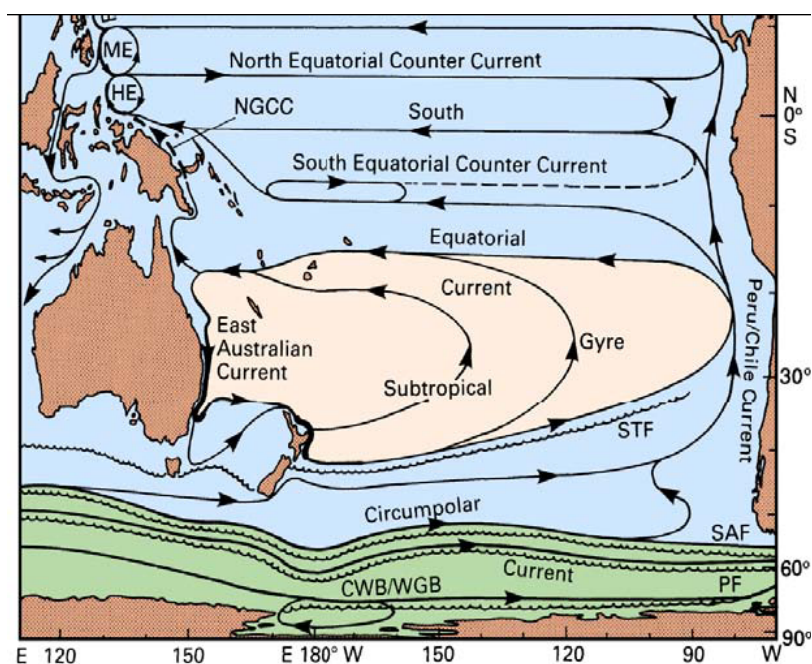
Nos propres observations confortent les données de la littérature puisque des fragments de thalles fertiles de *Sargassum polyphyllum*, portant de nombreuses vésicules ont été retrouvés échoués sur les rivages des îles Chesterfield situées à plus de 600 km de la Grande-Terre (Payri, com.pers). L'absence de spécimen fixé dans toutes les stations prospectées au cours de quatre semaines de campagne d'observation conduit à penser que les fragments provenaient d'une localité différente. Les populations les plus proches appartenant à cette espèce se trouvent sur les récifs de la Grande-Terre (Nouvelle-Calédonie). Dans cette zone, les courants océaniques principaux sont en direction de l'ouest (Fig. IV.2) (Véga et al. 2006, Maes et al. 2007, Couvelard et al. 2008) et les vents dominants soufflent du sud-est (Fig. IV.3, Véga et al. 2006). Dans ce contexte, il est très probable que les spécimens trouvés aux Chesterfield aient parcouru les 600 km qui les séparent de leur potentielle population d'origine (la côte ouest de la Grande Terre) - la probabilité d'un tel phénomène pourrait être testée à l'aide des modèles numériques de circulation océanique développés à l'IRD de Nouméa par P. Marchesiello. Ces fragments fertiles de *S. polyphyllum*, une espèce monoïque et donc capable

d'autofécondation, auraient donc pu être à l'origine d'une colonisation des îles Chesterfield par le genre *Sargassum*. Toutefois, aucune population de sargasses n'ayant été observée, dans cet immense plateau corallien, cette absence apparente peut être liée à l'abondance d'espèces herbivores (McCook 1997) qui en limitent le recrutement et l'installation et qui, par leur isolement, ne souffrent ni de surpêche, ni de dégradation anthropique, à l'instar des îles Phoenix dans l'archipel Kiribati (Doty 1954, South et al. 2001). Toutefois, la présence de très nombreuses autres macrophytes (Chlorophyta et Rhodophyta) et le faible nombre de Phaeophyceae dans ces milieux entièrement carbonatés nous amènent à formuler l'hypothèse de l'absence d'habitat favorable aux algueraies à *Sargassum*. L'absence de grandes populations de Fucales, dans les îles coralliennes (atolls) du Pacifique a été notée par divers auteurs et Doty (1954) faisait l'hypothèse que le genre *Sargassum* était sans doute restreint aux îles hautes volcaniques. Toutefois, De Wreede (1976) et Tsuda (1976b) ont rapporté la présence de *Sargassum aquifolium* (= *S. crassifolium*) dans les zones restreintes et très exposées de quelques atolls du Pacifique Central. Aucune sargasse n'a jamais été recensée dans les atolls de la Polynésie française en dépit de très nombreuses campagnes de collectes et d'observations.

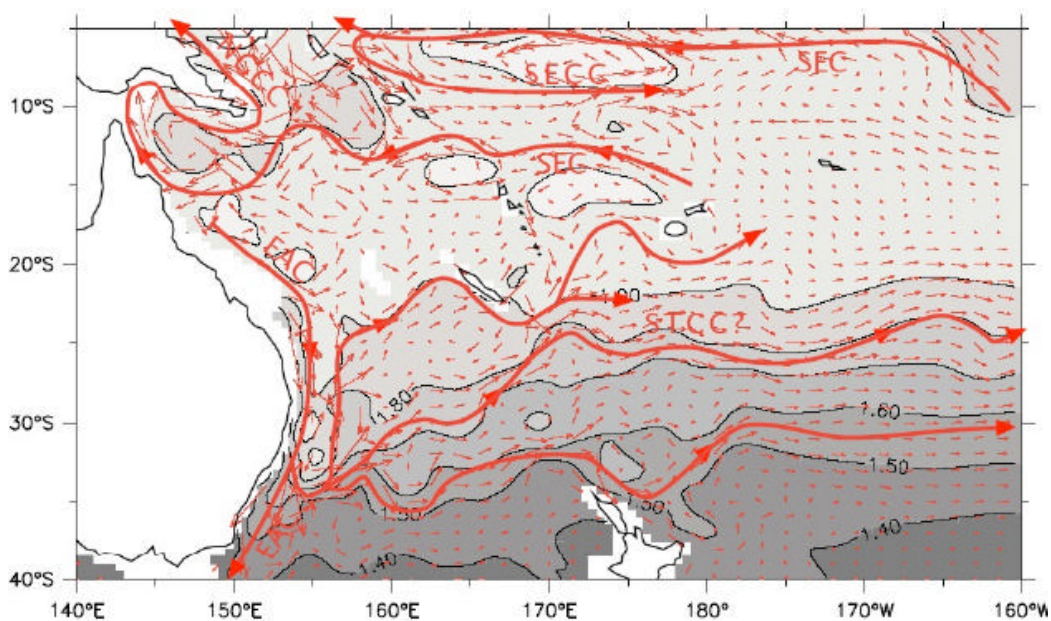
### 2.3. Circulation océanique contemporaine dans le Pacifique sud

La circulation océanique contemporaine à grande échelle dans le Pacifique est complexe. Elle est en particulier caractérisée par une boucle subtropicale, bordée au sud par le courant circumpolaire qui porte vers l'est et au nord par le Courant Equatorial Sud (SEC, « South Equatorial Current ») qui porte vers l'ouest. A l'ouest, le SEC bifurque sur la côte Australienne pour venir alimenter les courants de bord ouest que sont l'« East Australian Current » (EAC) vers le sud et le « North Queensland Current » (NQC) vers le nord (Fig. IV.4). Le SEC est présent entre 30°S et 4°N. Deux contre-courants sont à noter, le « South Subtropical Counter Current » (STCC) visible entre 30°S et 15°S, et le « South Equatorial Counter Current » (SECC), entre 8°S et 11°S dans le Pacifique ouest (au niveau des îles Salomon) (Couvelard 2007) (Fig. IV.5). Il est également important de noter l'effet des îles sur la circulation océanique et en particulier sur le SEC. Les îles, principalement les îles Fidji, la Nouvelle-Calédonie et le Vanuatu, constituent des obstacles topographiques à l'origine de la division de SEC en plusieurs jets zonaux (Couvelard et al. 2008).

D'autre part, dans une étude biogéographique sur les flores de macroalgues de Fidji (inclus Rotuma), N'Yeurt et South (1997) soulignent la présence d'un courant estival en direction du sud-est dans la région des îles Salomon. Selon les auteurs, ce courant, qui atteint occasionnellement les îles Fidji, pourrait être à l'origine de la similarité entre les flores marines des îles Salomon et Fidji. Nelson et Adams (1984) soulignent également une inversion du courant entre l'été (direction est à nord-est) et l'hiver (direction ouest à sud-ouest) dans la région des îles Kermadec. Selon ces auteurs, l'existence de ces courants est appuyée par l'observation de matériel dérivant, incluant plusieurs espèces de macroalgues. De plus, la flore marine locale montre à la fois de fortes affinités avec des régions



**Fig. IV.4.** Circulation océanique schématique à grande échelle dans le Pacifique d'après Tomczac et Godfrey (1994) qui décrivent une grande boucle subtropicale (Gyre). NGCC: New Guinea Coastal Current, NQC: North Queensland Current.



**Fig. IV.5.** Circulation océanique moyenne de surface estimée à partir des données climatologiques CARS (CSIRO Atlas of Regional Seas). SEC: Courant équatorial Sud, EAC: Courant Est Australien, SECC: Contre courant équatorial Sud, STCC: Contre courant subtropical. D'après Kessler (<http://www.pmel.noaa.gov/~kessler/figures.html>).

tropicales du Pacifique mais également avec quelques espèces de Nouvelle-Zélande. Ces exemples illustrent la probabilité que des phénomènes saisonniers ou ponctuels puissent avoir une influence sur l'établissement de nouvelles espèces dans une région. Ainsi, il faut souligner que l'alternance de périodes de El Niño/La Niña et de périodes dites neutres, affecte la circulation océanique (Ridgway et

al. 1993) et que des variations saisonnières sont observées (Kessler et Gourdeau 2007). Des évènements climatiques plus ponctuels comme les cyclones ou des tempêtes tropicales pourraient également être à l'origine du transport des espèces par les courants et donc être vecteurs de nouvelles colonisations. Martinez et al. (2007) ont montré l'impact possible des anomalies climatiques (El Niño/La Niña) sur l'extension de l'aire de répartition de *Turbinaria ornata* en Polynésie française. Enfin, il apparaît évident que la direction et la force du vent et de la houle peuvent également avoir une influence sur la dispersion des radeaux flottants à la surface de l'océan. Véga et al. (2006) illustrent l'effet des régimes d'Alizés (fort ou faibles) sur la force et la direction des courants autour de la Nouvelle-Calédonie.

#### **2.4. Théories de biogéographie dans le Pacifique**

Les environnements biologiques marins tropicaux sont divisés en deux grands ensembles biogéographiques de taille très disproportionnée que sont la très grande province Indo-Pacifique et la plus petite région Caraïbe. La région Indo-Australienne partie de la province Indo-Pacifique représente le centre global de diversité à la fois marine et terrestre (Myers et al. 2000). Palumbi (1997) rappelle les trois grandes théories de biogéographie pour expliquer l'origine de la distribution actuelle des espèces dans le Pacifique: (i) la théorie du centre de superposition, (ii) la théorie du centre d'origine, et (iii) la théorie du centre d'accumulation. La théorie du centre de superposition prédit que l'importante diversité trouvée en Indonésie est due à la superposition de plusieurs provinces biogéographiques adjacentes. La théorie du centre d'origine prédit que les espèces sont originaires de l'archipel indonésien, générant ainsi une forte biodiversité dans cette région. La diffusion de ces espèces vers le reste du Pacifique crée alors un gradient négatif de biodiversité d'ouest en est. Enfin, la théorie du centre d'accumulation prédit que les espèces se sont formées dans des archipels isolés comme Hawaii ou la Polynésie française et se sont accumulées dans le Pacifique ouest grâce à des courants majeurs de direction est-ouest. D'après l'auteur, les trois théories sont difficiles à tester car elles prédisent les mêmes patrons de biogéographie. La différence majeure entre ces prédictions est la direction de dispersion des espèces dans le Pacifique. La théorie du centre d'origine prédit que les espèces se dispersent d'ouest vers l'est alors que la théorie du centre d'accumulation prédit une dispersion dans la direction opposée. Selon Palumbi (1997), les analyses de l'ADN sont un outil qui pourrait apporter d'importants renseignements sur l'origine des espèces. L'étude des variations alléliques permet entre autre d'identifier des allèles ancestraux d'allèles dérivés dans des populations à large répartition. La position géographique de ces allèles de divergeances ancienne ou plus récente a le potentiel de révéler le 'timing' et la direction de la dispersion de nouveaux géotypes dans les océans. Si les allèles ancestraux sont présents dans les populations périphériques et les allèles dérivés sont présents au niveau du Pacifique ouest, alors la théorie de l'accumulation est vérifiée. Si les allèles ancestraux sont trouvés dans le Pacifique ouest et les allèles dérivés dans les régions périphériques alors c'est la

théorie du centre d'origine qui est validée. Toutefois l'étude des espèces d'oursins du genre *Echinometra* Gray, 1825 (Echinoidea, Echinodermata) a montré que, suivant les espèces considérées, l'une ou l'autre des théories était confortée (Palumbi 1997). Par ailleurs, des études sur l'origine de la biodiversité d'espèces de poissons du genre *Halichoeres* (Labridae) dans le Pacifique et dans les Caraïbes, ainsi que l'analyse des âges des espèces et des événements géologiques, ne supportent aucune des trois théories. Ceci amène à formuler l'hypothèse selon laquelle la diversité dans l'Indo-Australie refléterait plutôt un plus fort taux de survivance des espèces dans des régions à forte diversité en habitats. Finalement la biodiversité contenue dans les hotspots pourrait être plus vieille que les hotspots eux-mêmes (Barber et Bellwood 2005).

## **2.5. Origine de la diversité du genre *Sargassum* en Nouvelle-Calédonie et dans le Pacifique Sud**

Selon Phillips (1995), ce sont essentiellement les courants nord et sud équatoriaux de direction est-ouest qui seraient à l'origine des patrons de distribution des espèces de *Sargassum* dans le Pacifique. Transportées par les courants nord et sud équatoriaux, les espèces, originaires du Pacifique est et central, se seraient accumulées dans les régions de l'ouest du Pacifique. Ainsi, le centre d'origine des espèces pourrait être la baie de Californie et les centres d'accumulation de espèces seraient la côte est de l'Australie, la Papouasie Nouvelle-Guinée, les Philippines et l'Indonésie (Phillips 1995). Néanmoins, si les courants sud et nord équatoriaux (SEC et NEC, Fig. IV.4) de direction est-ouest ont effectivement un rôle majeur récent (depuis le dernier maximum glaciaire) dans la dispersion des espèces des régions de l'est et du centre du Pacifique en direction de l'ouest, il existe toutefois une circulation de direction inverse représentée par les contre-courants équatoriaux nord et sud et le contre-courant subtropical (SECC, NECC et STCC, Fig. IV.4). De plus, les îles du Pacifique Sud se situent au centre de la grande boucle subtropicale et sont susceptibles d'être soumises aussi bien à des courants de direction est-ouest qu'ouest-est (Figs. IV.4, et IV.5). De plus, ces courants peuvent changer de direction et d'intensité en fonction de la situation climatique, par exemple en condition El Niño et La Niña (cf. chapitre IV.2.3). Dans ce contexte, il apparaît plausible que des espèces présentes au niveau de la côte est de l'Australie, de la Nouvelle-Calédonie, de la Papouasie Nouvelle-Guinée ou de l'archipel Indo-Malais puissent s'être dispersées en direction de l'est.

Les patrons de distribution observés au chapitre III.4 et la discussion présentée au chapitre III.3.1, montrent une diminution de la diversité spécifique vers l'est depuis l'Australie jusqu'aux îles Tonga et Samoa. Cette diminution est cohérente avec la théorie de l'île exposée au chapitre IV.2.1 qui prédit que plus l'île est petite et éloignée de la région source d'espèce (ici une région du Pacifique ouest) plus la diversité diminue. Dans ce contexte, la diversité des flores de *Sargassum* des îles plus à l'est devrait encore diminuer. Néanmoins on observe un changement dans la composition taxonomique et l'apparition de nouveaux taxons (*S. obtusifolium* et *S. pacificum*). Ainsi, Samoa et Tonga

représenteraient la limite est de distribution de *S. polycystum* et l'île de Pâques la limite est de *S. aquifolium*, alors que les îles Cook seraient la limite ouest de distribution de *S. pacificum* et *S. obtusifolium*. D'après les patrons de distribution de ces espèces (Annexe V), il apparaît alors plausible que la région source de *S. polycystum* et *S. aquifolium* se situe au niveau de l'archipel Indo-Malais et que la région source de *S. pacificum* se situe sur les côtes est du Pacifique.

La région source de *S. obtusifolium* pourrait également se trouver au niveau des côtes est du Pacifique, mais l'espèce s'y serait éteinte après dispersion vers l'ouest. Le Pacifique central-est (Polynésie française, îles Cook, Pitcairn, île de Pâques, Hawaii) représenterait ainsi une zone de mélange d'espèces originaires (ou dispersées de) à la fois du Pacifique est (*S. pacificum*, *S. obtusifolium*) et du Pacifique ouest (*S. aquifolium*).

D'autre part, les patrons de distribution par taxon tels qu'illustrés en Annexe V soutiennent la théorie du centre d'origine et il apparaît probable que le sud-est asiatique (Vietnam, Malaisie, Indonésie, Philippines et/ou Papouasie Nouvelle-Guinée) représente une région source de *S. aquifolium*, *S. swartzii*, *S. ilicifolium*, *S. polycystum* ou encore *S. carpophyllum*.

Une dispersion d'une part vers l'ouest dans l'océan Indien et d'autre part vers l'est dans l'océan Pacifique expliquerait ainsi la distribution actuelle des espèces. De façon similaire, *S. decurrens* pourrait s'être dispersée en Nouvelle-Calédonie depuis la côte est de l'Australie, laquelle pourrait représenter une zone refuge (zone de conservation) de l'espèce voire du sous-genre *Phyllotrichia* qui se cantonne aujourd'hui dans ces régions (Fig. I.9, chapitre Introduction, Annexe V). Pour d'autres taxons, dont la distribution géographique est plus restreinte, la région source potentielle est plus difficile à déterminer. Dans le cas de *S. turbinarioides* et *S. sp.*, deux scénarios sont possibles pour expliquer leur distribution géographique limitée: (i) soit les taxons se sont différenciés localement (spéciation), soit (ii) ils se sont dispersés depuis des localités périphériques dans lesquelles les taxons se sont ensuite éteints. La distribution des taxons de la section *Sargassum* observés dans les îles du Pacifique est hétérogène et leur région source est également difficile à déterminer. Si l'on considère la répartition de la section dans son ensemble, une hypothèse serait que le centre d'origine des espèces soit une région correspondant au golfe du Mexique et aux Antilles actuelles. La section y est relativement bien diversifiée et les taxons ont pu se disperser d'une part vers l'est jusqu'aux côtes Africaines et Européennes, et d'autre part vers l'ouest dans l'océan Pacifique avant la fermeture de l'Isthme de Panama (il y a 3 millions d'années). Une autre hypothèse pourrait être celle d'une spéciation intense et récente dans les Caraïbes liée aux conditions environnementales perturbées des Caraïbes (cyclones, grands fleuves,...) depuis la fermeture de l'Isthme de Panama. Dans ce cas, l'identification d'un centre d'origine pour la section resterait indéterminée. D'autre part, compte tenu de la diversité relativement élevée de la section *Sargassum* au niveau de la côte est de l'Australie et la Nouvelle-Calédonie, ces régions pourraient représenter soit (i) des zones d'accumulation de la section, soit (ii) une autre région source. La seconde hypothèse semble peu probable au regard des résultats

obtenus avec les marqueurs ADN *ITS-2* et *RubisCo* qui soulignent une faible variabilité génétique synonyme d'une radiation ayant débuté récemment (cf. chapitres III.2.1 et IV.3.2.2).

## 2.6. Zones de refuge lors du dernier maximum glaciaire

Le dernier maximum glaciaire (-23000-19000 ans) a été suivi d'une rapide remontée du niveau marin (de 130 m environ, Fig. IV.1) due à la fonte des glaciers (-19000 -6500 ans) et qui a eu pour conséquences, en Nouvelle-Calédonie, la mise en eau des lagons et la recolonisation des récifs frangeants et barrières tels que nous les voyons actuellement (Cabioch G. et Corrège T. 2006). La situation climatique et la circulation océanique ont ainsi beaucoup évolué depuis 20 000 ans (Bard et al. 1996, Lerasle 1998,). D'après Montaggioni (2005), entre la dernière période glaciaire et le début de l'Holocène, les communautés coralliennes ont probablement décliné dû au manque de nurseries adéquates, et ce jusqu'à ce que les patrons de circulation océanique modernes s'établissent et ainsi favorisent la dispersion des larves à partir de zones refuges de la période glaciaire. La distribution des espèces a donc très probablement évolué à partir de ces refuges en fonction des variations des conditions climatiques, du niveau de la mer et de la circulation océanique. La découverte de restes de sargasses datant de 15 000 ans dans des foyers du Monte Verde au sud du Chili (Dillehay et al. 2008) est une preuve que la distribution du genre *Sargassum* a évolué depuis le dernier maximum glaciaire. Selon Dillehay et al. (2008), ces sargasses auraient été collectées de manière régulière sur le littoral rocheux par les habitants du Monte Verde pour servir de ressource alimentaire et médicinale. Néanmoins, à part l'échantillon de Bory de Saint-Vincent (1828), aucune espèce du genre *Sargassum* n'a depuis été recensée sur les côtes sud du Chili (cf. chapitre III.2.1). A l'image du genre *Fucus*, le dernier maximum glaciaire a probablement été à l'origine de l'extinction de nombreuses espèces de *Sargassum* et il existait probablement des refuges géographiques à partir desquels les espèces se sont à nouveau dispersées et différenciées. Grâce à l'étude de marqueurs microsatellites et d'un espaceur intergénique mitochondrial, Coyer et al. (2003, 2007) ont étudié le polymorphisme génétique de *Fucus serratus* et identifié trois refuges en Europe. Aucune étude similaire n'a à ce jour été entreprise pour le genre *Sargassum*. Avant qu'une telle étude puisse être menée, il apparaît indispensable de réviser les flores de *Sargassum* des autres régions de l'Indo-Pacifique, du Pacifique est et de la zone Caraïbes. Les révisions taxonomiques sont indispensables pour décrire de manière plus juste et cohérente la distribution des espèces. Des études ADN des divergences alléliques à large échelle géographique pourront par la suite apporter les informations nécessaires pour identifier les potentiels refuges des espèces de *Sargassum* dans le Pacifique lors du Dernier Maximum Glaciaire.



### 3. Révision de la diversité et de la classification du genre *Sargassum*

#### 3.1. Les contributions de la thèse à la révision de la diversité spécifique

Les contributions de la thèse à la révision de la diversité du genre *Sargassum* concernent principalement les îles du Pacifique Sud. Trois chapitres y ont été dédiés et proposent une révision des flores de *Sargassum* des îles du Pacifique Est (Polynésie française, île de Pâques, Pitcairn, îles Cook) (chapitre III.2.1), des îles du Pacifique Ouest (îles Salomons, Vanuatu, Fidji, Wallis, Tonga, Samoa) (chapitre III.2.2), et de la Nouvelle-Calédonie (chapitre III.3.1). Au total plus de 67 épithètes de *Sargassum* étaient recensés pour ces localités depuis un siècle et demi et seulement 14 ont été reconnus comme actuelles après révision (Tableau IV.1). L'étude des spécimens types de 103 taxons (Annexe I), des diagnoses originales, des spécimens vouchers recensés dans la littérature, et de spécimens récemment collectés, a permis de mettre en évidence 52 nouveaux taxons synonymes (Annexe VI) et de nombreux taxons mal identifiés.

**Tableau IV.1.** Nombre d'épithètes de *Sargassum* listées dans la littérature et nombre de taxons actuels après révision taxonomique pour les îles du Pacifique Sud étudiées au cours de la thèse.

Localité	Nb. épithètes avant révision	Nb. de taxons après révision	Référence
Fidji	10	4	chapitre III.2.2.
Ile de Pâques	1	2	chapitre III.2.1.
Iles Cook	3	3	chapitre III.2.1.
Iles Salomon	7	3	chapitre III.2.2.
Nauru	2	2	chapitre III.2.2.
Nouvelle-Calédonie	45	12	chapitre III.3.1.
Pitcairn	1	2	chapitre III.2.1.
Polynésie française	18	3	chapitre III.2.1.
Samoa	9	2	chapitre III.2.2.
Tonga	4	3	chapitre III.2.2.
Vanuatu	0	2	chapitre III.2.2.
Wallis	1	1	chapitre III.2.2.
<b>Nb. total de taxon différents</b>	<b>67</b>	<b>14</b>	-

#### 3.2. Contributions de la thèse à la révision de la classification

Les travaux présentés dans ce manuscrit s'intéressent principalement au sous-genre *Sargassum* car c'est le sous-genre majoritaire voire exclusif dans les îles du Pacifique Sud. Néanmoins, les séquences obtenues au cours de la thèse pour quelques taxons des sous-genres *Phyllotrichia* et *Arthrophyucus*, ainsi que les séquences disponibles sur la GenBank pour les sous-genres *Arthrophyucus* et *Bactrophyucus* ont permis d'aborder le genre *Sargassum* dans son ensemble. Les résultats obtenus au cours de la thèse et contribuant à la révision de la classification (chapitre III.1 et III.2.2 principalement) sont discutés ici.

### 3.2.1. Phylogénie générale du genre *Sargassum*

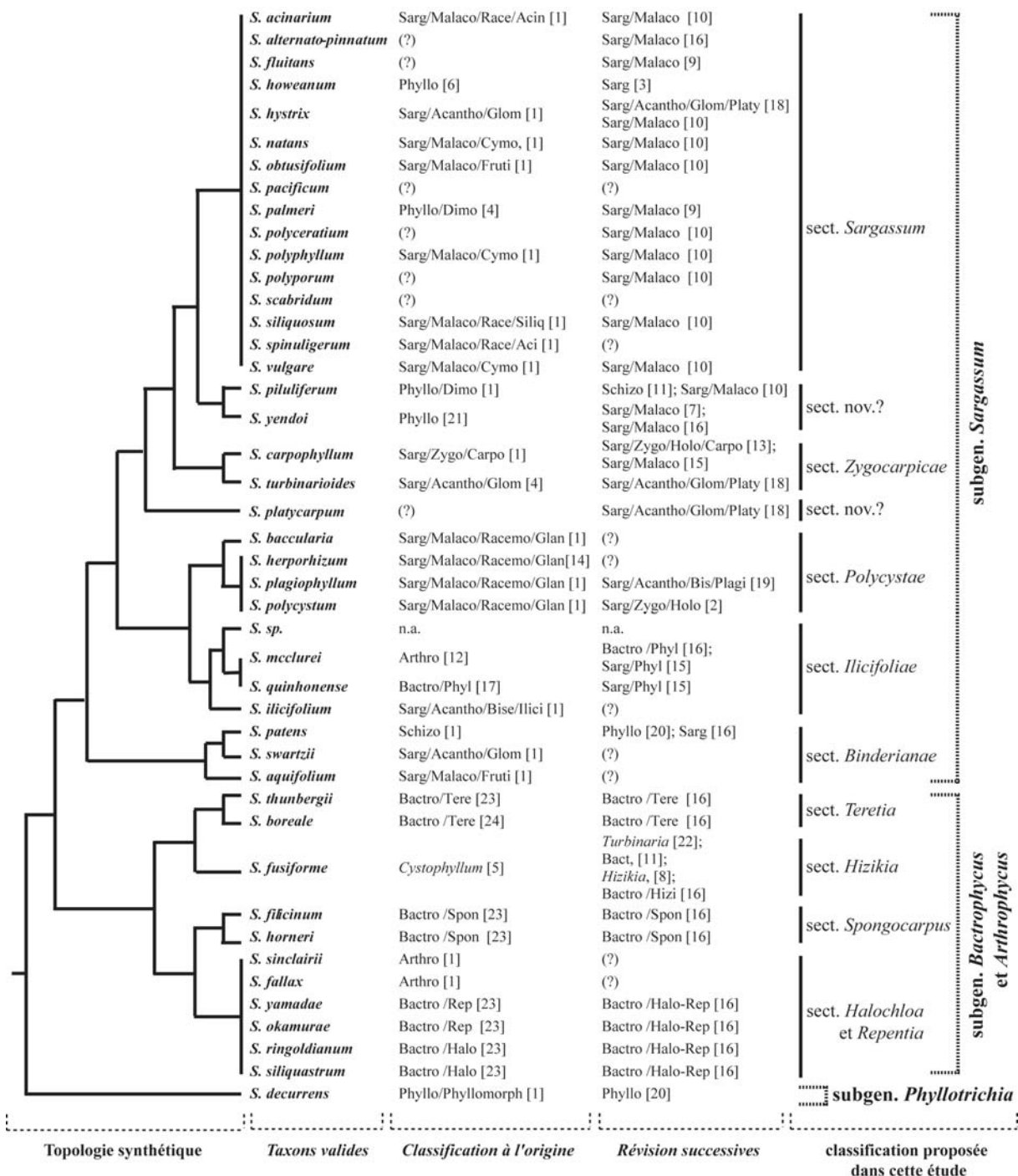
Les phylogénies générales (concaténée et par marqueurs) présentées aux chapitres III.1.2.1 et III.1.2.2, mettent en évidence des topologies similaires dans lesquelles *Phyllotrichia* apparaît comme le sous-genre le plus ancestral, alors que les sous-genres *Arthrophyucus* et *Bactrophycus*, puis *Sargassum*, auraient divergés plus récemment (cf. Fig. III.5). Dans toutes les analyses, le sous-genre *Sargassum* apparaît monophylétique et est divisé en cinq clades distincts et bien soutenus représentant les cinq sections du sous-genre: *Binderianae*, *Ilicifoliae*, *Polycystae*, *Sargassum*, et *Zygocarpicae* (cf. Fig. III.5). La monophylie du sous-genre *Bactrophycus* avait été mise en évidence grâce à l'analyse du marqueur *ITS-2* par Stiger et al. (2000, 2003). Elle est vérifiée ici par l'analyse des mêmes séquences dans des alignements où les autres sous-genres sont mieux représentés que dans les travaux précédents. La faible représentativité des deux autres sous-genres – deux taxons pour le sous-genre *Arthrophyucus* et deux taxons synonymes (*S. decurrens* = *S. boryi*) pour le sous-genre *Phyllotrichia* - ne permet pas de confirmer leur monophylie. La Figure IV.6 synthétise la position phylogénétique relative des sections et sous-genres, ainsi que l'historique de la classification des taxons inclus dans les phylogénies générales et ciblées.

### 3.2.2. Sous-genre *Sargassum*

#### ✓ La section *Sargassum*: un complexe d'espèces proches

**Note de nomenclature:** D'après l'article 22.1 du CINB, le sous-genre, la section et toutes autres sous-divisions contenant le type du genre *Sargassum* (*S. bacciferum* (Turner) C. Agardh) devrait porter le nom du genre inchangé. Pour le genre *Sargassum*, ceci a été respecté au rang de sous-genre (subgen. *Sargassum*) mais il n'existe pas de section, sous-section ou série portant le nom autonome. Ainsi, *S. natans* (Linnaeus) Gaillon (épithète actuel pour *S. bacciferum*) est traditionnellement classé au sein de la section *Malacocarpicae*, sous-section *Cymosae* (Tableau I.2). Dans le contexte de nomenclature évoqué au chapitre III.1.1, il a donc été proposé de mettre en application les recommandations de l'Art. 22.1 et ainsi de considérer la sect. *Malacocarpicae* comme un synonyme de la section autonome *Sargassum*.

Toutes les séquences disponibles à ce jour pour les taxons couramment classés dans la section *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*) ont été alignées et analysées au chapitre III.1.2.3. Dans les arbres phylogénétiques reconstruits chacune des différentes sous-divisions de la section *Sargassum* est représentée par au moins une espèce (subsect. *Frutliferae*: *S. obtusifolium*; subsect *Cymosae*: *S. polyphyllum*; subsect. *Racemosae*, ser. *Acinariae*: *S. spinuligerum*, ser. *Glandulariae*: *S. baccularia*, ser. *Siliquosae*: *S. siliquosum*). La variabilité génétique entre les séquences est faible et ne permet de discriminer ni les différentes sous-sections et séries de la section (Tableau I.2, chapitre Introduction), ni les différents taxons identifiés sur la base de caractères morphologiques (Fig. III.6 et III.7, chapitre III.1.2.3). Si les taxons sont toutefois maintenus comme des entités taxonomiques distinctes (cf. chapitre III.2.1 et III.3.1), l'utilité des différentes sous-sections et séries de la section mérite d'être



**Fig. IV.6.** Synthèse de l’histoire taxonomique des taxons actuels inclus dans les analyses phylogénétiques *ITS-2* et *RubisCO*. La topologie synthétique a été compilée visuellement à partir des résultats obtenus au chapitre III.1. Sont indiquées: la classification proposée par les auteurs des taxons (ou défaut par J. Agardh 1889), les révisions de cette classification proposée par d’autres auteurs a posteriori, et la classification proposée dans cette étude. Les abréviations utilisées sont détaillées dans le Tableau IV.2 et les références bibliographiques matérialisées entre crochets sont référencées dans le Tableau IV.3.

**Tableau IV.2.** Abréviations utilisées dans la Fig. IV.6.

<b>Arthro</b>	<b>subgen. <i>Arthrophyucus</i></b>	Siliq	ser. <i>Siliquosae</i>
<b>Bactro</b>	<b>subgen. <i>Bactrophyucus</i></b>	Glan	ser. <i>Glandulariae</i>
Tere	sect. <i>Teretia</i>	Cymo	subsect. <i>Cymosae</i>
Spon	sect. <i>Spongocarpus</i>	Fruti	subsect. <i>Frutiferae</i>
Rep	sect. <i>Repentia</i>	Acantho	sect. <i>Acanthocarpicae</i>
Halo	sect. <i>Halochloa</i>	Glom	subsect. <i>Glomerulatae</i>
Phyl	sect. <i>Phyllocystae</i>	Platy	ser. <i>Platycarpae</i>
Phyllo	subgen. <i>Phyllotrichia</i>	Bis	subsect. <i>Biserrulae</i>
Dimo	trib. <i>Dimorphae</i>	Ilici	ser. <i>Ilicifoliae</i>
Phyllomorph	trib. <i>Phyllomorphae</i>	Plagio	ser. <i>Plagiophyllae</i>
<b>Sarg</b>	<b>subgen. <i>Sargassum</i></b>	Zygo	sect. <i>Zygocarpicae</i>
Malaco	sect. <i>Malacocarpicae</i>	Holo	subsect. <i>Holozygocarpicae</i>
Racemo	subsect. <i>Racemosae</i>	Carpo	ser. <i>Carpophyllae</i>
Acin	ser. <i>Acinariae</i>	<b>Schizo</b>	<b>subgen. <i>Schizophycus</i></b>

**Tableau IV.3.** Références bibliographiques utilisées dans la Fig. IV.6.

[1]	Agardh J. 1889	[9]	Phillips et al. 2005	[17]	Tseng et al. 1985
[2]	Ajisaka et al. 1995	[10]	Phillips et Fredericq 2000	[18]	Tseng et Lu 1997b
[3]	Golberg and Hiussman 2004	[11]	Setchell 1931	[19]	Tseng et Lu 2002b
[4]	Grunow 1915	[12]	Setchell 1933	[20]	Womersley 1954
[5]	Harvey 1859	[13]	Setchell 1935c	[21]	Yamada 1956
[6]	Lucas 1935	[14]	Setchell et Gardner 1924	[22]	Yendo 1907
[7]	Noro et al. 1995	[15]	Stiger et al. 2000	[23]	Yoshida 1983
[8]	Okamura 1932	[16]	Stiger et al. 2003	[24]	Yoshida et al. 2000

reconsidérée. Ces rangs taxonomiques sont différenciés sur la base de subtiles variations morphologiques des réceptacles dont la morphologie dépend de l'âge du thalle, des saisons et des conditions hydrodynamiques (cf. Tableau I.2 et chapitre I.2.3 et I.3.5). Ainsi, classer les espèces de façon cohérente dans l'une ou l'autre de ces sous-divisions est difficile voire impossible, et rares sont les auteurs qui les utilisent. Afin de simplifier la taxonomie du genre, il pourrait être envisagé de les abandonner.

D'autre part, un très faible polymorphisme génétique ( $ITS-2 = 0-2,3\%$  et  $rbcLS = 0-1,8\%$ ) est observé entre les 19 taxons du Pacifique regroupés dans le clade correspondant à la sect. *Sargassum*. Des séquences de taxons différents et de localités très éloignées peuvent être identiques, c'est le cas par exemple de *S. scabridum* des îles Kermadec et *S. pacificum* de Polynésie française (Tableau III.6, chapitre III.1.2.3). Le polymorphisme génétique observé dans la région Atlantique du golfe du Mexique et des Antilles est trois fois plus élevé pour le marqueur *rbcLS* (0-5,4%) que celui obtenu pour le Pacifique (0-1,8%). Néanmoins, plusieurs séquences sont identiques entre des taxons de l'Atlantique et du Pacifique et la variabilité génétique pour ce marqueur, toutes régions géographiques confondues, est comprise entre 0 et 5,9%. D'après Palumbi (1992), les taxons à forte capacité de dispersion sont généralement caractérisés par de grandes populations et par des flux géniques importants et rapides. De plus, les schémas dans lesquels les variations génétiques entre des groupes

phylogéographiques sont faibles, voire inexistantes sont souvent interprétés comme la signature d'une expansion récente et rapide (donc des flux géniques très forts) de taxons partageant un ancêtre commun récent (Palumbi 1992, Rohfritsch 2006). Ce scénario est cohérent avec la large répartition géographique observée pour la section *Sargassum*, son fort potentiel de dispersion (radeaux flottants, reproduction principalement monoïque), son fort polymorphisme et sa faible diversité génétique. Ceci implique que la dispersion des taxons a dû être suffisamment rapide pour que les génotypes ne se différencient pas ou peu entre des localités pourtant géographiquement éloignées. Une variabilité génétique plus élevée pour les taxons du golfe du Mexique et des Antilles que pour ceux du Pacifique soutient l'hypothèse d'un centre d'origine de la section *Sargassum* du côté Atlantique de l'Isthme de Panama. La similarité génétique de certains taxons de l'Atlantique avec ceux du Pacifique (cf. Tableau III.6, chapitre III.1.2.3.) soutient l'hypothèse d'une dispersion de la section *Sargassum* dans le Pacifique à partir de taxons originaires de l'Atlantique avant la fermeture de l'Isthme de Panama (il y a environ trois millions d'années). Le faible polymorphisme génétique observé pour les taxons de la sect. *Sargassum* du Pacifique soutient la même hypothèse et suggère une radiation rapide à partir d'un ancêtre commun récent. Dans ce contexte, l'absence d'espèces génétiques monophylétiques dans les analyses présentées au chapitre III.1.2.3., pourrait s'expliquer par le fait que la spéciation des taxons de la sect. *Sargassum* est un phénomène trop récent (ou en cours) pour avoir déjà généré suffisamment de polymorphisme génétique. Pour confirmer les différentes hypothèses discutées ici, il est nécessaire, dans un premier temps, d'entreprendre une révision taxonomique des taxons de la sect. *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*) recensés pour la côte Pacifique des Amériques, ainsi que pour la région du golfe du Mexique et des Antilles. Par la suite, une étude de la variabilité et des similarités génétiques entre les taxons du Pacifique et de l'Atlantique permettrait de mieux comprendre l'origine de la diversité spécifique de la sect. *Sargassum* dans le Pacifique. L'isolement géographique et génétique des populations du Pacifique et de l'Atlantique lors de la fermeture de l'Isthme de Panama pourrait permettre d'établir une horloge moléculaire pour le genre (Heads 2005).

✓ *Les sections Zygo carpicae et Polycystae*

*Zygo carpicae* (J. Agardh) Setchell est une section du sous-genre *Sargassum* qui apparaît particulièrement diversifiée au Japon, en Chine et au Vietnam (Setchell 1935c, Tseng et Lu 1988a, Ajisaka et al. 1995), mais également en Australie (J. Agardh 1889, Millar et Kraft 1994, Phillips et Price 1997). Elle est divisée en deux sous-sections, une série et plusieurs groupes d'espèces (Tableau I.2, chapitre Introduction). Au cours de la thèse, les séquences ADN (*ITS-2*, *RubisCO* et *cox3*) de quatre taxons couramment classés au sein de la section *Zygo carpicae* (*S. carpophyllum*, *S. myriocystum*, *S. polycystum* et *S. stolonifolium*) et d'un taxon jusqu'à présent rangé dans la section *Acanthocarpicae* (*S. turbinarioides*) (Tableau I.2) ont été analysées. Dans toutes les analyses phylogénétiques présentées dans ce manuscrit, les séquences disponibles pour ces taxons se regroupent en deux clades distincts (cf. chapitre III.2.2, Fig. III.18-III.20) démontrant ainsi que la

section *Zygocarpicae*, telle qu'elle est considérée traditionnellement, est polyphylétique. Le premier clade, frère du clade de la sect. *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*), a été considéré comme le clade représentant la section *Zygocarpicae* car il regroupe les séquences disponibles pour *S. carpophyllum*, l'espèce lectotype de la section (cf. chapitre III.2.2).

Le second clade, frère du clade de la sect. *Ilicifoliae* (cf. chapitre III.2.2), regroupe les séquences disponibles pour *S. polycystum* de plusieurs localités du Pacifique, *S. stolonifolium* (= *S. plagiophyllum*) de Malaisie, et un taxon non identifié du Japon. Ce groupe de taxons forme un clade bien soutenu dans toutes les analyses et montre des particularités morphologiques (rameau rampant) justifiant leur classement au sein d'une nouvelle section du sous-genre *Sargassum*: la section *Polycystae* Mattio et Payri. (cf. chapitre III.2.2). La phylogénie présentée au chapitre III.1.2.3 pour le marqueur de la *RubisCo* (Annexe IV.C) montre également que la séquence disponible pour *S. baccularia*, espèce couramment classée au sein de la section *Sargassum* (=sect. *Malacocarpicae*, Tableau I.2), se positionne au sein du clade des *Polycystae*. Des études morphologiques, y compris du spécimen type, et des analyses ADN supplémentaires sont nécessaires avant de rendre effectif le transfert de cette espèce à la section *Polycystae*.

✓ *Les sections Ilicifoliae et Binderianae*

*Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al. est une section du sous-genre *Sargassum* traditionnellement reconnue par la présence de réceptacles épineux (acanthocarpiques). Elle est particulièrement diversifiée dans la région Pacifique. Au chapitre III.1.1, l'analyse de 31 séquences ADN (*ITS-2*, *RubisCO* et *cox3*) représentant 16 taxons couramment attribués à la section *Acanthocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al., a montré que la taxonomie de la sect. *Acanthocarpicae* est basée sur des caractères morphologiques ambigus et qu'elle ne forme pas une entité taxonomique cohérente. A l'appui de ces résultats, il est proposé: (i) d'abandonner les sous-divisions de la sect. *Acanthocarpicae*, (ii) de transférer *Acanthocarpicae* en synonymie de la sect. *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*), et (iii) d'élever les séries *Ilicifoliae* (J. Agardh) Tseng et Lu, et *Binderiana* (Grunow) Tseng et Lu au rang de section ainsi que de les amender selon un nouvel ensemble de caractères morphologiques. Ainsi au chapitre III.1.1 sont proposés (i) la section *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et Payri et la section *Binderianae* (Grunow) Mattio et Payri. Seize nouvelles synonymies sont également proposées. Dans les phylogénies présentées dans ce chapitre (Fig. III.1-III.3), la section *Ilicifoliae* regroupe les séquences disponibles pour *S. ilicifolium* (type de la section), *S. quinhonense*, *S. mcclurei* et *S. sp.*, et la section *Binderianae* forme un clade regroupant les séquences disponibles *S. aquifolium* (= *S. binderi*, type de la section), *S. patens* et *S. swartzii*. Chacun de ces taxons sont représentés par un clade distinct relativement bien soutenus (Annexe IV.A-IV.C) regroupant les séquences disponibles. Toutefois, le clade regroupant les séquences de *S. aquifolium* est divisé en deux sous-clades plus ou moins bien soutenus selon le marqueur considéré (Annexe IV.A et IV.B). L'un des sous-clades regroupe les séquences disponibles pour la Nouvelle-Calédonie, la Nouvelle-Zélande (y compris les

îles Kermadec) et la Polynésie française; l'autre sous-clade regroupe les séquences disponibles pour Fidji, les îles Hawaii, le Japon, la Malaisie, les îles Salomon, Taiwan, le Vanuatu et le Vietnam. Des analyses morphologiques ont conduit à ne reconnaître qu'une espèce sur la base de similarités indiscutables. La différenciation génétique mise en évidence pourrait être liée à un isolement géographique, par exemple par les courants océaniques, et être le début d'un processus de spéciation. Une seconde hypothèse reconnaîtrait des espèces jumelles. Afin de tester ces hypothèses, des analyses utilisant des techniques de génétique des populations seraient nécessaires.

✓ *Le cas de S. piluliferum et S. yendoï: une nouvelle section ?*

L'espèce *Sargassum piluliferum* (Turner) C. Agardh (1820 p. 27) a d'abord été classée au sein de la tribu *Schizophylla* de la section *Arthrophyucus* par J. Agardh (1848) puis transférée à la tribu *Dimorphae* du sous-genre *Phyllotrichia* par J. Agardh 1889, et classée au sein du sous-genre *Schizophycus* par Setchell (1931). Tseng et al. (1985) précisent que cette espèce est la seule représentante du sous-genre *Phyllotrichia* dans l'hémisphère nord et remettent en question son appartenance à ce sous-genre. Néanmoins, Yoshida et al. (2002) considèrent toujours que cette espèce appartient au sous-genre *Phyllotrichia*. Selon Stiger et al. (2003), *S. piluliferum* présente des axes cylindriques et des réceptacles simples ou bifides qui sont caractéristiques du sous-genre *Sargassum* section *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*). Sur la base d'analyses du marqueur nucléaire *ITS-2*, Stiger et al. (2003) mettent également en évidence la nécessité de transférer *S. piluliferum* du sous-genre *Phyllotrichia* au sous-genre *Sargassum*. Ces résultats ont par la suite été confirmés par les travaux de Phillips et al. (2005) basés sur l'étude du marqueur chloroplastique *rbcLS* (espaceur de la *RubisCO*).

D'autre part, l'espèce *S. yendoï* Okamura et Yoshida (Yamada 1938 p. 121), originellement placée au sein du sous-genre *Phyllotrichia* (Yamada 1956), a été transférée au sous-genre *Sargassum* (section *Malacocarpicae*, sous-section *Cymosae*) sur la base d'analyses morphologiques par Noro et al. (1985). Ces résultats ont par la suite été confirmés grâce à l'analyse du marqueur *ITS-2* par Stiger et al. (2003). Les résultats présentés au chapitre III.1.2.3 pour le marqueur *ITS-2* (Fig. III.6) montrent que *S. piluliferum* et *S. yendoï* forment un clade frère du clade formé par les taxons appartenant à la sect. *Sargassum*. Ces résultats sont similaires à ceux présentés par Stiger et al. (2003) mais la faible représentativité de la section *Sargassum* (= sect. *Malacocarpicae*) (deux taxons: *S. sociale* et *S. mangarevense*) dans la phylogénie de ces auteurs ne permettait pas d'interpréter le clade formé par *S. piluliferum* et *S. yendoï* comme un groupe distinct de la section. Si les résultats obtenus pour l'*ITS-2* suggèrent que ces deux taxons pourraient appartenir à une nouvelle section du sous-genre *Sargassum*, ils ne sont toutefois pas confirmés par l'analyse de la région *rbcLS* présentée au chapitre III.1.2.3 (Fig. III.7). Néanmoins ces analyses *rbcLS* ne sont basées que sur de courtes séquences (233pb) et la phylogénie qui en résulte est mal soutenue (bootstrap < 60%). Dans ce contexte, l'hypothèse d'une

nouvelle section du sous-genre *Sargassum* doit être reconsidérée et testée à l'aide de séquences ADN supplémentaires et d'analyses morphologiques approfondies.

✓ *Le cas de S. platycarpum: une nouvelle section ?*

L'espèce *Sargassum platycarpum* Montagne (1842 p. 248) représente l'espèce type de la ser *Platycarpae* (Grunow) Tseng et Lu (section *Acanthocarpicae*, sous-section *Glomerulate*). Les résultats présentés au chapitre III.1.1. montrent que la ser. *Platycarpae* pourrait être élevée au rang de section. Néanmoins, cette hypothèse est basée sur les résultats obtenus pour une seule séquence *RubisCo* de *S. platycarpum* et il est nécessaire d'approfondir les analyses morphologiques et moléculaires avant qu'elle puisse être confirmée.

### 3.2.3. Les sous-genres *Bactrophyucus* et *Arthrophyucus*

Les sous-genres *Bactrophyucus* et *Arthrophyucus* sont proches morphologiquement et se différencient principalement d'après l'aspect des réceptacles et leur répartition géographique: hémisphères nord (Vietnam, Chine, Japon) et sud (Afrique du Sud, Australie, Nouvelle-Zélande) respectivement (Yoshida 1983, Fig. I.2, chapitre Introduction). Si la taxonomie du sous-genre *Bactrophyucus* est bien documentée (Yoshida 1983, 1989a, Tseng et al. 1985) et qu'une trentaine de séquences est disponible sur la GenBank (Stiger et al. 2000, 2003), peu d'auteurs se sont intéressés au sous-genre *Arthrophyucus* (Womersley 1987) et seuls deux taxons ont été séquencés: *S. fallax* d'Australie (*RubisCO*, Phillips et al. 2005) et *S. sinclairii* de Nouvelle-Zélande (*ITS-2*, *RubisCO*, Annexe III). Les analyses phylogénétiques de toutes les séquences disponibles pour les deux sous-genres sont présentées au chapitre III.1.2.3. Dans le cas de l'*ITS-2*, quatre clades correspondant aux sections *Teretia*, *Hizikia*, *Spongocarpus* et *Halochloa/Repentia* du sous-genre *Bactrophyucus* reproduisent les résultats obtenus par Stiger et al. (2003). Dans cette phylogénie, les séquences disponibles pour *S. sinclairii* se positionnent au sein d'un clade monophylétique regroupant les séquences de 13 taxons originaires du Japon et couramment classés au sein des sections *Halochloa* et *Repentia* (Fig. III.8, chapitre III.1.2.3). Dans le cas de la *RubisCO*, les analyses produisent deux clades (Fig. III.9, chapitre III.1.2.3), l'un mal soutenu regroupant deux taxons couramment classés au sein de la section *Teretia* (*S. thunbergii* et *S. muticum*), et l'autre bien soutenu regroupant les deux taxons disponibles pour le sous-genre *Arthrophyucus* (*S. fallax* et *S. sinclairii*). Les résultats obtenus pour le marqueur *ITS-2* mettent en évidence un faible polymorphisme génétique intra-clade, en particulier pour le clade *Halochloa/Repentia* (0-3%), et suggèrent que *Halochloa* et *Repentia* ne forment qu'une seule section. De plus les séquences disponibles pour *S. okamurae* (espèce-type de la section *Repentia*, cf. Tableau I.2) et *S. siliquosum* (espèce-type de la section *Halochloa*, cf. Tableau I.2) sont identiques et apportent ainsi un argument supplémentaire à l'hypothèse d'une seule section. Ce n'est néanmoins pas la conclusion proposée par Stiger et al. (2003) qui suggèrent que le faible polymorphisme génétique observé est lié à une radiation récente des deux sections. Dans ce contexte, des études morphologiques



et des marqueurs ADN supplémentaires sont nécessaires avant de pouvoir conclure sur la fusion de la section *Repentia* Yoshida avec la section *Halochloa* (Kützing) Yoshida qui a l'antériorité.

Les résultats obtenus avec le marqueur *ITS-2* suggèrent en outre que *S. sinclairii* doit être transférée au sous-genre *Bactrophycus* et attribuée à la section *Halochloa* ou *Repentia*. D'après la clef d'identification des sections du sous-genre *Bactrophycus* proposée par Yoshida (1983), c'est la section *Halochloa* qui apparaît correspondre le mieux à *S. sinclairii*. Dans le cas de la *RubisCO*, la faible représentativité du sous-genre *Bactrophycus* et l'absence de séquences pour les sections *Halochloa* et *Repentia*, ne permettent pas de vérifier les résultats obtenus avec le marqueur *ITS-2*. Les séquences disponibles pour *S. sinclairii* et *S. fallax* forment un clade distinct bien soutenu soulignant ainsi la similarité génétique des deux taxons. Des analyses complémentaires incluant plus de séquences *RubisCO* pour le sous-genre *Bactrophycus* et plus de taxons du sous-genre *Arthrophyucus* (dont l'espèce-type: *S. heterophyllum* C. Agardh, désignée dans cette étude cf Tableau I.2) sont nécessaires pour répondre aux questions suivantes: (i) *S. sinclairii* et *S. fallax* doivent-elles être transférées à la section *Halochloa* du sous-genre *Bactrophycus*, et (ii) les sous-genres *Arthrophyucus* et *Bactrophycus* doivent-ils être fusionnés ? Une réponse positive à au moins une de ces deux questions remettrait en question la répartition géographique du sous-genre *Bactrophycus*, traditionnellement limitée à l'hémisphère nord.

#### 3.2.4. Les sous-genres *Phyllotrichia* et *Schizophycus*

Dans sa révision des espèces classées au sein du sous-genre *Phyllotrichia*, Womersley (1954) liste huit espèces australiennes: *S. decurrens*, *S. peronii*, *S. heteromorphum*, *S. sonderi*, *S. decipiens*, *S. howeanum*, *S. varians*, et *S. verruculosum*. L'auteur liste également trois espèces de *Phyllotrichia* du Japon et de Hong-Kong (*S. piluliferum*, *S. pinnatifidum*, et *S. patens*) et une autre des îles Canaries (*S. desfontainesii*). Par la suite, à ces 12 espèces de *Phyllotrichia*, Goldberg et Huissman (2004) ajoutent une nouvelle espèce (*S. kendrickii*) qu'ils décrivent des Eight Islands à l'ouest de l'Australie, tandis que quatre espèces sont transférées au sous-genre *Sargassum*. Il s'agit de *S. desfontainesii* (Diaz-Villa et al. 2007), *S. howeanum* (cette étude, chapitre Résultats 1.1), *S. piluliferum* et *S. patens* (Stiger et al. 2003, cette étude chapitre Résultats 4). D'autre part *S. pinnatifidum* est considéré par Yoshida et al. (2004) comme une espèce appartenant au sous-genre *Schizophycus*. D'après ces changements taxonomiques, seules huit espèces seraient actuellement attribuées au sous-genre *Phyllotrichia*: *S. decurrens*, *S. peronii*, *S. heteromorphum*, *S. sonderi*, *S. decipiens*, *S. varians*, *S. verruculosum* et *S. kendrickii*. Toutes ont une répartition géographique limitée à l'Australie à l'exception de *S. decurrens* qui est également recensée en Nouvelle-Calédonie et en Papouasie Nouvelle-Guinée (chapitre Résultats 1.1), et de *S. verruculosum* recensée également en Nouvelle-Zélande (Adams 1994). D'après la littérature disponible, Guiry et Guiry (2008) recensent également *S. decurrens* dans le golfe du Mexique, *S. peronii* au Pakistan, *S. sonderi* au Cap Vert et *S. verruculosum* en Egypte et en Ethiopie.

Dans l'attente de la vérification de ces données, il semble prudent de considérer que le sous-genre *Phyllotrichia* est géographiquement limité à l'Australie et à la région sud-ouest du Pacifique comme suggéré par Phillips (1995).

Dans la classification de J. Agardh (1889), *S. patens* est la seule espèce représentante du sous-genre *Schizophycus* et par conséquent l'espèce-type du sous-genre. L'espèce *S. patens* C. Agardh (1820 p. 27) a d'abord été placée au sein de la section *Schizophylla* J. Agardh (J. Agardh 1848), laquelle a été élevée au rang de sous-genre (sous-genre *Schizophycus*) par J. Agardh (1889). Womersley (1954) propose que le sous-genre *Schizophycus* soit intégré au sous-genre *Phyllotrichia* sur la base d'évidences morphologiques. Néanmoins, Stiger et al. (2003) et Yoshida et al. (2004) montrent, grâce à des analyses du marqueur nucléaire *ITS-2*, que *S. patens* appartient au sous-genre *Sargassum*. La phylogénie moléculaire *ITS-2* présentée au chapitre III.1.1 (Annexe IV.B) confirment les travaux de Stiger et al. (2003) et Yoshida et al. (2004), et précisent que *S. patens* doit être transférée à la section *Binderianae* au sein du sous-genre *Sargassum*.

Les remaniements taxonomiques discutés ici mettent en évidence la nécessité de réévaluer les espèces traditionnellement classées au sein du sous-genre *Phyllotrichia*, ainsi que les critères morphologiques traditionnellement utilisés pour caractériser le sous-genre. Pour ce faire, une révision de la littérature antérieure à Womersley (1954) semble indispensable, et une analyse ADN paraît incontournable. Pour l'instant la GenBank ne propose que quelques séquences correspondant à une seule espèce de *Phyllotrichia* (*S. decurrens* = *S. boryi*) collectée en Nouvelle-Calédonie. L'analyse des séquences de cette espèce confirme néanmoins l'existence d'un sous-genre distinct des trois précédemment discutés (*Sargassum*, *Bactrophycus*, *Arthropycus*) et dont la position phylogénétique est toujours basale (Fig. III.5, chapitre III.1.2).

### 3.3. Notes taxonomiques sur 4 genres classés dans les Sargassaceae

#### 3.3.1. *Anthophycus longifolius*

L'histoire de cette espèce endémique d'Afrique du sud, couramment attribuée au genre *Anthophycus* Kützing, est complexe. Elle a originellement été décrite par Turner en 1809 dans le genre *Fucus* (*F. longifolius* Turner), puis transférée au genre *Sargassum* par C. Agardh (1820, *S. longifolium* (Turner) C. Agardh) et classée dans la section *Pterophycus* tribu *Pteraucaulon* (genre *Sargassum*) par J. Agardh (1848). C'est Kützing en 1849 qui décrit le genre *Anthophycus* et lui attribue pour seule espèce *longifolius*. En 1889, J. Agardh (1889, p. 128) confirme l'exclusion de cette espèce du genre *Sargassum* et suit la proposition de Kützing (1849). Néanmoins, De Toni (1895) propose d'attribuer l'espèce au genre *Carpophyllum*, et plus tard Grunow (1915) réduit le genre *Anthophycus* au rang de sous-genre du genre *Sargassum*. Finalement, c'est *Anthophycus longifolius* (Turner) Kützing qui est retenu comme nom actuel (Silva et al. 1996, Guiry et Guiry 2008). L'analyse de la séquence ADN de l'espaceur de la *RubisCo* (Fig. III.10, chapitre III.1.3) soutient la position de Grunow (1915).

Néanmoins, le résultat présenté ici ne repose que sur l'analyse de 200 pb et l'hypothèse de l'existence du sous-genre *Anthophycus* (NB: à ne pas confondre avec *Arthrophyucus*) demande à être confirmée par des analyses morphologiques et ADN plus approfondies de cette espèce ainsi que *A. japonicus* Martens, un autre taxon attribué à ce genre et originaire du Japon mais dont l'actualité n'a pas pu être vérifiée dans cette étude.

### 3.3.2. *Cystoseira trinodis*

*Cystoseira trinodis* (Forsskål) C. Agardh présente une morphologie singulière et une distribution géographique à l'échelle mondiale (Guiry et Guiry 2008). Cette espèce a d'abord été attribuée au genre *Fucus* par Forsskål (1775 p. 192, *F. trinodis* Forsskål), puis a été transférée au genre *Cystoseira* par C. Agardh (1820). Plus de 15 taxons attribués à cinq genres différents (*Fucus*, *Cystophyllum*, *Cystoseira*, *Sargassum*, *Syrophysalis*) sont couramment considérés comme synonymes de *Cystoseira trinodis*. Cette complexité taxonomique, et les ambiguïtés qui y sont liées, illustrent l'incertitude du placement taxonomique de cette espèce. L'analyse de la séquence ADN du *rbcLS* (Fig. III.10, chapitre Résultats III.1.3) montre que la séquence de *C. trinodis* se positionne au sein du genre *Sargassum* proche des séquences disponibles pour des espèces du sous-genre *Arthrophyucus*. Comme dans le cas du genre *Anthophycus*, le résultat présenté ici ne repose que sur l'analyse de 200 pb et la position phylogénétique de *C. trinodis* nécessite d'être explorée par des analyses morphologiques et ADN plus approfondies (travaux de S. Draisma en cours).

### 3.3.3. *Sargassum fusiforme*

L'histoire taxonomique de *Sargassum fusiforme* (Harvey) Setchell est complexe. Cette espèce a longtemps été considérée comme appartenant au genre monospécifique *Hizikia* Okamura présent au Japon, en Corée et en Chine (Guiry et Guiry 2008). Elle a originellement été décrite par Harvey (1859) sous le nom de *Cystophyllum fusiforme* Harvey. L'espèce a ensuite été transférée au genre *Turbinaria* par Yendo (1907) puis au genre *Sargassum* (sous-genre *Bactrophyucus*) par Setchell (1931). Finalement, Okamura (1932) a décrit pour cette unique espèce le genre *Hizikia* Okamura: *H. fusiformis* (Harvey) Okamura. Néanmoins, sur la base d'analyses du marqueur nucléaire *ITS-2*, Stiger et al. (2003) ont démontré que l'espèce appartient au genre *Sargassum*, sous-genre *Bactrophyucus*. Les auteurs proposent de rétablir le nom *Sargassum fusiforme* (Harvey) Setchell et de réduire le genre *Hizikia* au rang de section du sous-genre *Bactrophyucus*. Les travaux de Phillips et al. (2005), utilisant le marqueur chloroplastique *RubisCo*, ont permis de confirmer les travaux de Stiger et al. (2003). *Sargassum fusiforme* est donc considéré comme le nom actuel pour *Hizikia fusiformis* et *Cystophyllum fusiforme* (Guiry et Guiry 2008).

3.3.4. *Nizamuddinina zanardinii*

*Nizamuddinina zanardinii* (Schiffner) P.C. Silva appartient un genre monospécifique (*Nizamuddinina* P.C. Silva) restreint au nord-ouest de la mer d'Arabie (Oman, Yemen et Pakistan). Ce taxon a d'abord été décrit du Yemen comme une forme de *Sargassum yemense* Figari et De Notaris par Zanardini (1858) sous le nom de *S. yemense* f. *monstruosum*, puis, Schiffner (1934 p. 118), estimant que le taxon devait être élevé au rang d'espèce, l'a renommé *S. zanardinii*. Par la suite, Nizamuddin et al. (1993) l'ont transférée à un nouveau genre monospécifique (*Sargassopsis* Nizamuddin et al.) que les auteurs placent au sein des Sargassaceae. Néanmoins, selon Silva et al. (1996 p. 655), ce genre constitue un homonyme postérieur de *Sargassopsis* Trevisan (1843 p. 332) et les auteurs proposent le nouveau genre *Nizamuddinina* P. Silva. Le genre *Sargassopsis* Trevisan comprenait trois espèces - *S. decurrens*, *S. peronii* et *S. boryi* – qui ont toutes été par la suite transférées à la section *Pterophycus* tribu *Pteraucaulon* du genre *Sargassum* par J. Agardh (1848) puis au sous-genre *Phyllotrichia* tribu *Phylломорphae* par J. Agardh (1889). La morphologie de *N. zanardinii* telle qu'elle est décrite par Nizamuddin et al. (1993), semble présenter des similarités avec celle de *S. decurrens*. D'ailleurs, les auteurs soulignent la ressemblance de *Sargassopsis* Nizamuddin et al. avec des espèces du sous-genre *Phyllotrichia* (*S. heteromorphum*, *S. halitrichum*, *S. scabripes* = *S. decurrens*) qu'ils différencient uniquement par la présence, chez *Sargassopsis*, d'un crampon stolonifère. Nizamuddin et al. (1993) soulignent également la ressemblance morphologique de *N. zanardinii* (en tant que *Sargassopsis zanardinii*) avec le genre *Anthophycus* et plusieurs espèces du genre *Sargassum* comme *S. decaisnei* J. Agardh, *S. teretifolium* J. Agardh, *S. yemense* Figari et De Notaris, et *S. acinaciforme* Montagne. Néanmoins, les auteurs différencient le genre *Sargassopsis* de *Sargassum* et d'*Anthophycus* par la présence chez *Sargassopsis* d'un crampon stolonifère et d'un axe basal foliacé. Des analyses ADN de *N. zanardinii* pourraient éclairer la position taxonomique de ce genre monospécifique.

#### **4. L'outil moléculaire ADN et l'analyse de la morphologie dans la taxonomie du genre *Sargassum*: apports et limites.**

Les outils moléculaires et en particulier les séquences ADN sont de plus en plus utilisés pour examiner l'histoire évolutive des taxons (Phillips et al. 2008a, b), étudier les relations phylogénétiques entre espèces (Stiger et al. 2003, Phillips et al. 2005), discriminer des espèces proches (Cohen et al. 2004, Billard et al. 2005) ou même étudier la structure intra-spécifique des populations (Tatarenkov et al. 2007, Cheang et al. 2008). Le but premier de l'utilisation de marqueurs ADN dans la présente étude était de tenter de résoudre les ambiguïtés taxonomiques liées à la polymorphie du genre *Sargassum*. Dans un second temps, les marqueurs utilisés s'étant révélés appropriés les relations phylogénétiques au sein du genre *Sargassum* ont été abordées. Si les marqueurs étudiés ont permis de mettre en

évidence certaines incertitudes taxonomiques au sein du genre étudié et d'en résoudre une partie, d'autres restent à élucider soulignant ainsi les limites de l'analyse des séquences ADN dans l'étude de la taxonomie du genre *Sargassum*.

Les marqueurs utilisés au cours de la thèse et dans les études précédentes (principalement Phillips 1998, Phillips et Fredericq 2000, Phillips et al. 2005, Stiger et al. 2000, 2003) se sont avérés efficaces et ont apporté de nombreux renseignements sur la phylogénie du genre *Sargassum*. Ils ont permis de confirmer notamment la monophylie du sous-genre *Sargassum* et de déceler la polyphylie de plusieurs sous-divisions (sect. *Zygocarpicae*, sect. *Acanthocarpicae*), montrant ainsi l'incongruité des caractères morphologiques utilisés pour leurs définitions. Plusieurs sections nouvelles ont ainsi été proposées et l'ensemble révisé selon un schéma simplifié (Tableaux IV.4 et IV.5). Les analyses ADN ont également permis de reconsidérer le placement taxonomique de plusieurs entités. La principale limite rencontrée dans l'étude des marqueurs *ITS-2*, *RubisCo* et *cox3* reste le manque, voire l'absence, de variabilité des séquences obtenues pour les taxons de la section *Sargassum* discriminés sur la base de leurs différences morphologiques. Ce manque de variabilité a été interprété comme la marque d'une radiation récente, néanmoins des études complémentaires sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

La valeur des caractères morphologiques traditionnellement utilisés pour discriminer les taxons (sections ou espèces) est remise en question. La plupart des caractères morphologiques considérés un à un ne permet pas de retrouver les limites des taxons définis par l'analyse ADN. La comparaison des caractères morphologiques un à un pour les taxons étudiés montrent peu de synapomorphies. Les phylogénies moléculaires n'étant pas basées sur les caractères taxonomiques traditionnels, il n'est pas surprenant qu'elles rangent des taxons classés dans un groupe considéré morphologiquement homogène, dans des clades distincts. Ainsi par exemple, la section *Acanthocarpicae*, qui était traditionnellement reconnue par la présence de structures assimilées à des « épines » sur les réceptacles, s'est avérée polyphylétique. En effet, des taxons montrant des expansions pouvant être interprétées comme des « épines » se retrouvent dans chacune des sections du sous-genre *Sargassum*. Pour certaines sections la présence de ce caractère est systématique, pour d'autres elle est occasionnelle. Il est important de préciser que ces structures interprétées comme des « épines » sont probablement d'origines ontogéniques différentes. Ainsi, les « épines » de *S. hystrix* ou de *S. obtusifolium* (sect. *Sargassum*) sont différentes de celles de *S. aquifolium* (sect. *Binderianae*) ou *S. ilicifolium* (sect. *Ilicifoliae*). Dans le premier cas, elles apparaissent comme extension à la surface des réceptacles, fine et allongée ressemblant à un « poil », alors que dans le second cas c'est le bord du réceptacle qui est denté à l'image de la marge d'une feuille. Finalement, ces expansions de natures et sans doute d'origines différentes avaient été interprétées comme un même caractère, dénommé « épine », conduisant ainsi les auteurs précédents à classer *S. hystrix* (sect. *Sargassum*), et *S. ilicifolium* (sect. *Ilicifoliae*) au sein de la section *Acanthocarpicae*.

Finale­ment, si les analyses ADN ne permettent pas de discriminer certaines espèces proches de la section *Sargassum*, et qu'il est difficile d'identifier les synapomorphies caractérisant chaque clade. Ces analyses ADN ont permis de mettre en évidence que certains caractères morphologiques ne doivent pas être considérés comme ayant une valeur systématique car ils résultent d'une évolution convergente. De nouveaux caractères clefs devront être identifiés par la recherche de critères multivariés en testant par exemple la pertinence de plusieurs caractères conjugués.

**Tableau IV.4.** Synthèse bibliographique de la classification du genre *Sargassum* après la thèse; caractères morphologiques clefs utilisés dans la littérature disponible et selon cette étude pour les taxons amendés au cours de la thèse; détails des espèces-types recensées dans la littérature et désignées au cours de la thèse (cf. chap. II.5.3.1.); liste indicative et non exhaustive des espèces considérées dans chaque sous-division.

Rang taxonomique	Epithète	Caractères morphologiques clefs	Espèce-type <sup>1</sup>	Autres espèces <sup>2</sup>
<b>Genus</b>	<i>Sargassum</i> C. Ag.	Système de branches (axes, rameaux) spécialisés; un seul œuf par oogone; cellule apicale à trois côtés.	<i>S. bacciferum</i> (Turn.) C. Ag. (Basionyme <i>Fucus baccifer</i> ; Turner 1802 p. 56, pas d'information sur le type, Falmouth) (= <i>S. natans</i> (Linn.) Gaill.)	
<b>I. subgenus</b>	<i>Arthrophyucus</i> J. Ag. <sup>3</sup>	Rameaux bicuspidés ou anguleux; feuilles rétroflexes et perpendiculaires aux rameaux; réceptacles composés; distribué uniquement dans l'Hémisphère Sud.	<i>S. heterophyllum</i> C. Ag. (1820 p. 21 = <i>S. incisifolium</i> (Turn.) C. Ag. 1820 p. 14, syntypes; TCD0068-71, Afrique du Sud)	<i>S. fallax</i> Sond. <sup>3</sup> , <i>S. incisifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. lacerifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. paradoxum</i> (R. Brown ex Turn.) Gaillon, <i>S. robustum</i> J. Ag., <i>S. sinclairii</i> Hook. et Harv. <sup>3</sup> , <i>S. tristichum</i> Sond., <i>S. vestitum</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag.
<b>II. subgenus</b>	<i>Bactrophyucus</i> J. Ag.	Rameaux bicuspidés ou anguleux; feuilles rétroflexes et perpendiculaires aux rameaux; réceptacles simples axillaires ou terminaux; distribué uniquement dans l'Hémisphère Nord.	<i>S. horneri</i> (Turn.) C. Ag.	
<b>II.1. sectio</b>	<i>Halochloa</i> (Kütz.) Yosh. <sup>3</sup>	Axe principal dressé et court; rameaux secondaires toujours plus courts que le rameau primaire; rameau primaire bicuspidé à tricuspide; feuilles basales rétroflexes, réceptacles aplatis ou triquètres, avec des bords lisses ou serrulés.	<i>S. siliquastrum</i> (Mert. ex Turn.) C. Ag. (1820 p. 22, lectotype BM, port Nagasaki, Japon)	<i>S. autumnale</i> Yosh., <i>S. giganteifolium</i> Yam., <i>S. ringgoldianum</i> Harv., <i>S. serratifolium</i> (C. Ag.) C. Ag., <i>S. trichophyllum</i> (Kütz.) Kuntze
<b>II.2. sectio</b>	<i>Hizikia</i> (Okam.) Yosh.	Crampon portant des excroissances rhizoïdales; axe principal court; feuilles cylindriques à linéaires comprimées, bord denté; vésicules fusiformes; réceptacles courts, cylindriques et agrégés dans l'axe des feuilles.	<i>S. fusiforme</i> (Harv.) Setch. (1931 p. 248, type ?)	A ce jour une seule espèce est attribuée à cette section.
<b>II.3. sectio</b>	<i>Repentia</i> Yosh. <sup>3</sup>	Axe principal couché (procumbent ou decumbent), formant des haptères secondaires sur la face « ventrale » de l'axe; rameaux primaires branchés sur la face « dorsale » de l'axe principal; réceptacles comprimés ou aplatis.	<i>S. okamurae</i> Yosh. et Konno (1983: p. 153, holotype SAP-034691, Kominato, Japon)	<i>S. nigrifolium</i> Yendo, <i>S. yamadae</i> Yosh. et Konno, <i>S. yezoense</i> (Yam.) Yosh. et Konno,

<p><b>II.4. sectio</b></p>	<p><i>Spongocarpus</i> (Kütz.) Yosh.</p>	<p>Axe principal dressé et long; rameaux secondaires branchés dans l'axe des feuilles, plus courts que l'axe primaire; réceptacles cylindriques et en forme de silique.</p>	<p><i>S. horneri</i> (Turn.) C. Ag. (1820: p. 38, lectotype BM?, détroit de Corée)</p>	<p><i>S. filicinum</i> Harv.</p>
<p><b>II.5. sectio</b></p>	<p><i>Teretia</i> Yosh.</p>	<p>Axe principal plus ou moins court; rameaux secondaires toujours plus courts que les rameaux primaires; axes primaires anguleux, réceptacles cylindriques.</p>	<p><i>S. confusum</i> C. Ag. (1824 p. 301, lectotype LD3230, Japon)</p>	<p><i>S. boreale</i> Yosh. et Horig., <i>S. fubvellum</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. hemiphyltum</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. muticum</i> (Yendo) Fensh., <i>S. thumbergii</i> (Mert. ex Roth) Kuntze</p>
<p><b>III. subgenus</b></p>	<p><i>Sargassum</i></p>	<p>Rameaux cylindriques, comprimés ou aplatis (non foliacés); feuilles parallèles aux rameaux et rarement rétroflexes; vésicules issues de la portion distale des feuilles; réceptacles composés, lisses ou avec des épines.</p>	<p><i>S. bacciferum</i> (Turn.) C. Ag. (=S. <i>natans</i> (Linn.) Gaill.)</p>	
<p><b>IV.1. sectio</b></p>	<p><i>Binderiana</i> (Grun.) Mattio et Payri</p>	<p>Rameaux aplatis, distiques et arrangés dans un seul plan; feuilles allongées et spatulées, base atténuée, bord denté; vésicules sphériques à ovoïdes, lisses ou avec un mucron court, foliacé, en couronne, ou différenciées en phyllocystes; réceptacles la plupart du temps bisexués, avec un apex denté et arrangé en glomérules denses.</p>	<p><i>S. binderi</i> Sond. ex J. Ag. (J. Agardh 1848 p. 328, syntypes TCD 1110-1113a, Indonésie et Mer de Chine) (=S. <i>aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.)</p>	<p><i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. patens</i> C. Ag., <i>S. swartzii</i> C. Ag.</p>
<p><b>IV.2. sectio</b></p>	<p><i>Ilicifoliae</i> (J. Ag.) Mattio et Payri</p>	<p>Rameaux cylindriques à légèrement comprimés, alternes et arrangés en spirales; feuilles spatulées et larges, base atténuée ou arrondie asymétrique, bords serrulés à dentés; vésicules sphériques à ovoïde, lisse ou avec un mucron en forme d'épine simple ou double, pédicelle court; réceptacles la plupart du temps unisexués et montrant un dimorphisme mâle/femelle (cylindrique et lisse ou aplatis avec un bord denté).</p>	<p><i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag. (Basionyme <i>Fucus ilicifolius</i> Turn.: Turner 1807 p. 113, holotype BM 562953, détroit de la Sonde).</p>	<p><i>S. quinhonense</i> Nguyen, <i>S. mcclurei</i> Setch., <i>S. sp.</i></p>
<p><b>IV.3. sectio</b></p>	<p><i>Polycystae</i> Mattio et Payri</p>	<p>Partie basse de l'axe principal donnant naissance à des rameaux couchés similaires à des stolons; rameaux stolonifères primaires lisses à épineux, cylindriques à aplatis, distiques alternes, rameaux stolonifères secondaires terminés par de petits haptères desquels un nouvel individu peut se développer. Partie supérieure des rameaux primaires dressés densément fournis en feuilles, vésicules et réceptacles.</p>	<p><i>S. polycystum</i> C. Ag. (1824 p. 304, syntypes TCD 1108, 1109, détroit de la Sonde)</p>	<p><i>S. bacularia</i> (Mert.) C. Ag., <i>S. herporhizum</i> Setch. et Gardn., <i>S. plagiophyllum</i> Mont.</p>



<b>IV.4. sectio</b>	<i>Sargassum</i>	Réceptacles cylindriques, lisses, sans épines, arrangés en cymes ou en racèmes. <i>NB. Cette description demande révision</i>	<i>S. bacciferum</i> (Turn.) C. Ag. (=S. <i>natans</i> (Linn.) Gaill.)	<i>S. cymosum</i> C.Ag., <i>S. howeanum</i> Lucas, <i>S. hystrix</i> J. Ag., <i>S. obtusifolium</i> J. Ag., <i>S. pacificum</i> Bory S. <i>polyphyllum</i> J. Ag., <i>S. polyporum</i> Mont., <i>S. sitiquosum</i> J. Ag., <i>S. spinuligerum</i> Sond., <i>S. vulgare</i> C. Ag., <i>S. aemulum</i> Sond., <i>S. angustifolium</i> C. Ag., <i>S. cinereum</i> J. Ag., <i>S. denticarpum</i> Ajisaka, <i>S. glaucescens</i> J. Ag., <i>S. incanum</i> Grun., <i>S. tenerrimum</i> J. Ag., <i>S. turbinarioides</i> Grun., <i>S. vachellianum</i> Grev., <i>S. vietnamense</i> Zinova et Dinh
<b>IV.5. sectio</b>	<i>Zygocarpicae</i> (J. Ag.) Setch.	Réceptacles associés à des feuilles et/ou des vésicules. <i>NB. Cette description demande révision</i>	<i>S. carpophyllum</i> J. Ag. (1848 p. 304, holotype: LD2306, Sri Lanka)	
<b>IV.6. sectio nova.</b> ? <sup>4</sup>	?	?	?	<i>S. piluliferum</i> (Turn.) C. Ag., <i>S. yendoii</i> Okam. et Yam.
<b>IV.6. sectio nova.</b> ? <sup>4</sup>	<i>Platycarpae</i> ?	?	<i>S. platycarpum</i> Mont. (1842: p. 248, holotype PC MA9209, Martinique)	<i>S. liebmanni</i> J. Ag. (?), <i>S. marginatum</i> J. Ag. (?)
<b>IV. subgenus</b>	<i>Phyllotrichia</i> (Aresch.) J. Ag.	Rameaux cylindriques, aplatis à foliacés; feuilles pinnatifides peu ou pas différenciées; réceptacles simples arrangés en racèmes.	<i>S. sonderi</i> (J. Ag.) J. Ag.	<i>S. decipiens</i> (R. Brown ex Turn.) J. Ag., <i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag., <i>S. heteromorphyllum</i> J. Ag., <i>S. peronii</i> C. Ag., <i>S. varians</i> Sond., <i>S. verruculosum</i> C. Ag.

<sup>1</sup> en gras: espèces-types présentes dans les analyses phylogénétiques

<sup>2</sup> liste non exhaustive, espèce en gras correspondant aux taxons dont la position taxonomique a été confirmée grâce aux phylogénies ADN.

<sup>3</sup> concernant la position taxonomique de *S. fallax* et *S. sinclairii* ainsi que le statut des sect. *Halochloa* et *Repentia* (subgen. *Bactrophyucus*) et du sous-genre *Arthrophyucus* voir la discussion du chapitre IV.3.2.3.

<sup>4</sup> cf chapitre IV.3.2.2.

**Tableau IV.5.** Clef d'identification des sous-divisions (jusqu'au rang de sous-section) du genre *Sargassum* d'après les informations répertoriées dans le Tableau IV.4.

1. Rameaux primaires cylindriques, aplatis à foliacés, feuilles pinnatifides peu ou pas différenciées.....	subgen. <i>Phylloirichia</i>
1. Rameaux primaires distinctement différenciés en rameaux secondaires, feuilles (principalement simples) et vésicules.....	→ 2
2. Rameaux bicuspidé ou anguleux, feuilles rétroflexes (ou tournées vers le bas).....	→ 3
2. Rameaux cylindriques, comprimés ou aplatis (non foliacés), feuilles rarement rétroflexes.....	subgen. <i>Sargassum</i> → 4
3. Réceptacles simples, axillaires ou terminaux.....	subgen. <i>Bactrophyucus</i> → 8
3. Réceptacles composés.....	subgen. <i>Arthrophyucus</i>
4. Rameaux stolonifères présents.....	sect. <i>Polycystae</i>
4. Rameaux stolonifères absents.....	5
5. Rameaux cylindriques et grêles.....	6
5. Rameaux légèrement compressés à aplatis et épais.....	7
6. Réceptacles mixtes avec des feuilles et/ou des vésicules (zygocarpiques).....	sect. <i>Zygocarpicae</i>
6. Réceptacles en cymes cylindriques et verruqueux (malacocarpiques).....	sect. <i>Sargassum</i>
7. Rameaux aplatis et distiques, feuilles allongées.....	sect. <i>Binderianae</i>
7. Rameaux légèrement compressés et spiralés, feuilles larges et spatulées.....	sect. <i>Illicifoliae</i>
8. Axe principal couché/prostré (procumbent) ou horizontal à apex redressé (decumbent).....	sect. <i>Repentia</i>
8. Axe principal dressé.....	→ 9
9. Axe principal long, rameaux primaires absents.....	sect. <i>Spongocarpus</i>
9. Axe principal plus court, rameaux primaires développés.....	→ 10
10. Réceptacles comprimés ou triquètres.....	sect. <i>Halochloa</i>
10. Réceptacles cylindriques.....	→ 12
12. Feuilles aplaties, avec ou sans nervure, vésicules différenciées.....	sect. <i>Teretia</i>
12. Feuilles cylindriques ou comprimées, vésicules non différenciées, similaires aux feuilles.....	sect. <i>Hizikia</i>



*CHAPITRE V*  
*CONCLUSION ET PERSPECTIVES*



## 1. Conclusions

Sans connaître le caractère polymorphe du genre, C. Agardh (1820, 1824) et les auteurs contemporains (Bory 1828, Montagne 1842, J. Agardh 1848, Greville 1850, Sonder 1845, Grunow 1874, 1915, 1916) ont décrit de nombreuses espèces sur la base de fragments collectés lors des premiers voyages exploratoires. Setchell (différents travaux) fut un des premiers auteurs à s'intéresser aux variations morphologiques des espèces et à proposer des révisions taxonomiques sur de larges collections faites au début du 20<sup>ème</sup> siècle dans le Pacifique (Setchell 1924, 1926, 1935c, 1937). Cet auteur a décrit également plusieurs espèces de régions où le genre avait été encore peu exploré (Setchell et Gardner, 1924, 1931, 1933). Depuis, de nombreux autres auteurs, par exemple Tseng et Lu (différents travaux) - qui recensent plus de 130 espèces pour la Chine dont la majorité sont nouvelles et endémiques - ont contribué de manière significative à l'augmentation du nombre d'épithètes et à la complexification de la taxonomie du genre. D'après ces travaux, l'identification des espèces dépend principalement de l'interprétation des diagnoses latines et de descriptions succinctes souvent non illustrées. L'étude des types est peu pratiquée malgré son caractère indispensable dans le processus d'identification.

Ainsi, dresser une liste exhaustive de toutes les espèces du genre *Sargassum*, et de chacun de ses sous-genres, sections ou autres sous-divisions taxonomiques n'est pas envisageable tant le nombre de taxons décrits est important. Guiry et Guiry (2008) fournissent une liste non exhaustive de 839 taxons dont la classification au sein du genre n'est pas renseignée. De plus, tous les taxons décrits dans la littérature n'ont pas été systématiquement attribués par leurs auteurs ou les suivants à un rang particulier. Dans ce contexte évaluer le nombre total de taxons attribués à chaque rang était difficile et aborder la révision du genre *Sargassum* par le traitement méthodique et exhaustif de chacune des sous-divisions n'était pas réaliste. La stratégie de révision abordée dans ce manuscrit proposait de procéder par zones géographiques contigües. Cette méthode présentait plusieurs avantages dont les principaux sont: (i) la possibilité de dresser une liste exhaustive (ou quasi-exhaustive) de taxons recensés dans la littérature pour la zone concernée et par conséquent de travailler sur une liste de taxons restreinte, (ii) la possibilité d'explorer la diversité actuelle de la zone concernée et d'enrichir les collections disponibles, et (iii) la possibilité d'étudier la diversité spécifique de la zone dans son contexte biogéographique.

L'utilisation de marqueurs génétiques dans cette étude a permis à la fois de résoudre les ambiguïtés taxonomiques liées à la polymorphie du genre *Sargassum* et d'étudier les relations phylogénétiques au sein du genre. Les marqueurs utilisés, *ITS-2*, *RubisCo* et *cox3*, ont confirmé ou montré notamment (i) la monophylie et la polyphylie de plusieurs sous-divisions, (ii) le placement taxonomique erroné de plusieurs taxons, (iii) l'incongruité des caractères morphologiques utilisés pour définir certaines sous-divisions, et (iii) la probabilité d'une radiation récente de certaines sous-divisions. La principale limite rencontrée dans l'utilisation de ces marqueurs était le manque, voire l'absence, de variabilité des séquences obtenues pour les taxons de la section *Sargassum* discriminés sur la base de leurs

différences morphologiques. Ce manque de variabilité a été interprété comme la marque d'une radiation récente, néanmoins cette hypothèse devra être confirmée par d'autres études ADN.

Ce travail de thèse a permis de réviser les flores de *Sargassum* des îles du Pacifique Sud, en particulier la Nouvelle-Calédonie mais également celles des îles Fidji, de la Polynésie française, de l'île de Pâques, des îles Salomon, du Vanuatu et de Wallis grâce à l'enrichissement des collections phycologiques. La classification courante ainsi que la valeur taxonomique des caractères morphologiques traditionnellement considérés ont été remises en question sans pouvoir toutefois retenir les critères discriminants. Des révisions significatives de la classification traditionnelle du sous-genre *Sargassum* ont été réalisées, avec trois nouvelles sections, l'abandon des rangs taxonomiques inférieurs et la proposition de 52 nouvelles synonymies.

Au terme de cette étude, et à l'appui des résultats obtenus par l'analyse morphologique, l'étude des spécimens types et l'analyse ADN, la taxonomie du sous-genre *Sargassum* a été simplifiée et remaniée comme indiqué aux Tableaux IV.4 et IV.5. Le sous-genre est maintenant sous-divisé en cinq sections: (i) *Binderianae* (Grunow) Mattio et Payri, (ii) *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et Payri, (iii) *Polycystae* Mattio et Payri, (iv) *Sargassum* (= *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al.), and (v) *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell. Le placement taxonomique des nombreuses espèces non traitées dans la thèse devra être repris dans le contexte de la révision des sous-divisions proposée ici.

D'autre part, l'analyse de la distribution des espèces du sous-genre *Sargassum* à l'échelle du monde a mis en évidence des patrons de distribution limités à la région Indopacifique pour les sections *Binderianae*, *Ilicifoliae*, *Polycystae* et *Zygocarpicae* alors que la section *Sargassum* pourrait être la seule présente dans l'océan Atlantique et pourrait être absente de l'océan Indien. Le Pacifique Ouest représente la région abritant la diversité spécifique la plus élevée du genre. Elle pourrait être considérée comme la région source principale à l'origine de la dispersion récente des espèces de *Sargassum* dans le Pacifique et en particulier dans les îles du Pacifique Sud.

Finalement cette étude représente la phylogénie la plus complète qu'il soit pour le genre *Sargassum*, et constitue un travail de référence pour le sous-genre *Sargassum* et pour le Pacifique insulaire, dépassant la Nouvelle-Calédonie.

## 2. Perspectives

La taxonomie est en constante évolution et tributaire des progrès en matière de technologie. L'avènement de la microscopie électronique, des analyses biochimiques et moléculaires sont autant de facteurs à l'origine de l'évolution de notre vision de la taxonomie. Il y a 200 ans, les phycologues décrivaient plusieurs espèces sur la base de quelques fragments récoltés en laisse de mer lors des premières expéditions scientifiques (Turner 1807-1811, C. Agardh 1820, Montagne 1845). En 2008,

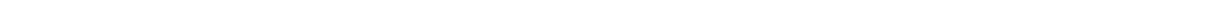
le monde a été plus largement exploré et les phycologues étudient la variabilité morphologique et génétique des populations sur des dizaines d'individus à différentes échelles géographiques (Tatarenkov et al. 2007, Zhao et al. 2007, Cheang et al. 2008), séquencent les génomes (Oudot-Le Seq et al. 2002, 2006) et tentent d'identifier les espèces grâce à des code-barres génétiques (Saunders 2005, Robba et al. 2006, Chase et al. 2007). Il est probable que dans le futur, de nouvelles techniques d'identification des espèces et de reconstruction phylogénétique soient développées et changent de nouveau notre vision de la taxonomie, en particulier celle du genre *Sargassum*.

Ce travail de thèse ouvre de nombreuses perspectives au plan taxonomique dont la plus utile serait de mettre en place une nouvelle classification permettant de s'affranchir des difficultés taxonomiques inhérentes au polymorphisme des espèces du genre *Sargassum*. La bonne résolution des phylogénies ADN dans la délimitation des espèces de la majorité des sous-divisions étudiées, encourage à rechercher des critères morphologiques multivariés à partir des caractères couramment considérés et dont la thèse a montré la limite d'utilisation. Pour ce faire il apparaît indispensable d'entreprendre ce travail à l'échelle mondiale par région géographique (côtes est du continent américain, l'Australasie, le sud-est asiatique et l'océan Indien) en suivant la démarche de la thèse: études des variations morphologiques, des spécimens types et des séquences ADN.

Les sous-genres *Arthrophyucus* et *Bactrophyucus* d'un côté et *Phyllotrichia* de l'autre mériteraient d'être reconsidérés dans un échantillon plus large d'espèces pour préciser respectivement leur rattachement aux sections et leur niveau de diversité spécifique.

Au plan de la distribution et de l'origine des espèces, une étude particulière des variations alléliques des espèces devra être entreprise en fonction de leur origine géographique pour comprendre leur répartition à l'échelle de l'Indopacifique et de la zone Caraïbes. Le développement de marqueurs microsatellites s'étant avéré difficile pour répondre à de telles questions (Engelen 2004) d'autres méthodes sont à explorer comme par exemple le polymorphisme de séquences intergénomiques mitochondriales (Engel et al. 2008), ou chloroplastiques (Cheang et al. 2008).





***REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES***



**A**

- Abbott, I. A. 1992. *Sargassum* subgenus *Sargassum*. Section 1, Part 1: Introduction. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds with*, vol. 3. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 1-3.
- Abbott, I. A. & Huisman, J. M. 2004. *Marine green and brown algae of the Hawaiian Islands*. Bishop Museum Press, Honolulu, 255 pp.
- Abbott, I. A. & McDermid, K. J. [eds.] 2004. *Taxonomy of economic seaweeds with reference to the Pacific and other locations*, vol. 9. University of Hawaii Sea Grant College Program, Honolulu, 281 pp.
- Abbott, I. A., Tseng, C. K. & Lu, B. 1988. Clarification of some subgeneric nomenclature in *Sargassum* subgenus *Sargassum*. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 2. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 55-7.
- Abruto-Oropeza, O., Sala, E., Paredes, G., Mendoza, A. & Ballesteros, E. 2007. Predictability of reef fish recruitment in a highly variable nursery habitat. *Ecology* 82:2220-2228.
- Adams, N. M. 1994. *Seaweeds of New Zealand*. Canterbury University Press, Christchurch, 360 pp.
- Adams, N. M. & Nelson, W. A. 1985. Marine algae of the Three Kings Islands. *Misc. Ser. Natl. Mus. NZ* 13:1-29.
- Agardh, C. A. 1820. Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis. vol. 1(1). Berling, Lund, 168 pp.
- Agardh, C. A. 1824. Systema algarum. Berling, Lund, 312 pp.
- Agardh, J. G. 1847. Nya alger från Mexico. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 4: 5-17.
- Agardh, J. G. 1848. Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur. Algas fucoides complectens. vol. 1. Glerup, C. W. K., Lund, 363 pp.
- Agardh, J. G. 1872. Bidrag till Florideernes systematik. *Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen for Matematik och Naturvetenskap* 8(6):1-60.
- Agardh, J. G. 1889. Species *Sargassorum Australiae descriptae et dispositae*. *Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar* 23:1-133.
- Ajisaka, T. 1992. Notes on two "look-alike" species between east and west: *Sargassum polyporum* Montagne from Ryukyu Islands in Japan and *Sargassum polyceratium* Montagne from the Caribbean Sea. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 2. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 133-137.
- Ajisaka, T. 2006. Problems in the identification of "*Sargassum duplicatum*" group. *Coastal Marine Science* 30(1): 174-178.
- Ajisaka, T., Nang, H. Q., Dinh, N. H., Lu, B., Ang, P. O., Phang, S. M., Noro, T. & Yoshida, T. 1997. Taxonomic and nomenclatural study of *Sargassum duplicatum* Bory and related species. In Abbott, I. A. [ed.], *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 6. California Sea Grant College Program, La Jolla. pp. 27-36.
- Ajisaka, T., Noro, T. & Yoshida, T. 1995. Zygozocarpic *Sargassum* species (subgenus *Sargassum*) from Japan. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 5. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 11-44.
- Alvarez I. & Wendel JF., 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Mol. Phyl. Evol.* 29: 417-434
- Amsler, C. D. & V.A. Fairhead. 2006. Defensive and sensory chemical ecology of brown algae. *Advances in Botanical Research* 43: 1-91.
- Andréfouët, S. A., Cabioch, G., Flammand, B. & Pelletier, B. 2007. The diversity of New Caledonia coral reef geomorphology and genetic processes: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multi-beam observations. *Doc. Sci. Tech.* II7:33-49.
- Andréfouët, S. A., Kramer, P., Torres-Pulliza, D. et al. 2003. Multi-sites evaluation of IKONOS data for classification of tropical coral reef environments. *Rem. Sens. Env.* 88:128-143
- Andréfouët, S. A. & Torres-Pulliza, D. 2004. Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. IFRECOR Nouvelle-Calédonie, IRD, Nouméa, 26pp.
- Andréfouët, S. A., Zubia, M. & Payri, C. E. 2004. Mapping and biomass estimation of the invasive brown algae *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh and *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell on heterogeneous Tahitian coral reefs using 4-meter resolution IKONOS satellite data. *Coral Reefs* 23:26-38.
- Ang, P. O. Jr. 1986. Analysis of the vegetation structure of a *Sargassum* community on the Phillipines. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28:9-19
- Ang, P. O. & Trono, G. C. 1987. The genus *Sargassum* from Balibago, Calatagan, Phillipines. *Bot. Mar.* 30:387-397.
- Areschoug, J. E. 1854. Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, ser. 3(1): 329-372.

- Arévalo, R., Pinedo, S. & Ballesteros, E. 2007. Changes in the composition and structure of Mediterranean rocky-shore communities following a gradient of nutrient enrichment: Descriptive study and test of proposed methods to assess water quality regarding macroalgae. *Mar. Pollut. Bull.* 55:104-113.
- Askenasi, E. 1889. Algen: Forschungsreise S.M.S. "Gazelle" *Botanik* 4:1-58.

## B

- Bakker, F., Olsen, J., Stam, W. T. & Hoek, C. Van den 1992. Nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer regions (ITS-1 and ITS-2) define discrete biogeographic groups in *Cladophora albida* (Chlorophyta). *J. phycol.* 28: 839-845.
- Barber, P. H. & Bellwood, D. R. 2005. Biodiversity hotspots: evolutionary origins of biodiversity in wrasses (*Halichoeres*: labridae) in the Indo-Pacific and new world tropics. *Mol. Phyl. Evol.* 35:235-253.
- Bard, E., Hamelin, B., Arnold, M., Montaggioni, L., Cabioch, G., Faure, G. & Rougerie, F. 1996. Deglacial level records from Tahiti corals and the timing of global meltwater discharge. *Nature* 382:241-244.
- Barrabe, A. 2003. Estimation de la richesse spécifique d'un herbier de sargasses de Nouvelle-Calédonie. Rapport de stage (IRD), non publié, 22 pp.
- Baum, D. A. 1992. Phylogenetic species concepts. *Trends Ecol. Evol.* 7: 1-2.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., & Hoey, A. S. 2006. Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Curr. Biol.* 16:2434-2439
- Belsher T, Mouchot M.C. 1992 Use of satellite imagery in management of giant kelp resources, Morbihan Gulf, Kerguelen archipelago. *Oceanol. Acta.* 15:297-307
- Billard, E., Daguin, C., Pearson, G., Serrão, E., Engel, C. & Valero, M. 2005. Genetic isolation between three closely related taxa: *Fucus vesiculosus*, *F. spiralis*, and *F. ceranoides* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 41:900-905.
- Børgesen, F. 1914. The species of *Sargassum* found along the coasts of the Danish West Indies, with remarks upon the floating forms of the Sargasso Sea. *Mideskr. F. Japetus Steenstrup*, 20 pp.
- Bold, H. C. & Wynne, M. J. 1978. Introduction to the Algae. Prentice-Hall, Inc., New Jersey, 706 pp.
- Bory de Saint-Vincent, J. B. 1828. Cryptogamie. In Duperrey, L. I. [ed.] *Voyage autour du monde exécuté sur ordre du Roi sur la corvette de sa Majesté, «La Coquille» pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825 sous le commandement de M. J. Dumont-d'Urville, Botanique.* Arthus Bertrand Libraire Editeur, Paris, pp. 97-200.
- Boudouresque, C. F., Belsher, T., David, P., Lauret, M., Riouall, R. & Pellegrini, M. 1985. Données préliminaires sur les peuplements à *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) de l'étang de Thau (France). *Rapport de la Commission internationale de la Mer Méditerranée* 29:57-60.
- Brawley, S. H. & Johnson, L. E. 1992. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *British Phycological Journal*, 27: 233-252.

## C

- Cabioch, G. & Corrège, T. 2006. Paléoenvironnements récifaux. In Capecchi, B. [ed.] *101 Mots pour comprendre l'environnement en Nouvelle-Calédonie.* Publication du GRHOC (Groupe de Recherche en Histoire Océanienne Contemporaine), édition Ile de Lumière, Nouméa, pp. 175-178.
- Cabioch, G., Montaggioni, L., Thouveny, N., Frank, N., Sato, T., Chazottes, V., Dalamasso, H., Payri, C., Pichon, M. & Sémah, A.-M. 2008. The chronology and structure of the western New Caledonian barrier reef tracts. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 268:91-105.
- Casas-Valdez, M., Hernandez-Contreras, H., Marin-Alvarez, A. & Anguila-Ramirez, R. N. 2006a. El alga marina *Sargassum* (Sargassaceae): una alternativa tropical para la alimentacion de ganado caprino. *Rev. Biol. Trop.* 54:83-92.
- Casas-Valdez, M., Portillo-Clark, G., Anguila-Ramirez, R. N., Rodriguez-Astudillo, S., Sanchez-Rodriguez, I. & Carrillo-Dominguez, S. 2006b. Efecto del alga marina *Sargassum* spp. sobre las variables productivas y la concentracion de colesterol en el camaron café, *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 41:97-105.
- Catala, R. 1950. Contribution à l'étude écologique des îlots coralliens du Pacifique Sud. Premiers éléments d'écologie terrestre et marine des îlots voisins du littoral de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Biol.* 3:1-310.
- Chapman, V. J. 1971. The marine algae of Fiji. *Rev. Algol.* 10(2):164-171.
- Chapman, V. J. & Chapman, D. J. 1973. *The Algae.* Macmillan Press Ltd., London, 497 pp.
- Chase, M. & Hills, H. 1991. Silica gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215-20.
- Chase, M. W., Cowan, R. S., Hollingsworth, P. M., van den Berg, C., Madriñán, S., Petersen, G. & et al. 2007. A proposal for a standardised protocol to barcode all land plants. *Taxon* 56:295-299.

- Cheang, C. C., Chu, K. H. & Ang, P. O. 2008. Morphological and genetic variation in the populations of *Sargassum hemiphyllum* (Phaeophyceae) in the northwestern Pacific. *J. Phycol.* 44:855-865.
- Chevillon, C. 2005. Caractérisation des types de fonds et habitats benthiques par système de discrimination acoustique dans le lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. IRD, Rapports de convention, Nouméa.
- Chevillotte, V., Douillet, P., Cabioch, G., Lafoy, Y., Lagabrielle, Y. & Maurizot, P. 2005. Évolution géomorphologique de l'avant-pays du Sud-Ouest de la Nouvelle-Calédonie durant les derniers cycles glaciaires. *C. R. Geosci.* 337:695-701.
- Cho, G. Y., Lee, S. H. & Boo, S. M. 2004. A new brown algal order, *Ishigeales* (Phaeophyceae), established on the basis of plastid protein-coding *rbcL*, *psaA* and *psbA* region comparisons. *J. Phycol.* 40:921-36.
- Cho, G. Y., Lee, S. H. & Boo, S. M. 2007. A new Brown algal order, *Ishigeales* (Phaeophyceae), established on the basis of plastid protein-coding *rbcL*, *psaA*, and *psbA* region comparisons. *J. Phyco.* 40:921 - 936.
- Cho, G. Y., Rousseau, F., De Reviere, B. & Boo, S. M. 2006. Phylogenetic relationships within the Fucales (Phaeophyceae) assessed by the photosystem I coding *psaA* sequences. *Phycologia* 45:512-519.
- Chotigeat, W., Tongsupa, S., Supamataya, K. & Phongdara, A. 2004. Effect of Fucoidan on Disease Resistance of Black Tiger Shrimp. *Aquaculture* 233:23-30.
- Cohen, S., Faugeron, S., Martinez, E. A., Correa, J. A., Viard, F., Destombe, C., and Valero, M., 2004. Molecular identification of two sibling species under the name *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta, Gracilariales). *J. Phycol.* 40: 742-747.
- Coppejans, E., De Clerck, O. & Leliaert, F. 2001. Marine brown algae (Phaeophyta) from the north coast of Papua New Guinea, with a description of *Dictyota magneana* sp. nov. *Cryptogam. Algol.* 22:15-40.
- Coppejans, E., De Clerck, O. & Van den heede, C. 1995. Annotated and illustrated survey of the marine macroalgae from Motupore Island and vicinity (Port Moresby area, Papua New Guinea). II. Phaeophyta. *Belg. J. Bot.* 128:176-197.
- Cordero, J.P.A. 1981. Eco-morphological observation of the genus *Sargassum* in central Philippines, including notes on their biomass and bed determination. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, Manila, pp. 399-409.
- Cosson J., 1999. On the progressive disappearance of *Laminaria digitata* on the coasts of Calvados (France). *Cryptogam. Algol.* 20 (1): 35-42.
- Couvelard, X., 2007. Structure et dynamique des jets barotropes créés par les îles du Pacific Sud-Ouest. Thèse de doctorat, Université de Toulouse III, France, 229 pp.
- Couvelard, X., Marchesiello, P., Gourdeau, L. & Lefèvre, J. 2008. Barotropic zonal jets induced by south west Pacific Island. *J. Phys. Oceanogr.* 38(10):2185-2204.
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Oudot-Le Secq, M.-P., Stam, W. T. & Olsen, J. L. 2006. A mtDNA- based phylogeny of the brown algal genus *Fucus* (Heterokontophyta; Phaeophyta). *Mol. Phyl. Evol.* 39:209-222.
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Stam, W. T. & Olsen, J. L. 2007. Hybridization and introgression in a mixed population of the intertidal seaweeds *Fucus evanescens* and *F. serratus*. *J. Evol. Biol.* doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01411.
- Coyer, J. A., Peters, A. F., Hoarau, G., Stam, W. T. & Olsen, J. L. 2002. Inheritance patterns of ITS1, chloroplasts and mitochondria in artificial hybrids of the seaweeds *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Phaeophyceae). *Eur. J. Phycol.* 37:173-178.
- Coyer J. A., Peters A. F., Stam W. T. & Olsen J. L. 2003. Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucaceae) populations in Northern Europe. *Mol. Ecol.* 12: 1817-1829.
- Coyer, J. A., Smith, G. J. & Andersen, R. A. 2001. Evolution of *Macrocystis* spp. (Phaeophyceae) as determined by ITS-1 and ITS-2 sequences. *J. Phycol.* 37:574-585.
- Critchley, A. T., Farnham, W. F. & Morrell, S. L. 1983. A chronology of the new European sites of attachment for the invasive brown alga, *Sargassum muticum*, 1973-1981. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 63:799-811.
- Critchley, A. T., Farnham, W. F., Yoshida, T. & Norton, T. A. 1990. A Bibliography of the invasive alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Fucales; Sargassaceae). *Bot. Mar.* 33: 551-562.
- Cronquist, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.

## D

- Dar, A., Baig, H. S., Saifullah, S.M., Ahmad, V.U., Yasmeen, S. & Nizamuddin, M. 2007. Effect of seasonal variation on the anti-inflammatory activity of *Sargassum wightii* growing on the N. Arabian Sea coast of Pakistan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 351:1-9.
- Darwin, C. R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st edition. John Murray, London, 440 pp.
- Davis, T. A., Volesky, B. & Mucci, A. 2003. A review of the biochemistry of heavy metal biosorption by brown algae. *Wat. Res.* 37:4311-4330.

- Davis, T. A., Volesky, B. & Vieira, V. H. S. F. 2000. *Sargassum* seaweed as biosorbent for heavy metals. *Wat. Res.* 34:4270-4278.
- Dawson, E. Y., Acleto, C. & Foldvik, N. 1964. Seaweeds of Peru. *Nova Hedwigia* 13:1-111.
- De Clerck, O., Leliaert, F., Verbruggen, H., Lane, C. E., De Paula, J. C., Payo, D. A. & Coppejans, E. 2006. A revised classification of the *Dictyoteae* (Dictyotales, Phaeophyceae) based on *rbcL* and 26S ribosomal DNA sequence analyses. *J. Phycol.* 42:1271-1288.
- De Ruyter van Steveninck, E. D. & Bak, R. P. M. 1986. Changes in abundance of coral-reef bottom components related to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34:87-94.
- De Toni, G. B. 1895. *Sylloge Algarum omnium hucusque cognitarum*, vol. 3. *Fucoïdes Praemonitus*. Patavii, 638 pp.
- De Wreede, R. E. 1976. The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii. *Phycologia* 15:175-83.
- De Wreede, R. E. & Jones, E. C. 1973. New records of *Sargassum hawaiiensis* (Sargassaceae, Phaeophyta), a deep water species. *Phycologia* 12:59-62.
- Deyscher, L., Norton T.A. 1982. Dispersal and colonisation in *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 56: 179-195.
- Diaz-Villa, T., Afonso-Carrillo, J. & Sanson, M. 2007. Distinctive morphological features of *Sargassum desfontainesii* (Fucales, Phaeophyceae). *Cryptogam. Algal.* 28(4): 325-335
- Dickie, G. 1877. Note on algae from the island of Mangaia, South Pacific. *J. Linn. Soc., Bot.* 15:30-3.
- Dillehay, T. D., Ramirez, C., Pino, M., Colins, M. B., Rossen, J. & Pino-Navarro, J. D. 2008. Monte Verde: seaweed, food, medicine and the peopling of South America. *Science* 320:784-786.
- Doty, M. S. 1954. Distribution of the algal genera *Rhipilia* and *Sargassum* in the Central Pacific. *Pac. Sci.* 13(3):367-368.
- Doty, M. S. & Newhouse, J. 1966. Three new species of the Phaeophyta from Hawaii. *Occasional Papers Bernice Pauahi Bishop Museum, Honolulu*, 23: 139-46.
- Draisma, S. G. A., Peters, A. F. & Fletcher, R. L. 2003. Evolution and taxonomy in the Phaeophyceae: effects of the molecular age on brown algal systematics. *British Phycological Society* 87-102.
- Draisma, S. G. A., Prud'homme van Reine, W. F., Stam, W. T. & Olsen, J. L. 2001. A reassessment of phylogenetic relationships within the Phaeophyceae based on Rubisco large subunit and ribosomal DNA sequences. *J. Phycol.* 37:586-603.
- Dugeon, S. & Petraitis, P. 2005. First year demography of the foundation species, *Ascophyllum nodosum*, and its community implications. *Oikos* 109:405-415.
- Durand, C., Manuel, M., Boudouresque, C.F., Meinez, A., Verlaque, M. & Le Parco, Y., 2002. Molecular data suggest a hybrid origin for the invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *J. Evol. Biol.*, 15: 122-133.

## E

- Endler, J. A. 1984. Book Review: *Biogeography* by Brown J. H. & Gibson A. C. (1983). *Syst. Zool.* 33(2):249-250.
- Engel, C., Billard, E., Voisin, M. & Viard, F. 2008. Conservation and polymorphism of mitochondrial intergenic sequences in brown algae (Phaeophyceae). *Eur. J. Phycol.* 43(2):195-205.
- Engel, C. R., Daguin, C. & Serrão, E. A. 2005. Genetic entities and mating system in hermaphroditic *Fucus spiralis* and its close dioecious relative *F. vesiculosus* (Fucaceae, Phaeophyceae). *Mol. Ecol.* 14:2033-46.
- Engelen, A. H., 2004. Flexibility without compromise - Population biology of the brown seaweed *Sargassum polyceratum*. PhD thesis, University of Groningen, Netherlands, 180 pp.
- Engelen, A., Aberg, P., Olsen, J. L., Stam, W. T. & Breeman, A. M. 2005. Effects of wave exposure and depth on biomass, density and fertility of the fucoid seaweed *Sargassum polyceratum* (Phaeophyta, Sargassaceae). *Eur. J. Phycol.* 40(2):149-158.
- English, S., Wilkinson, C. & Baker, V. 1997. Survey manual for tropical marine resources, 2nd edn. Australian Institute of Marine Science, Townsville.

## F

- Fama, P., Olsen, J. L., Stam, W. T. & Procaccini, G. 2000. High levels of intra- and inter-individual polymorphism in the rDNA ITS1 of *Caulerpa racemosa* (Chlorophyta). *Eur. J. Phycol.* 35:349-356.
- Farlow, W. G. 1914. The vegetation of the Sargasso Sea. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 53:257-262.
- Faye, E. J., Wei Wang, H., Kawaguchi, S., Shimada, S. & Masuda, M. 2004. Reinstatement of *Grateloupia subpectinata* (Rhodophyta, Halymeniaceae) based on morphology and *rbcL* sequences. *Phycol. Res.* 52:59-67.

- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la végétation marine del la Méditerranée. La côte des Albères. *Revue Algologique* 10: 1-139.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-91.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts, 664 pp.

## G

- Garbary, D. J., Oliviera, J. C., Scagel, R. F. & Villeneuve, S. 1991. Notes and distribution records for the marine algae of Fiji. *Micronesica* 24(2): 249-260.
- Garrigue, C. & Tsuda, R. T. 1988. Catalog of the benthic algae from New Caledonia. *Micronesica* 268:53-70.
- Gavino, C. & Trono, Jr. 1992. The genus *Sargassum* in the Philippines. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 3. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 43-94.
- Gillespie, R. D. & Critchley, A. T. 1997. Morphometric studies of *Sargassum* spp. from Reunion Rocks, KwaZulu-Natal, South Africa. I. Receptacle studies. *S. afr. J. Bot.* 63: 356–362.
- Gillespie, R. D. & Critchley, A. T. 2001. Assessment of spatial and temporal variability of three *Sargassum* species (Fucales, Phaeophyta) from KwaZulu-Natal, South Africa. *Phycol. Res.* 49 (3):241–249.
- Godoy, E. A. S. & Coutinho, R. 2002. Can artificial beds of plastic mimics compensate for seasonal absence of natural beds of *Sargassum furcatum*? *J. Mar. Sc.* 59:S111-S115
- Goldberg, N. A. & Huisman, J. M. 2004. *Sargassum kendrickii* (Fucales, Phaeophyceae), a new species of subgenus *Phyllotrichia* from southern Australia. *Bot. Mar.* 47:424-430.
- Greville, R. K. 1848. *Algae orientales*: Descriptions of new species belonging to the genus *Sargassum*. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2*, 2: 203-206, 274-277, 431-434.
- Greville, R. K. 1849. *Algae orientales*: Descriptions of new species belonging to the genus *Sargassum*. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2*, 3: 106-109, 216-219, 254-257, 503-506.
- Greville, R. K. 1850. *Algae orientales*: Description of new species belonging to the genus *Sargassum*. *Trans. Bot. Soc. Edinburg* 3:85-102.
- Grunow, A. 1868. Algae. In Krempelhuber, J., Reichardt, H. W., Mettenius, G. & Milde, J. [Eds] *Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair*. Botanischer Theil, vol. 1. Erster Band. K. K. Hofund Staatsdruckerei, Vienna, pp.1-104.
- Grunow, A. 1874. Algen der Fidschi-, Tonga- und Samoa-Inseln, gesammelt von Dr. E. Graeffe. *Journal des Museums*, Hamburg, 3: 23-50.
- Grunow, A. 1915. *Additamenta ad cognitionem Sargassorum*. *K. K. Zool. Bot. Gesell Verhandl*, Vienna, 65:329-448.
- Grunow, A. 1916a. *Additamenta ad cognitionem Sargassorum*. *K. K. Zool. Bot. Gesell Verhandl*, Vienna, 66:1-48.
- Grunow, A. 1916b. *Additamenta ad cognitionem Sargassorum*. *K. K. Zool. Bot. Gesell Verhandl*, Vienna, 66:136-185.
- Guindon, S. & Gascuel, O. 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* 52(5):696-704.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2007. AlgaeBase version 4.2. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, <http://www.algaebase.org>; searched on 05 June 2007.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2008. AlgaeBase version 4.2. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, <http://www.algaebase.org>; searched on 13 June 2008.

## H

- Hall, T. A. 1999. *BioEdit*: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/nt. *Nucleic Acids Symposium Series* 41:95-8.
- Harris, J. G. & Harris, M. W. 1994. *Plant identification terminology: An illustrated glossary*. 1st ed. Spring Lake Publishing, Spring Lake, 197 pp.
- Harvey, W. H. 1834. Notice of a collection of algae, communicated to Dr. Hooker by the late Mrs. Charles Telfair, from "Cap Malheureux", in the Mauritius; with descriptions of some new and little known species. *Journal of Botany [Hooker]* 1:147-157.
- Harvey, W. H. 1859. Characters of new algae, chiefly from Japan and adjacent regions, collected by Charles Wright in the North Pacific exploring expedition under Captain John Rodgers. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 4: 327-334.
- Hayden, H. S., Blomster, J., Maggs, C. A., Silva, P. C., Stnhope, M.J. & Waaland, J. R. 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *Eur. J. Phycol.* 38:277-294.
- Heads, M. 2005. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. *Cladistics* 21:62-78.



- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S.L. & deWaard, J.R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *The Royal Society* 270:313-321.
- Hey, J. 2006. On the failure of modern species concepts. *Trends Ecol. Evol.* 21:447-50.
- Ho, C. L., Phang, S.M. & Pang, T. 1995. Molecular characterisation of *Sargassum polycystum* and *Sargassum siliquosum* (Phaeophyta) by polymerase chain reaction (PCR) using random amplified polymorphic DNA (RAPD) primers. *J. Appl. Phycol.* 7:33-41.
- Hoarau, G. J. A. Coyer, J. H. Veldsink, W. T. Stam & Olsen, J. L. 2007. Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus*. *Mol. Ecol.* 16: 3606-3616.
- Holmgren, P. K. & Holmgren, N. H. 1998 [continuously updated]. *Index Herbariorum*: A global directory of public herbaria and associated staff. Botanical Garden, New York, <http://sweetgum.nybg.org/ih/>.
- Hommersand, M. H. & S. Fredericq. 2002. Biogeography of the red seaweeds of the South African west coast: a molecular approach. *Proceedings XVIIth International Seaweed Symposium*, pp. 325-336. Oxford University Press.
- Hong, D. D., Hien, H. M. & Son, P. M. 2007. Seaweeds from Vietnam used for functional food, medicine and biofertilizer. *J. Appl. Phycol* 19:817-826.
- Howe, M. A. 1914. The marine algae of Peru. *Mem. Torrey Bot. Club* 15:1-185.
- Howe, M. A. 1932. Marine algae from the Islands of Panay and Negros (Philippines) and Niuafoou (between Samoa and Fiji). *J. Washington Acad. Sci.* 22: 167-170.
- Huelsenbeck, J. P., & F. R. Ronquist 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17(8):754-755.
- Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of the Caribbean coral reef. *Science* 265:1547-1551.
- Huisman, J. M. & Walker, D. I. 1990. A catalogue of the marine plants of Rottnest Island, Western Australia, with notes on their distribution and biogeography. *Kingia* 1:349-459.
- Hurtado, A., Ragaza, A. 1999. *Sargassum* studies in Currimaao, Ilocos Norte, Northern Philippines, I: Seasonal variation in the biomass of *Sargassum carpophyllum* J. Agardh, *Sargassum ilicifolium* (Turner) C. Agardh and *Sargassum siliquosum* J. Agardh (Phaeophyta, Sargassaceae). *Bot. Mar.* 42:321-325
- Hutchings, P., Payri C., Gabrie, C. 1994. The current status of coral reef management in French Polynesia. *Mar. Pollut. Bull.* 29: 26-33.

## J

- Jacquet, S., Delesalle, B., Torréton, J. P. et al. 2006. Response of phytoplankton communities to increased anthropogenic influences (southwestern lagoon, New Caledonia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 320:65-78
- Jokiel, P. & Martinelli, F.J., 1992. The vortex model of coral biogeography. *J. Biogeogr.* 19:449-458.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Meinesz, A. & Boudouresque, C. F. 1998. Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172:275-280.
- Jupin, A., 1989. *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. Propositions de solutions de lutte mécanique. Rapp. Ifremer DIT/EGE/89/, 96 pp.

## K

- Kalugina-Gutnik, A. A., Perestenko, L. P., Titlyanova, T. V. 1992. Species composition, distribution and abundance of algae and seagrasses of the Seychelles islands. *Atoll Res. Bull.* 369: 1-65.
- Kawai, H., Sasaki, H., Maeda, Y. & Arai, S. 2001. Morphology, life history, and molecular phylogeny of *Chorda rigida*, sp. nov. (Laminariales, Phaeophyceae) from the Sea of Japan and the genetic diversity of *Chorda filum*. *J. Phyco.* 37: 130-142.
- Keeling, P. J., Burger, G., Durnford, D. G., Lang, B. F., Lee, R. W., Pearlman, R. E., Roger, A. J., and Gray, M. W. Gray 2005. The tree of eucaryotes. *Trends in evolution* 20(12): 670-676.
- Kendrick, G. A. 1993. *Sargassum* beds at Rottnest Island: species composition and abundance. In: Wells FE, Walker DI, Kirkman H, Lethbridge R (eds) Proceedings of the fifth International Marine Biological Workshop Western Australian Museum, Perth, 1993
- Keser, M., Swenarton, J. T. & Foertch, J. F. 2005. Effects of thermal input and climate change on growth of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyceae) in eastern Long Island Sound (USA). *J. Sea Res.* 54:211-220.
- Kessler, W. S. & Gourdeau, L. 2007. The annual cycle of circulation of the southwest subtropical Pacific, analysed in an ocean GCM. *J. Phys. Oceanogr.* 37(6):1610-1627.
- Kilar, J. A. & Hanisak, M. D. 1989. Phenotypic variability in *Sargassum polyceratum* (Fucales, Phaeophyta). *Phycologia* 28: 491-500.

- Kilar, J. A., Hanisak M. D. & Yoshida, T. 1992. On the expression of phenotypic variability: why is *Sargassum* so taxonomically difficult? In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 3. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 95-117.
- Kilar, J. A., Norris, J. N. 1988. Composition, export, and import of drift vegetation on a tropical, plant-dominated, fringing-reef platform (Caribbean Panama). *Coral Reefs* 7:93-103
- Knowlton, N. & Weigt, L. A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265: 2257-2263.
- Kogame, K., Horiguchi, T. & Masuda, M. 1999. Phylogeny of the order Scytosiphonales (Phaeophyceae) based on DNA sequences of *rbcL*, partial *rbcS*, and partial LSU nr DNA. *Phycologia* 38: 496-502.
- Kogame, K., Uwai, S., Shimada, S. & Masuda, M. 2005. A study of sexual and asexual populations of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) in Hokkaido, northern Japan, using molecular marker. *Eur. J. Phycol.* 40:313-22.
- Komatsu T., Mikami, A., Boissier, E., Sagawa, T., Tanoue, H., Ajisaka, T. & Sakanishi, Y., 2008. Possible change in seaweed distribution in East Asia under a particular scenario of global warming. In: Valdés L., Peterson W. and Church J. (eds), *Effects of Climate Change on the World's Oceans*, **International Symposium May 19-23, 2008, Gijón, Spain (in press)**.
- Kooistra, W. H. C. F., Stam, W. T., Olsen, J. L. & Hoek, C. van den 1992. Biogeography of *Cladophoropsis membranacea* (Chlorophyta) based on comparisons of nuclear rDNA ITS sequences. *J. Phycol.* 28: 660-668.
- Kooistra, W. H. C. F. & Verbruggen, H. 2005. Genetic patterns in the calcified tropical seaweeds *Halimeda opuntia*, *H. distorta*, *H. hederacea* and *H. minima* (Bryopsidales, Chlorophyta) provide insights in species boundaries and inter-oceanic dispersal. *J. Phycol.* 41:177-187.
- Kumar, S., Tamura, K. & Nei, M. 2004. MEGA3: Integrated Software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and Sequence Alignment Briefings. *Bioinformatics* 5:150-63.
- Kützing, F. T. 1843. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange ... Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser*. Brockhaus, F. A., Leipzig, 428 pp.
- Kützing, F. T. 1849. *Species algarum*. Brockhaus, F. A., Leipzig, 922 pp.
- L**
- Labrosse, P., Fichez, R., Farman, R. et al.. 2000. New Caledonia. In: Sheppard C (ed) *Seas at the Millenium: An Environmental Evaluation*, vol 2. Elsevier Science, Amsterdam, pp723-736
- Ladd, H. S. 1960. Origin of the Pacific island molluscan fauna. *Am. J. Sci.*, 258 (A): 137-150.
- Laing, R. M. 1900. A list of the seaweeds of Norfolk Island. *Transactions of the New Zealand Institute* 33:299-301.
- Lapointe, B. E. 2005. A comparison of nutrient-limited productivity of *Sargassum natans* of neritic vs. oceanic waters of the western north Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 40:625-633.
- Leclerc, M. C., Barriel, V., Lecointre, G. & de Reviere, B. 1998. Low divergence in rDNA ITS sequences among five species of *Fucus* (Phaeophyceae) suggests a very recent radiation. *J. Mol. Evol.* 46:115-120.
- Leite, F. P. & Turra, A. 2003. Temporal variation in *Sargassum* biomass, *Hypnea* epiphytism and associated fauna Brazilian. *Archives of Biol. and Technol.* 46(4):665-671.
- Lerasle, N. 1998. Variabilité de la circulation océanique de surface dans l'océan Indien équatorial au cours des derniers 150 000 ans. Thèse de doctorat, Université de Paris 06, Paris, 166 pp.
- Levring, T. 1960. A list of marine algae from Rennell Island. *The Natural History Of Rennell Island, British Solomon Islands* 3: 121-125.
- Lewis, J. A. 1985. *Checklist and bibliography of benthic marine macroalgae recorded from northern Australia. II. Phaeophyta*, report MLR-R-962. Department of Defence, Melbourne, Victoria, 40 pp.
- Lindauer, V. W., Chapman, V. J. & Aiken, M. 1961. The marine algae of New Zealand. Part II: Phaeophyceae. *Nova Hedwigia* 3: 129-350.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum. Laurentius Salvius*, Stockholm, 1200 pp.
- Lobban, C. S. & Harrison, P. J. 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 366 pp.
- Lobban, C. S. & Tsuda, R. T. 2003. Revised checklist of benthic marine macroalgae and seagrasses of Guam and Micronesia. *Micronesica* 35-36: 54-99
- Lovell, E. & Tamata, B. R. 1996. Algal proliferation on Balavu reef, Ovalau Island. Causes, consequences and recommendations. Report No. 90, University of the South Pacific, Institute of Applied Sciences Environment Fiji, Suva, 31 pp.
- Lucas, A. H. S. 1935. The marine algae of Lord Howe Island. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 60:194-232.
- Lucas, A. H. S. 1936. *The seaweeds of South Australia. Part I: Introduction and the green and brown seaweeds*. Government Printer, Adelaide, 106 pp.

Luning, K. & Freshwater, W. 1988. Temperature tolerance of northeast Pacific marine algae. *J. phycol.* 24: 310-315.

## M

- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Macaya, E. C., Boltaña, S., Hinojosa, I. A., Macchiavello, J. E., Valdivia, N. A., Buschmann, A., Vásquez, J. A., Alonso Vega, J. M. & Thiel, M. 2005. Presence of Sporophylls in floating kelp rafts of *Macrocystis* spp. (Phaeophyceae) along the Chilean Pacific Coast. *J. Phycol.* 41:913-922.
- Maes, C., Gourdeau, L., Couverlard, C. & Ganachaud, A. 2007. What are the origins of the Antarctic Intermediate Waters transported by the North Caledonian Jet? *Geophys. Res. Lett.* 34:doi:10.1029/2007GL031546.
- Maes, C., Vega, A. & Sudre, J. 2007. Hydroclimatic conditions in the southwest Pacific Ocean. *Doc. Sci. Tech.* (2)7: 51-61.
- Magruder, W. H. 1988. *Sargassum* (Phaeophyta, Fucales, Sargassaceae) in the Hawaiian Islands. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species*, vol. 2. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 65-87.
- Maier, I., Clayton, M. N. 1993. Quantitative evaluation of erotactin secretion in eggs of *Hormosira banksii* (Fucales, Phaeophyceae). *Botanica Acta*, 106: 344-349.
- Maier, I., Wenden, A., Clayton, M. N. 1992. The movement of *Hormosira banksii* (Fucales, Phaeophyta) spermatozoids in response to sexual pheromone. *J. Exp. Bot.* 43: 1651-1657.
- Mallet, J. 1995. A species definition for the Modern Synthesis. *Tree* 10:294-299.
- Manhart, J. R. & McCourt, R. M. 1992. Molecular data and species concepts in the algae. *J. Phycol.* 28:730-37.
- Martinez, E., Maamaatuaiahutapu, K., Payri, C. and Ganachaud, A. 2007. *Turbinaria ornata* invasion in the Tuamotu Archipelago, French Polynesia: ocean drift connextivity. *Coral Reefs* 26:79-86.
- Masuda, M., Ajisaka, T., Kawaguchi, S., Quang Nang, H. & Huu Dinh, N. 1993. The use of *Sargassum mcclurei* as medical tea in Vietnam. *Japanese J. Phyco.* 41:39-42.
- Mattio, L., 2004. Etude préliminaire de la diversité du genre *Sargassum* (Phaeophyta, Fucales) en Nouvelle-calédonie. Evaluation des difficultés taxonomiques. Rapport de DU, Université Aix-Marseille II, 43 pp.
- Mattio, L. 2006a. Inventaire des algueraies de l'îlot Larégnère et Baie Ste Marie avec mention particulière au genre *Sargassum*. Rapport ZoNéCo/IRD, Avril, 25 pp.
- Mattio, L. 2006b. Typologie des algueraies de l'îlot Larégnère et Baie Sainte Marie. Rapport ZoNéCo/IRD, Juillet, 20 pp.
- Mattio, L. 2007. Revision of the brown algae genus *Sargassum* (Phaeophyceae, Fucales) in Fiji (South Pacific). Rapport de convention (IRD/Ambasse de France à Suva), Nouméa, 31 pp.
- Mattio, L., Dirberg, G., Payri, C. E. & Andréfouët, A. 2008a. Diversity, biomass and distribution pattern of *Sargassum* beds in the South West Lagoon of New Caledonia (South Pacific). Proc. 19<sup>th</sup> ISS, *J. Appl. Phycol.* 20:811-823 (présenté au Chapitre III.3.2 de ce manuscrit).
- Mattio, L. & Payri, C. E. 2007. Biodiversité des algues brunes (sargasses) des lagons et récifs néo-calédoniens. Rapport de convention (IRD/MOM), Nouméa, 72 pp.
- Mattio, L. & Payri, C. E. *accepté a*. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from New Caledonia based on morphological and molecular analyses. *J. Phycol.* (présenté au Chapitre III.3.1 de ce manuscrit).
- Mattio, L., Payri, C. E. & Stiger-Pouvreau, V. 2008b. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from French Polynesia based on morphological and molecular analyses. *J. Phycol.* 44:1541-1555 (présenté au Chapitre III.2.1 de ce manuscrit).
- Mattio, L., Payri, C. E. & Verlaque, M. *sous presse*. Taxonomic revision and geographic distribution of subgenus *Sargassum* (Fucales, phaeophyceae) in the western and central Pacific islands based on morphological and molecular analyses. *J. Phycol.* 45(5) (présenté au Chapitre III.2.2 de ce manuscrit).
- Mattio, L., Payri, C. E., Verlaque, M. & Reviers de, B. *accepté b*. Taxonomic revision of *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* (Fucales, Phaeophyceae). *Taxon* (présenté au Chapitre III.1.1 de ce manuscrit).
- May, V. 1953. Some marine algae from New Caledonia collected by Mrs. R.Catala. *Contrib. N.S.W. Natl. Herb.* 2:38-66.
- May, V. 1966. Further records of algae from New Caledonia collected by Mrs. R. Catala. *Contrib. N.S.W. Natl. Herb.* 4:17-18.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, 797 pp.
- McClanahan, T. R., Nugues, M., Mwachireya, S. 1994. Fish and sea urchin herbivory and competition in Kenyan coral reef lagoons: the role of reef management. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 184(2):237-254.
- McCook, L. J. & Diaz-Pulido, G. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23:225-233.

- McCook, L. J. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 18:357-367.
- McCook, L. J., Price, I. R. & Klumpp, D. W. 1997. Macroalgae on the GBR: causes or consequences, indicators or models of reef degradation ? In Lessios, H. A. & Macintyre, I. G. [Ed.] *Proc 8th Int Coral Ref Sym.* Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, pp. 1851-1856.
- McCourt, R. M. 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74:141-156.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Burdet, H. M., Demoulin, V., Hawksworth, D. L., Marhold, Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J. H. & Turland, N. J. [eds.] 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the seventeenth International Botanical Congress, Vienna, Austria, July 2005.
- Megumi, E., Kitayama, T., Watanabe, K., Inagaki, Y., Hayashi-Ishimaru, Y. & Ohama, T. 1999. Comprehensive molecular phylogenetic analysis of a heterokont alga (NIES 548) using genes from all three cellular compartments. *Phycol. Res.* 47:225-31.
- Mellin, C., Kulbicki, M. & Ponton, D. 2007. Seasonal and ontogenetic patterns of habitat use in coral reef fish juveniles. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 75:481-491.
- Mertens, H. 1819. Mémoire sur plusieurs espèces de *Fucus*, nouvelles ou peu connues, observées dans la collection du Muséum. *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris* 5:172-190.
- Millar, A. J. K. 1999. Marine benthic algae of Norfolk Island, South Pacific. *Aust. Syst. Bot.* 12:479-547.
- Millar, A. J. K. & Kraft, G. T. 1994. Catalogue of marine brown algae (Phaeophyta) of New South Wales, including Lord Howe Island, South-western Pacific. *Aust. Syst. Bot.* 7:1-46.
- Miller, K. A., Engle, J. M., Uwai, S. & Kawaii, H. 2007. First report of the Asian seaweed *Sargassum filicinum* Harvey (Fucales) in California, USA. *Biol. Invasions* 9:609-13.
- Miller, K.A., Garske, L. & Edgar, G. 2007. *Sargassum albermarlense*, *S. galapagense*, *S. setifolium*, *S. templetonii*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. 04 Février 2009.
- Miller, M. W., Hay, M. E., Miller, S. L., Malone, D., Sotka, E. E. & Szmant, A. M. 1999. Effects of nutrients versus herbivores on reef algae: a new method for manipulating nutrients on coral reefs. *Limnol. Oceanogr.* 44:1847-1861.
- Montaggioni, L. F. 2005. History of Indo-Pacific coral reef systems since the last glaciation: Development patterns and controlling factors. *Earth-Science Reviews* 71:1-75.
- Montagne, C. 1842. Troisième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles. Décades V, VI, VII et VIII. *Ann. Sci. Nat. Bot Ser.* 2, 18:241-282.
- Montagne, C. 1843. Centurie I-IX de plantes cellulaires nouvelles tant indigènes qu'exotiques. Century 4. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 250 pp.
- Montagne, C. 1845. Plantes cellulaires. In Hombron, J. B. & Jacquinot, H. [Ed] *Voyage au Pôle Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée pendant les années 1837-1838-1839-1840, sous le commandement de M. J. Dumont-d'Urville. Botanique, vol. 1. Plantes cellulaires.* Gide et C<sup>ie</sup>, Paris, pp. 1-349.
- Mosley, L. M. & Aalbersberg, W. G. L. 2003. Nutrient levels in sea and river water along the 'Coral Coast' of Viti Levu, Fiji. *S. Pac. J. Nat. Sci.* 21, 35-40.
- Mukai, H. 1971. The phytal animal on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the *Sargassum* region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar. Biol.* 8:170-182.
- Müller, D. G. & Eichenberger, W. 1995. Crossing experiments, lipid composition, and the species concept in *Ectocarpus siliculosus* and *E. fasciculatus* (Phaeophyceae, Ectocarpales). *J. Phycol.* 31: 173-6.
- Mumby, P. J., Green E. P. & Clark C. D. 1998. Digital analysis of multispectral airborne imagery of coral reefs. *Coral Reefs* 17:59-69.
- Mumby, P., Green, J. & Edwards, A. J. 1997. Measurement of seagrass standing crop using satellite and digital airborne remote sensing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 159:51-60.
- Murase, N., Kito, H. & Mizukami, Y. 2000. Productivity of *Sargassum macrocapum* (Phaeophyta, Fucales) in Fukawa Bay, Sea of Japan. *Fish. Sci.* 6:270-277.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

## N

- N'Yeurt, A. D. R. 1996. A preliminary floristic survey of the benthic marine algae of Rotuma Island. *Aust. Syst. Bot.* 9:361-490.
- N'Yeurt, A. D. R. 2001. Marine algae from the Suva Lagoon and reef, Fiji. *Aust. Syst. Bot.* 14:689-869.

- N'Yeurt, A. D. R. & Payri, C. E. 2004. A preliminary annotated checklist of the marine algae and seagrasses of the Wallis Islands (French Overseas Territory of Wallis and Futuna), South Pacific. *Aust. Syst. Bot.* 17:367-97.
- N'Yeurt, A. D. R. & Payri, C. E. 2006. Marine algal flora of French Polynesia I. Phaeophyceae (Ochrophyta, brown algae). *Cryptogam. Algol.* 27:111-52.
- N'Yeurt, A. D. R. & Payri, C. E. 2007. Marine algal Flora of French Polynesia. II. Chlorophyceae (green algae). *Cryptogam. Algol.* 28:33-88.
- N'Yeurt, A. D. R. & South, G. R. 1997. Biodiversity and biogeography of benthic marine algae in the Southwest Pacific, with specific reference to Rotuma and Fiji. *Pacific Science* 51:18-28.
- N'Yeurt, A. D. R., South, G. R. & Keats, D. W. 1996. A revised checklist of the benthic marine algae of the Fiji Islands, South Pacific (including the island of Rotuma). *Micronesica* 29:46-98.
- Nelson, W. A. 1999. A revised checklist of marine algae naturalised in New Zealand. *N. Z. J. Bot.* 37: 355-359.
- Nelson, W. A. & Adams, N. M. 1984. The marine algae of the Kermadec Islands - a list of species. *Misc. Ser. Nat. Mus. NZ* 10:1-29.
- Nelson, W. A. & Adams, N. M. 1987. Marine algae of the Bay of Islands area. *Misc. Ser. Nat. Mus. NZ* 16:1-47.
- Nelson, W. A., Adams, N. M. & Hay, C. H. 1991. Marine algae of the Chatham Islands. *Misc. Ser. Nat. Mus. NZ* 23:1-58.
- Nguyen, H. D. 1986. *Species et formae algarum marinarum novae e Vietnam septentrional.* *Nov. Syst. Plant. Non. Vasc.* 23:79-85 (In Russian).
- Nguyen, H. D. 1997. *Sargassaceae in Vietnam, Resource and utility.* Agriculture Publishing House, Hochiminh City, 200pp. (in Vietnamese).
- Nguyen, H. D. 2002. Two new species of the subgenus *Sargassum* (Fucales, Sargassaceae) from Vietnam. In Abbott, I.A. & McDermid, K.J. [Ed.] *Taxonomy of Economic seaweeds*, vol. 9. University of Hawaii Sea Grant College Program, Honolulu, pp. 73-79.
- Nizamuddin, M. 1962. Classification and the distribution of the Fucales. *Bot. Mar.* 4:191-203.
- Nizamuddin, M., Hiscock, S., Barrat, L. & Ormond, R. F. G. 1993. The occurrence and morphology of *Sargassopsis* gen. nov. (Phaeophyta, Fucales) in southern Oman. *Bot. Mar.* 36: 109-121.
- Noro, T. & Abbott, I. A. 1994. A tentative identification of some specimens of *Sargassum* from the tropical South Pacific. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 4. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 33-4.
- Noro, T., Ajisaka, T. & Yoshida, T. 1994. Species of *Sargassum* subgenus *Sargassum* (Fucales) with compressed primary branches. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economics seaweeds*, vol. 4. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 23-31.
- Noro, T., Ajisaka, T. & Yoshida T. 1995. *Sargassum henslowianum* var. *condensatum* Yamada in Japan: a synonym of *Sargassum yendoi* Okamura et Yamada. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 5. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 3-9.
- Norton, T. A. 1977. Ecological experiments with *Sargassum muticum*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 57:33-43.
- Norton, T. A. 1992. Dispersal by macroalgae. *British Phycological Journal*, 27: 293-301.
- Norton, T. A. & Fetter, R. 1981. The settlement of *Sargassum muticum* propagules in stationary and flowing water. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 61:929-940.

## O

- Okamura, K. 1932. The distribution of marine algae in Pacific waters. *Records of Oceanic works in Japan* 4:30-150.
- Olsen, J. L. 1990. Nucleic acids in algal systematics. *J. Phycol.* 26: 209-214.
- Olsen, J. L., Valero, M., Meusnier, I., Boele-Bos, S. & Stam, W. T. 1998. Mediterranean *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa mexicana* (Chlorophyta) are not conspecific. *J. Phycol.* 34:850-856.
- Ornellas, A. B. & Coutinho, R. 1998. Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of a tropical fish assemblage in a seasonal *Sargassum* bed, Cabo Frio Island, Brazil. *J. Fish. Biol.* 53(A):198-208.
- Oudot-Le Secq, M. P., Kloareg, B. & Loiseaux-de Goër, S. 2002. The mitochondrial genome of the brown alga *Laminaria digitata*: a comparative analysis. *Eur. J. Phycol.* 37:163-172.
- Oudot-Le Secq, M. P., Loiseaux-de Goër, S., Stam, W. T. & Olsen, J. L. 2006. Complete mitochondrial genomes of the three brown algae (Heterokonta: Phaeophyceae) *Dictyota dichotoma*, *Fucus vesiculosus* and *Desmarestia viridis*. *Curr. Genet.* 49:47-58.

## P

- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist* 100:65-75.
- Palumbi, S. R. 1992. Marine speciation on a small planet. *Trends Ecol. Evol.* 7:114-118.
- Palumbi, S. R. 1997. Molecular biogeography of the Pacific. *Coral Reefs*, 16: S47-S52.

- Pavia, H., Cervin, G., Lindgren, A. & Aberg, P. 1997. Effects of UV-B radiation and simulated herbivory on phlorotannins in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 157:139-146.
- Payri, C. E. 1987. Zonation and seasonal variation of the commonest algae on Tiahura reef (Moorea Island, French Polynesia). *Bot. Mar.* 30:141-9.
- Payri, C. E. 2007. Revised checklist of marine algae (Chlorophyta, Rhodophyta and Ochrophyta) and seagrasses (Marine Angiosperma) of New Caledonia. *Doc. Sci. Tech.* (2)7: 95-112.
- Payri, C., Andréfouët, S., Mattio, L. & Dirberg, G., 2006. *Typologie des algueraies à sargasses et leurs cartographies par méthodes optiques et acoustiques*. Rapport de convention ZoNéCo/IRD, Science de la Mer, série Biologie Marine, Nouméa, 77 pp.
- Payri, C. E. & Naim, O. 1982. Variations entre 1971 et 1980 de la biomasse et de la composition des populations de macroalgues sur le récif corallien de Tiahura (île de Moorea, Polynésie Française). *Cryptogam. Algol.* 3:229-240.
- Payri, C. E. & N'Yeurt, A. D. R. 1997. A revised checklist of Polynesian benthic marine Algae. *Aust. Syst. Bot.* 10:867-910.
- Payri, C. E. & Richer de Forges, B. 2007. Compendium of marine species of New Caledonia. *Doc. Sci. Tech.* II7(2), Noumea, 435 pp.
- Payri, C. E. & Stiger, V. 2001. Macroalgal community changes on French Polynesian reefs, 1980-2000. *Phycologia* 40(4) Suppl.: 111.
- Payton, I. J., Fenner, M. & Lee, W. G. 2002. Keystone species: the concept and its relevance for conservation management in New Zealand. *Science for Conservation* 203:1-29.
- Pelletier, B. 2007. Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. *Doc. Sci. Tech.* (2)7: 19-26.
- Peters, A. & Ramirez, M. E. 2001. Molecular phylogeny of small brown algae, with special reference to the systematic position of *Caepidium antarcticum* (Adenocystaceae, Ectocarpales). *Cryptogam. Algol.* 22 (2):187-200.
- Pham-Hoang, H. 1967. Contribution à l'étude des algues littorales du Vietnam I: Le genre *Sargassum*. *Ann. Fac. Sci. Saigon* 1967:259-332.
- Phang, S.-W. & Yoshida, T. 1997. *Sargassum stolonifolium* Phang et Yoshida *sp. nov.* from Penang Island, Peninsular Malaysia. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 6. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 61-73.
- Phillips, J. A. & Price, I. R. 1997. A catalogue of Phaeophyta (brown algae) from Queensland, Australia. *Aust. Syst. Bot.* 10:683-721.
- Phillips, N. 1995. Biogeography of *Sargassum* (Phaeophyta) in the Pacific basin. In Abbott I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 5. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 107-44.
- Phillips, N. 1998. Molecular phylogenetic analysis of the pan-pacific genus *Sargassum*. PhD dissertation, University of Hawaii. Honolulu. 227 pp.
- Phillips, N., Burrowes, R., Rousseau, F., Reviers de, B. & Saunders, G. W. 2008. Resolving evolutionary relationships among the brown algae using chloroplast and nuclear genes. *J. Phycol.* 44:394-405.
- Phillips, N., Calhoun, S., Moustafa, A., Bhattacharya, D. & Braun, E. L. 2008a. Genomic insights into evolutionary relationships among heterokont lineages emphasizing the Phaeophyceae. *J. Phycol.* 44:15-18.
- Phillips, N. & Fredericq, S. 2000. Biogeographic investigations of the pan-tropical genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) with respect to Gulf of Mexico species. *Gulf Mex. Sci.* 2000(2):77-87.
- Phillips, N., Smith, C. & Morden, C. W. 2005. Testing systematic concepts of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) using portion of the *rbcLS* operon. *Phycol. Res.* 53:1-10.
- Pinto Padilha, F., Pessôa de França, F. & da Costa, A. C. A. 2005. The use of waste biomass of *Sargassum* sp. for the biosorption of copper from simulated semiconductor effluents. *Bioresour. Technol.* 96:1511-1517.
- Plouguerné, E., Hellio, C., Deslandes, E., Véron, B., Bremer, G. & Stiger-Pouvreau, V. 2008. Anti-microfouling activities in extracts of two invasive algae: *Grateloupia turuturu* and *Sargassum muticum*. *Bot. Mar.* 51:202-208.
- Plouguerné, E., Le Lann, K., Connan, S., Jechoux, G., Deslandes, E. & Stiger-Pouvreau V. 2006. Spatial and seasonal variation in density, reproductive status, length and phenolic content of the invasive brown macroalga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt along the coast of Western Brittany (France). *Aquat. Bot.* 85:337-344.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Gretchen, D., Castilla, J. C., Lubchenco, J. & Paine, R. T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Preskitt, L., Vroom, P. & Smith, C., 2004. A rapide ecological assessment (REA) quantitative survey method for benthic algae using photocadrats with scuba. *Pac. Sci.* 58(2): 201-209.

- Prud'homme van Reine, W. F. 2002. *Sargassum* C. Agardh. In Prud'homme van Reine, W. F. & Trono, G. C. [Ed.] *Plant resources of South-East Asia* No. 15(1). *Cryptogams: Algae*. Prosea Foundation, Bogor, p. 240-246.
- Prud'homme van Reine, W. F. & Trono Jr., G. C. [Eds.] 2002. *Plant resources of South-East Asia*. *Cryptogams: Algae*, no. 15(1). Prosea Foundation, Bogor, 318 pp.

## R

- Ramírez, M. E. & Santelices, B. 1991. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. *Monografías Biológicas* 5:1-437.
- Reinbold, T. 1913. *Sargassum*. In: Weber-van Bosse, A. [Ed.] *Liste des algues du Siboga, I. Myxophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae avec le concours de M. Th. Reinbold*. Librairie et imprimerie E.J. Brill, Leide, p. 151-172.
- Reviere de, B. 2002. *Biologie et phylogénie des algues, Tome 1*. Editions Belin, Paris, 352 pp.
- Reviere de, B. 2003. *Biologie et phylogénie des algues, Tome 2*. Editions Belin, Paris, 255 pp.
- Ridgway, K.R., Godfrey, J.S., Meyers, G. & Bailey, R. 1993. Sea level response to the 1986-1987 El Niño-Southern Oscillation event in the western Pacific in the vicinity of Papua New Guinea. *J. Geophys. Res.* 98:16387-16395.
- Riegl, B., Moyer, R. & Morris, L. 2005. Distribution and seasonal biomass of drift macroalgae in the Indian River Lagoon (Florida, USA) estimated with acoustic seafloor classification (QTCView, Echoplus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 326:89-104.
- Robba, L., Russell, S. J., Barker, G. L. & Brodie, J. 2006. Assessing the use of the mitochondrial cox1 marker for use in DNA barcoding of red algae (Rhodophyta) *Am. J. Bot.* 93:1101-1108.
- Rohfritsch, A., 2006. Approches phylogénétique et phylogéographiques du genre *Turbinaria* (Phaeophyceae). Contribution à l'étude de la structure génétique des populations de *Turbinaria ornata* en Polynésie française. Thèse de doctorat, Université de Polynésie française, Papeete, 251 pp.
- Rohfritsch, A., Payri, C. E., Stiger, V. & Bonhomme, F. 2007. Molecular and morphological relationships between two closely related species, *Turbinaria ornata* and *T. conoides* (Sargassaceae, Phaeophyceae). *Biochem. Syst. Ecol.* 35:91-8.
- Rossier, O. & Kulbicki, M. 2000. A comparison of fish assemblages from two types of algal beds and coral reefs in the south-west lagoon of New Caledonia. *Cybium* 24:3-26.
- Rousseau, F., Burrowes, R., Peters, A. F., Kuhlenskamp, R. & Reviere de, B. 2001. A comprehensive phylogeny of the Phaeophyceae based on nrDNA sequences resolves the earliest divergences. *C.R. Academie des Sciences de Paris* 324:305-319.
- Rousseau, F., Leclerc, M. C. & Reviere de, B. 1997. Molecular phylogeny of European Fucales (Phaeophyceae) based on partial large-subunit rDNA sequence comparisons. *Phycologia* 36:438-446.
- Rousseau, F. & Reviere de, B. 1999. Phylogenetic relationships within the Fucales (Phaeophyceae) based on combined partial SSU + LSU rDNA sequence *Eur. J. Phycol.* 34:53-64.

## S

- Saitou, N. & Nei, M. 1987. The Neighbor-Joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4:406-425.
- Santelices, B. & Abbott, I. A. 1987. Geographic and marine isolation: an assessment of the marine algae of Easter Island. *Pacific Science* 41:1-20.
- Saraswathi, S. J., Babu, B. & Rengasamy, R. 2003. Seasonal studies on the alginate and its biochemical composition I: *Sargassum polycystum* (Fucales), Phaeophyceae. *Phycol. Res.* 51:240-243.
- Saunders, G. W. 2005. Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 360:1879-1888.
- Schaffelke, B. 1999. Particulate organic matter as an alternative nutrient source for tropical *Sargassum* species (Fucales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 35:1150-1157.
- Schander, C. & Willassen, E. 2005. What can biological barcoding do for marine biology. *Mar. Biol. Res.* 1:79-83.
- Schiffner, V. 1934. *Acystis*, eine neue gattung der Sargassaceen und über einige algen aus dem Roten Meere. *Hedwigia* 74: 115-118.
- Serrão, E. A., Alice, L. A. & Brawley, S. H. 1999. Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS. *J. Phycol.* 35:382-394.
- Setchell, W. A. 1924. American Samoa: Part I. Vegetation of Tutuila Island. *Publications of the Carnegie Institution of Washington* 20:165-167.
- Setchell, W. A. 1926. Tahitian Algae collected by Setchell, W. A., Setchell, C. B and Parks, H. E.. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 12:94-7.
- Setchell, W. A. 1931. Hong-Kong seaweeds II. Sargassaceae. *Hong-Kong nat. supp.* 2:237-253.

- Setchell, W. A. 1933. Hong-Kong seaweeds III. Sargassaceae. *Hong-Kong nat. supp.* 2:33-49.
- Setchell, W. A. 1935a. Geographic elements of the marine flora of the North Pacific Ocean. *Am. Nat.* 69:560-577.
- Setchell, W. A. 1935b. The Templeton Crocker Expedition to western Polynesian and Melanesian islands, 1933. Some marine plants of south-eastern Melanesia. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 21: 259-75.
- Setchell, W. A. 1935c. Hong Kong seaweeds, IV. Sargassaceae. *Hong-Kong nat. supp.* 4: 24 .
- Setchell, W. A. 1936. Hong Kong Seaweeds, V. Sargassaceae. *Hong-Kong nat. supp.* 5: 1-20, 8 plates.
- Setchell, W. A. 1937. The Templeton Coker expedition of California Academy of Sciences, 1932. Report on the *Sargassums*. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 22: 127-58.
- Setchell, W. A. & Gardner, N. L. 1924. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The Marine Algae. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 12:731-40.
- Shears, N. T. & Babcock, R. C. 2002. Marine reserves demonstrate top-down control of community structure on temperate reefs. *Oecologia* 132:131-142.
- Sheng, P. X., Ting, Y. P. & Chen, J. P. 2004. Sorption of lead, copper, cadmium, zinc and nickel by marine algal biomass: characterization of biosorptive capacity and investigation of mechanisms. *J. Coll. Int. Sc.* 275:131-141.
- Sherwood, A. R. & Presting, G. G. 2007. Universal primers amplify a 23S rDNA plastid marker in eukaryotic algae and cyanobacteria. *J. Phycol.* 43(3): 605-608.
- Silva, P. C., Basson, P. W. & Moe, R. L. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. University of California Publication in Botany, Los Angeles, 1259 pp.
- Sivasankari, S., Venkatesalu, V., Anantharaj, M. & Chandrasekaran, M. 2006. Effect of seaweed extracts on the growth and biochemical constituents of *Vigna sinensis*. *Bioresour. Technol.* 97:1745-1751.
- Sjöstedt, L. G. 1924. Ein neues *Sargassum* von der Osterinsel. In Skottsberg C. [Ed.] *Natural History of Juan Fernandez and Easter Island*. Almqvist and Wiksells publishers, Uppsala., 2: 311-14.
- Skelton, P. A. & South, G. R. 1999. A preliminary checklist of the benthic marine algae of the Samoan Archipelago. The University of South Pacific Marine studies Technical Report 99/1, University of the South Pacific, Suva, 30 pp.
- Skelton, P. A. & South, G. R. 2002. Annotated catalogue of the benthic marine algae of the Palolo Deep National Marine Reserve of Samoa. *Aust. Syst. Bot.* 15:135-179.
- Skelton, P. A. & South, G. R. 2004. New records and notes on marine benthic algae of American Samoa - Chlorophyta & Phaeophyta. *Cryptogam. Algal.* 25:291-312.
- Smit, A. J. 2004. Medicinal and pharmaceutical uses of seaweed natural products: A review. *J. Appl. Phycol.* 16:245-262.
- Soe-Htun, U. & Yoshida, T. 1986. Studies on morphological variations in *Sargassum cristaefolium* C. Agardh (Phaeophyta, Fucales). *Jpn. J. Phycol.* 34: 275-281.
- Sonder, G. 1845. *Nova algarum genera et species, quas in itinere ad oras occidentales Novae Hollandiae, collegit.* L. Priess, Ph. Dr. *Botanische Zeitung* 3:49-57.
- Sonder, O. G. 1871. Die Algen des tropischen Australiens. *Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften herausgegeben von dem Naturwissenschaftlichen Verein in Hamburg* 5(2):33-74 (in German).
- South, G. R. 2003. Seaweeds of American Samoa. Report, Department of Marine & Wildlife Resources Government of American Samoa, Pago Pago, 103 pp.
- South, G. R. & Skelton, P. A. 2003. Catalogue of the marine benthic macroalgae of the Fiji Islands, South Pacific. *Aust. Syst. Bot.* 16:689-758.
- South, G. R., Skelton, P. A. & Yoshinaga, A. 2001. Subtidal benthic marine algae of the Phoenix Islands, Republic of Kiribati, Central Pacific. *Bot. Mar.* 44:559-570.
- South, G. R. & Yen, S. 1992. Notes on the benthic marine algae of Nauru, Central Pacific. *Micronesica* 25(1): 123-131.
- Staehr, P. A., Pedersen, M. F., Thomsen, M. S., Wernberg, T. & Krause-Jensen, D. 2000. Invasion of *Sargassum muticum* in Limfjorden (Denmark) and its possible impact on the indigenous macroalgal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207:79-88.
- Stiger, V. 1997. Contribution à l'étude de la biologie des populations de deux grandes algues brunes *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh et *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell, proliférant sur les récifs de Polynésie française. Thèse de doctorat, Université de la Polynésie française, Tahiti, 269 pp.
- Stiger, V., Deslandes, E. & Payri, C. E. 2004. Phenolic contents of two brown algae, *Turbinaria ornata* and *Sargassum mangarevense* on Tahiti (French Polynesia): interspecific, ontogenic and spatio-temporal variations. *Bot. Mar.* 47:402-409.
- Stiger, V., Horiguchi, T., Yoshida, T., Coleman, A. W. & Masuda, M. 2000. Phylogenetic relationships of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyceae) with reference to a taxonomic revision of the section *Phyllocystae* based on ITS-2 nrDNA sequences. *Phycol. Res.* 48:251-60.



- Stiger, V., Horiguchi, T., Yoshida, T., Coleman, A. W. & Masuda, M. 2003. Phylogenetic relationships inferred from *ITS-2* nrDNA comparisons within the genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from the Pacific basin, with an emphasis on the taxonomic subdivision of the genus. *Phycol. Res.* 51:1-10.
- Stiger, V. & Payri, C. E. 1999a. Spatial and seasonal variations in the biological characteristics of two invasive brown algae, *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh and *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell (Sargassaceae, Fucales) spreading on the reefs of Tahiti (French Polynesia). *Bot. Mar.* 42:295-306.
- Stiger, V. & Payri, C. E. 1999b. Spatial and temporal patterns of settlement of the brown macroalgae *Turbinaria ornata* and *Sargassum mangarevense* in a coral reef on Tahiti. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 191:91-100.
- Stirk, W. A. & van Staden, J. 2000. Removal of heavy metals from solution using dried brown seaweed material. *Bot. Mar.* 43:467-473.
- Stuessy, T. F., & König, C. 2008. Patrocladistic classification. *Taxon* 57: 594-601.
- Szmant, A. M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* 25:743-766.

## T

- Tamura, K. D. J., Nei, M. & Kumar, S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.* 24:1596-1599.
- Tanaka, M. O. & Leite, F. P. 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Martens) Martius: analysis of faunal group, gammarid life habits, and assemblage structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 293(1): 1-22.
- Tatarenkov, A., Jönsson, R. B., Kautsky, L. & Johannesson, K. 2007. Genetic structure in populations of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) over spatial scales from 10 m to 800 km. *J. Phycol.* 43:675-685.
- Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expeditions, vol. 12. University of Southern California Press, Los Angeles, 518 pp.
- Tenorio, R. R. B., Le Borgne, R. & Rodier, M. 2005. The impact of terrigenous inputs on the bay of Ouinné (New Caledonia) phytoplankton communities: A spectrofluorometric and microscopic approach. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 64:531-545.
- Terawaki, T., Nozawa, K. & Shinmura, I. 1983. Studies on morphogenesis in the early stages of *Sargassum* (Phaeophyceae, Fucales). IV. *Sargassum duplicatum*. *Jpn. J. Phycol.* 31: 190-195.
- Terawaki, T., Yoshikawa, K., Yoshida, G., Uchimura, M. & Iseki, K. 2003. Ecology and restoration techniques for *Sargassum* beds in the Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Poll. Bull.* 47:198-201.
- Thibaut, T., Pinedo, S., Torras, X. & Ballesteros, E. 2005. Long-term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira* spp. and *Sargassum* spp.) in the Albères coast (France, North-western Mediterranean). *Mar. Poll. Bull.* 50:1472-1489.
- Thivy, F. & Chauhan, V. D. 1964. *Sargassum johnstonii* Setchell & Gardner, a new record for the Indian Ocean region. *Hydrobiologia* 23: 292-299.
- Trevisan, V. B. A. 1843. Memoria sopra una nuova classificazione delle alghe. Atti della quarta riunione degli scienziati italiani [Padova, 1842] pp. 328-335.
- Trono, G. C. 1992. The genus *Sargassum* in the Philippines. In: Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 3. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 43-94.
- Tseng, C. K. 1985. *Sargassum* sect. *Phyllocystae* sect. nov., a new section of subgenus *Bactrophyucus*. In Abbott, I.A. and Norris, J.N. (eds.), *Taxonomy of economic seaweed with reference to some Pacific and Caribbean species*, vol. 1. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 15.
- Tseng, C. K. & Lu B. 1992a. Studies on the malacocarpic *Sargassum* of China I. *Fructilifaerae* J. Agardh. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 3. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 5-10.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1992b. Studies on the malacocarpic *Sargassum* of China II. *Racemosae* J. Agardh. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 3. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 11-34.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1995a. Studies on the glomerulate *Sargassum* of China I. The series *Binderiana*. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 5. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 67-74.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1995b. Studies on the glomerulate *Sargassum* of China II. The species group *Swartzia*. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 5. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 75-92.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1995c. Studies on the glomerulate *Sargassum* of China III. The species group *Binderia*. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 5. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 93-106.

- Tseng, C. K. & Lu, B. 1997a. Studies on the bisserulic *Sargassum* of China I. Taxonomy of the subsection *Bisserulae*. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 6. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 3-7.
- Tseng, C. K. & Lu B. 1997b. Studies on the glomerulate *Sargassum* of China IV. Series of *Platyrcarpae*. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 6. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 9-25.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1979. Studies on the Sargassaceae of the Xisha Islands, Guangdong Province, China. II. *Studia Marina Sinica* 15:1-12.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1988. Studies on the Chinese species of zygozarpic *Sargassum*. In Abbott, I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 2. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 23-54.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 1999. Studies on the bisserulic *Sargassum* of China: II. The series *Coriifoliae* J. Agardh. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 7. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 3-22.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 2002a. Studies on the bisserulic *Sargassum* of China: III. On *Sargassum parvifolium* (Turner) C. Agardh, with a note on the classification of *Bisserulae*. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 8. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 3-8.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 2002b. Studies on the bisserulic *Sargassum* of China: IV. The series *Plagiophyllae* Tseng et Lu. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 8. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 11-33.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 2002c. Studies on the bisserulic *Sargassum* of China: V. The series *Ilicifoliae* (J. Agardh) Tseng et Lu. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 8. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 35-76.
- Tseng, C. K. & Lu, B. 2002d. Some new species and records of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) from the China Sea. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 8. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 135-148.
- Tseng, C. K., Yoshida, T. & Chiang, Y. M. 1985. East asiatic species of *Sargassum* subgenus *Bactrophycus* J. Agardh (Sargassaceae, Fucales), with keys to the sections and species. In Abbott, I.A. and Norris, J.N. (eds.), *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 1. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 1-14.
- Tsuda, R. T. 1971. Morphological, zonal, and seasonal studies of two species of *Sargassum* on the reefs of Guam. In Proceedings of the seventh International Seaweed Symposium, University of Tokyo Press, Sapporo, Japan, pp. 40-44.
- Tsuda, R. T. 1976a. Some marine algae from Pitcairn Island. *Rev. Algol.* 11:325-31.
- Tsuda, R. T. 1976b. Occurrence of the genus *Sargassum* (Phaeophyta) on two Pacific atolls. *Micronesica* 12: 279-282.
- Tsuda, R. T. 1988. *Sargassum* from Micronesia. In Abbott I.A [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 2. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 59-63.
- Tuan, L. A. & J. Hambrey, 2000. Seed supply for grouper cage culture in Khanh hoa, Vietnam. *Aquacult. Asia* 5(2):39-41.
- Turner, D. 1807-1808. Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia. Fuci, or coloured figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus *Fucus*. Vol. 1. col. copp. W.J. Hooker, London, 164 pp.
- Turner, D. 1808-1809. Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia. Fuci, or coloured figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus *Fucus*, Vol. 2. col. copp. W.J. Hooker, London, 162 pp.
- Turner, D. 1809-1811. Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia. Fuci, or coloured figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus *Fucus*, Vol. 3. col. copp. W.J. Hooker, London, 148 pp.
- Turner, D. J., 2004. Effect of sedimentation on the structure of a pheophycean dominated macroalgal community. PhD thesis, University of Adelaide, Adelaide, 191 pp.

## U

- Uwai, S., Arai, S., Marita, T. & Kawai, H. 2007. Genetic distinctness and phylogenetic relationships among *Undaria* species (Laminariales, Phaeophyceae) based on mitochondrial *cox3* gene sequences. *Phycol. Res.* 55(4): 263-271.

## V

- Van den Hoek, C. 1987. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoland Meeresuntersuchungen* 41:261-272.
- Véga, A., Marchesiello, P. & Lefèvre, J., 2006. Atlas hydrodynamique de la Zone Economique Exclusive de la Nouvelle-Calédonie. Rapport de Convention ZoNéCo/IRD, Nouméa, 57 pp.

Verbruggen, H., De Clerck, O., Schils, T., Kooistra W. H. C. F. & Coppejans, E. 2005. Evolution and phylogeography of *Halimeda* section *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Mol. Phyl. Evol.* 37(3):789-803.

Véron, J. (1995). *Corals in Space and Time*. Cornell University Press, New York, 321 pp.

Voisin, M., Engel, C. R. & Viard, F. 2005. Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects. *PNAS* 102:5432-5437.

## W

Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Michel, E., Duplessy, J. C., McManus, J. F., Lambeck, K., Balbon, E. & Labracherie, M. 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews* 21: 295–305.

Wallace, A. L., Klein, A.S. & Mathieson, A.C. 2004. Determining the affinities of salt marsh Fucoids using Microsatellite markers: Evidence of Hybridization and Introgression between two species of *Fucus* (Phaeophyta) in a maine estuary. *J. Phycol.* 40:1013-1027.

Wattier, R. A & Maggs, C. A. 2001. Intraspecific variation in seaweeds: the application of new tools and approaches. *Adv. Bot. Res.* 35: 171-212.

White, W. H., Harborne, A. R. & Sothoran, I. S. 2003. Using an acoustic ground discrimination system to map coral reef benthic classes. *Int. J. Rem. Sens.* 24:2641-2660.

Womersley, H. B. S. 1954. Australian species of *Sargassum*, subgenus *Phyllotrichia*. *Aust. J. Bot.* 2:337-54.

Womersley, H. B. S. 1987. The marine benthic flora of southern Australia South. *Aust. Gov. Print. Div.* 2:418-446.

Womersley, H. B. S. 2004. Additions to the marine algal flora of southern Australia. *Trans. R. Soc. S. Aust.* 128:205-212.

Womersley, H. B. S. & Bailey, A. 1970. Marine algae of the Solomon Islands. *Phyl. Trans. R. Soc. B.*, 259:257-352.

Wondimu, T., Ueno, A., Kanamaru, I., Yamaguchi, Y., McCrindle, R. & Hanaoka, K.-I. 2007. Temperature-dependent extraction of trace elements in edible brown alga hijiki, *Hizikia fusiforme*. *Food Chem.* 104(2): 542-550.

Wright, J. P. & Jones, C. G. 2006. The Concept of Organisms as Ecosystem Engineers Ten Years On: Progress, Limitations, and Challenges. *Bioscience* 56:203-209.

Wynne, M. 2002. *Turbinaria foliosa* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) from the Sultanate of Oman, with a census of currently recognized species in the genus *Turbinaria*. *Phycol. Res.* 50:283-293.

## Y

Yamada, Y. 1956. On the distribution of *Sargassum* on the coast of Japan and its neighbouring regions. In Braarud, T. & Sorensen, N.A. [Ed]. Second International Seaweeds Symposium. Pergamon press, London pp. 218-220.

Yamada, Y. 1938. Notes on some Japanese algae, VIII. *Scientific Papers of the Institute of Algological Research, Faculty of Science, Hokkaido Imperial University* 2: 119-130.

Yamada, Y. 1950. A list of marine algae from Ryukyusho, Formosa I. *Scientific Papers of the Institute of Algological Research, Faculty of Science, Hokkaido University* 3(2):173-194.

Yatsuya, K. 2007. Floating period of Sargassacean thalli estimated by the change in density. *J. Appl. Phycol.* DOI 10.1007/s10811-007-9293-1.

Yendo, K. 1907. The Fucaceae of Japan. *J. Coll. Sci. Tokyo Imp. University* 21(2):1-74.

Yoon, H. S., Hackett, J. D. & Bhattacharya, D. 2002. A single origin of the peridin- and fucoxanthin- containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99(18):11724-11729.

Yoshida, T. 1983. Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* (Phaeophyta, Fucales). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series V (Botany)* 13:99-246.

Yoshida, T. 1987. Notes on the Grunow collection (W) of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* (Phaeophyta, Fucales). *J. Fac. Sci.* 14:73-87.

Yoshida, T. 1989a. Systematics of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae). In H. D. Kumar [Ed.] *Phycotalk*. Rasgoti & company, Subhash Bazar, India, pp. 229-238.

Yoshida, T. 1989b. Taxonomy of *Sargassum*. *The Korean Journal of Phycology* 4:107-110.

Yoshida, T. 1997. Taxonomic and nomenclatural study of *Sargassum duplicatum* Bory and related species. In Abbott, I.A. [Ed], *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 6. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 27-36.

- Yoshida, T., Ajisaka, T., Noro, T. & Horigushi, T. 2004. Species of the genus *Sargassum* subgenus *Schizophycus*. In Abbott, I. A. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweeds*, vol. 9. Hawaii Sea Grant College Program, Honolulu, pp. 93-106.
- Yoshida, T., Nakajima, Y. & Nakata, Y. 1990. Check list of the marine algae of Japan. *Jpn. J. Phycol.* 38(3):269-320.
- Yoshida, T., Stiger, V. & Horiguchi, T. 2000. *Sargassum boreale* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) from Hokkaido, Japan. *Phycol. Res.* 48:125-31.
- Yoshida, T., Stiger, V., Ajisaka, T. & Noro, T. 2002. A molecular study of section-level classification of *Sargassum* subgenus *Bactrophycus* (Sargassaceae, Phaeophyta). In Abbott, I.A. & McDermid, K.J. [Ed.] *Taxonomy of economic seaweed*, vol. 8. California Sea Grant College Program, La Jolla, pp. 89-94.

## Z

- Zanardini, G. 1858. *Planatarum in Mari Rubro hucusque collectarum enumeration* (J.A. Fibari). *Mem. Real. 1<sup>st</sup> Ven. Sci. Lette. Art.* 7(2): 209-309.
- Zann, L. P. 1994. The status of coral reefs in south western Pacific islands. *Mar. Poll. Bull.* 29:52-61.
- Zhao, F., Wang, X., Liu, J. & Duan, D. 2007. Population genetic structure of *Sargassum thunbergii* (Fucales, Phaeophyta) detected by RAPD and ISSR markers. *J. Appl. Phycol.* 19:409-416.
- Zubia, M. 2003. La valorisation industrielle des algues brunes invasives (Fucales) de Polynésie Française: étude prospective pour lutter contre leur prolifération et contribuer à la gestion durable de l'environnement récifal. Thèse de doctorat, Université de la Polynésie française, Papeete, pp. 297.
- Zubia, M., Payri, C. E. & Deslandes, E. 2003. Chemical composition of attached and drift brown algae, *Sargassum mangarevense* and *Turbinaria ornata* (Phaeophyta: Fucales), from Tahiti (French Polynesia). *Bot. Mar.* 46:562-571.
- Zuccarello, G. C. & West, J. A. 2003. Multiple cryptic species: Molecular diversity and reproductive isolation in the *Bostrychia radicans*/*B. moritziana* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta) with focus on North American isolates. *J. Phycol.*, 39: 948-959.



# ***GLOSSAIRE***

**Acanthocarpique:** du grec *akanta* (=«épine, piquant») et *carpo* (= « fruit »). Organes reproducteurs portant des épines.

**Apex:** sommet.

**Bicuspidé:** du latin *cuspis* (=pointe) avec un préfixe *bi-*, signifie « pourvu de deux saillies en pointes ». En botanique, se dit de certaines tiges aplaties dont les bords sont saillants par opposition à arrondis.

**Carpophylle:** du grec *carpo* (= « fruit ») et *pullon* (= « feuille »). Organes reproducteurs portant des feuilles.

**Clade:** groupe de classification correspondant à un taxon monophylétique.

**Conceptacle:** petite cavité chez les algues brunes dans laquelle se différencient les éléments mâles ou femelles.

**Crampon:** partie basale du thalle qui permet la fixation du thalle au substrat.

**Cryptostomate:** crypte pilifère, petite dépression à la surface de la feuille qui renferme des poils.

**Cryptostomate:** du grec *crypta* (=crypte, caverne) et *stomate*, nom utilisé pour désigner une cavité enfouie dans les tissus du thalle et ouverte vers la surface, uniquement tapissée de poils.

**Cyme:** du latin *cymosus* (= « riche en pousses »). Des cymes sont des organes reproducteurs simples définis (ou sympodiques), aplatis ou arrondis, en panicules.

**Ecomorphe:** forme liée à une écologie.

**Ecomorphie:** variation morphologique en fonction de l'écologie.

**Emender:** du latin *emendavit* (= « a corrigé »), indique qu'un auteur a modifié la définition initiale d'un taxon.

**Glomérule:** du latin *glomerulus* (= « en peloton »). Organes reproducteurs en petits amas denses.

**Haptère:** crampon de fixation.

**Malacocarpique:** du grec *malakos* (=«molesse, mou») et *carpo* (= « fruit »). Organes reproducteurs dont l'aspect peut être qualifié de mou ou verruqueux.

**Marqueur génétique:** séquence d'ADN repérable spécifiquement. La détection d'un marqueur génétique peut s'effectuer par hybridation avec une sonde complémentaire, ou par expression phénotypique.

**Monoïque:** plante (ou algue) portant à la fois des fleurs (ou organes) mâles et femelles.

**Monophylétique:** un groupe d'individus est dit monophylétique quand il contient tous les descendants d'un ancêtre commun.

**Mucron:** protubérance de forme variée généralement à l'apex des vésicules.

**Mutique:** se dit d'une vésicule lorsqu'elle n'a pas de mucron.

**Oogone:** cellule représentant un gamétocyste femelle, contenant une ou plusieurs oosphères.

**Panicule:** organes reproducteurs composés, formant une ou plusieurs grappes sur un axe simple.

**Paraphylétique:** un groupe d'individus est dit paraphylétique s'il est constitué d'un ancêtre et d'une partie, seulement, de sa descendance.

**Phylogénie:** développement progressif, à partir d'une même forme ancestrale, d'une lignée animale ou végétale grâce à toute une série de transformations évolutives.

**Plasticité phénotypique:** variation non génétique en réponse à des facteurs environnementaux.

**Polyphylétique:** se dit de deux groupes d'individus traditionnellement attribués à un même taxon mais qui ne descendent pas directement du même ancêtre.

**Procumbent:** se dit d'un axe couché ou rampant.

**Pseudocarpophylle:** du greg *pseudés* (= « faux, mensonger »), *carpo* (= « fruit ») et *pullon* (= « feuille »). Faux organes reproducteurs carpoxylls.

**Racème:** du latin *racemosus* (= « en grappe »). Organes reproducteurs non branchés regroupés en grappes.

**Réceptacle:** organe reproducteur de l'algue contenant des conceptacles lesquels renferment les gamètes.

**Rétroflexe:** qualifie quelque chose de plié ou incurvé vers l'arrière.

**Sessile:** absence de pédicelle.

**Spéciation:** processus par lequel se forment les espèces.

**Stipe:** axe principal.

**Stolon:** partie rampante, fixée par des rhizoïdes, et sur laquelle se développent les axes dressés.

**Sympatrique:** qualifie les espèces affines, qui ne s'hybrident pas, mais qui vivent dans la même aire géographique ou dont les aires de distribution se recoupent.

**Thalle:** appareil végétatif, correspond à un individu.

**Turbiné:** en forme de toupie, de cône.

**Vésicule:** les vésicules permettent le maintien vertical de l'algue dans le milieu et sa flottaison lorsqu'elle se détache du récif.

**Zygomorphe:** du greg *zygon* (= « attelage, paire ») et *carpo* (= « fruit »). Organes reproducteurs mixtes.

### **Abréviations**

ADN: Acide Désoxyribonucléique

CINB: Code International de Nomenclature Botanique

cox: Cytochrome oxydase

emend.: *emendavit*

f.: forme (*formas*)

gen.: genre (*genus*)

ICBN: International Code of Botanical Nomenclature

rbc: RubisCO

rbcL: RubisCO Large subunit

rbcLS: RubisCO spacer



ITS: Intergenic Transcribed spacer

rbcS: RubisCO Small subunit

sect.: section (*sectio*)

ser.: série (*series*)

sp.: espèce (*species*)

subgen.: sous-genre (*subgenus*)

subsect.: sous-section (*subsectio*)

trib.: tribu (*tribus*)

var.: variété (*varietas*)

# ***ANNEXES***

## 1. Annexe I. Liste des spécimens types examinés (103 taxons)

Taxon	Diagnose	Reference Herbier	Statut	Origine géographique
<i>S. acutifolium</i> Grev.	Greville, 1850: p. 98, 265	LD 2377, E270747	syntypes	India <sup>(b)</sup>
<i>S. albamarlense</i> Taylor	Taylor 1945 p. 118-119	UC-1884254-6, US-56952	syntypes	Ecuador, Galapagos
<i>S. anapense</i> Setch. & Gardn.	Setchell, 1924: p. 165	US 56954, BISH 560771	isotypes	Tuila Is., Samoa
<i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.	Turner, 1807: p. 111-112 ( <i>F. aquifolius</i> )	BM 563434	syntypes	Strait of Sunda, Indonesia
<i>S. berberifolium</i> J. Ag.	J. Agardh, 1848: p. 337	LD 2418, 2436, 2437	syntypes	Admiralty Is. & Australia
<i>S. binderi</i> f. <i>latifolium</i> Sond.	Sonder, 1871: p. 43	TCD 1117	holotype	China sea
<i>S. binderi</i> Sond. ex J. Ag.	J. Agardh 1848, p. 328	TCD 1110-1113a	syntypes	Indonesia and China sea
<i>S. binderi</i> var. <i>angustifolium</i> Sond.	Sonder, 1871: p. 44	TCD 1113b	holotype	China sea
<i>S. binderi</i> var. <i>incisifolia</i> Sond. in Grun.	Grunow, 1915: p. 384	TCD 1116	holotype	China sea
<i>S. biserrula</i> J. Ag.	J. Agardh, 1848: p. 318	TCD 1118	syntype	West Indies
<i>S. boryi</i> C. Ag.	C. Agardh 1824 p. 308	LD-2711, 2712	syntypes	Australia
<i>S. boryi</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>neocaledonica</i> Grun.	Grunow 1915 p. 335	W-1920, 1923, 1924	syntypes	Noumea, Freycinet, Poro
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 304	LD-2306	lectotype	Sri-Lanka
<i>S. carpophyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 304	LD-2291, 2305, 07, 10, PC-AB14324, C-A74842, 43	syntypes	Australia ; China
<i>S. cervicorne</i> Grev.	Greville, 1850: p. 96, 263	E 00279289	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. cheirifolium</i> var. <i>tahitensis</i> Grun.	Grunow 1874 p. 28	W 737	holotype	Tahiti, FP
<i>S. cinctum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 324	LD-2569, 2570	syntypes	Indonesia, Souliperon
<i>S. compactum</i> Bory	Bory, 1828: p. 126-127	PC TA8395	holotype	Concepcion, Chile
<i>S. coriifolium</i> J. Ag. <i>nom illeg.</i>	J. Agardh, 1889: p. 96	E 00270110, 111	syntypes	India <sup>(b)</sup>
<i>S. coriifolium</i> var. <i>echinocarpa</i> (Grev.) Grun.	Grunow, 1915: p. 436	E 00270111	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. coriifolium</i> var. <i>lanceolata</i> (Grev.) Grun.	Grunow, 1915: p. 436	E 00270110	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. cornigerum</i> Sond. ex Grun.	Grunow 1915 p. 443	TCD 1129	syntype	China Sea
<i>S. crassifolium</i> J. Ag.	J. Agardh, 1848: p. 326-327	LD 2416, 2417	syntypes	W Pacific & S Africa
<i>S. crassifolium</i> var. <i>samoensis</i> Grun.	Grunow 1915, p. 390	W 82, 83, 84	syntypes	Samoa, Upolu Is.

<i>S. cristaeifolium</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 13	LD-2451	holotype	Unknown
<i>S. cymosum</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 20	LD 2979,2990	syntypes	Brazil
<i>S. dazhouense</i> Tseng & Lu	Tseng & Lu, 1997c: p. 487	AST 57.5615	holotype	Dazhou Is., China
<i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turm.) C. Ag.	Turner 1809 p. 142-143	BM-562935, 563631	syntypes	North Australia
<i>S. desfontainesii</i> (Trun.) C. Ag.	Turner 1811 p. 130	BM-562938,	holotype	Canary Islands
<i>S. droserifolium</i> Bory	Bory, 1828: p. 129	PC TA8308	syntype	Port Praslin, New Ireland
<i>S. dumosum</i> Grev.	Greville, 1850: p. 92, 259	E 00279290	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. duplicatum</i> Bory	Bory, 1828: p. 127	PC TA8267	syntypes	Pacific <sup>(c)</sup> & Falklands
<i>S. echinocarpum</i> Grev. <i>nom illeg.</i>	Greville, 1850: p. 87, 257	E 00270111	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 327	LD-2392, 2389	syntypes	Hawaii, Ohanu
<i>S. elegans</i> Grev. <i>nom. illeg.</i>	Greville 1850 p. 93	E 00270745	holotype	India
<i>S. filifolium</i> C. Ag.	C. Agardh 1824 p. 305	LD-2737, 2738	syntypes	Western Australia
<i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun.	Grunow in Askenasy 1889 p. 25	TCD-1125	holotype	Australia, Moreton Bay
<i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun. f. <i>glaucophylla</i> Grun.	Grunow 1915 p. 367	W-1626-1631, 1633, PC-AB14564, TA8337	syntypes	Ilot Freycinet
<i>S. fonanonense</i> Setch. & Gardn.	Setchell, 1924: p. 166	BISH 560762	isotype	Tuila Is., Samoa
<i>S. gaudichaudii</i> Mont.	Montagne 1842 p. 249	PC-AB14586, 14587, PC-MA9187, 9188	syntypes	Mauritius, Philippines
<i>S. granuliferum</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 31	LD 3156	holotype	Indian Ocean
<i>S. grevillei</i> J. Ag.	J. Agardh 1848, p. 336	TCD 1114, 1115	syntypes	India and Indonesia
<i>S. hawaiiensis</i> Doty & Newh.	Doty and Newh. 1966 p. 144	BISH 509921	isotype	Hawaii, Oahu
<i>S. herporhizum</i> Setch. et Gardn. <sup>e</sup>	Setchell & Gardner 1924 p. 737	UC 484236, 41, 52, 53	syntypes	Gulf of California
<i>S. heterocystium</i> Mont. <sup>(c)</sup>	Montagne, 1842: p. 250	PC MA9192	holotype	Vietnam
<i>S. howeanum</i> Lucas	Lucas 1935 p. 207	NSW-288857 /NSW-742721	Holotype / isotype	Lord Howe Is.
<i>S. hystrix</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	J. Agardh, 1847: p. 7	C AT1353	lectotype	Campeche bank, Mexico
<i>S. ilicifolium</i> (Turm.) C. Ag.	Turner 1807, p. 113-114 ( <i>F. ilicifolius</i> )	BM 562953	holotype	Strait of Sunda
<i>S. ilicifolium</i> (Turm.) C. Ag. var. <i>compacta</i> Grun. <sup>(c)</sup>	Grunow, 1915: p. 405	PC TA8395, PC AB14704	syntype	Concepcion, Chili, New Caledonia
<i>S. ilicifolium</i> (Turm.) C. Ag. var. <i>venusta</i> Grun. <sup>(c)</sup>	Grunow in Askenasy, 1889: p. 27	TCD 1119	syntype	Singapore, Indonesia

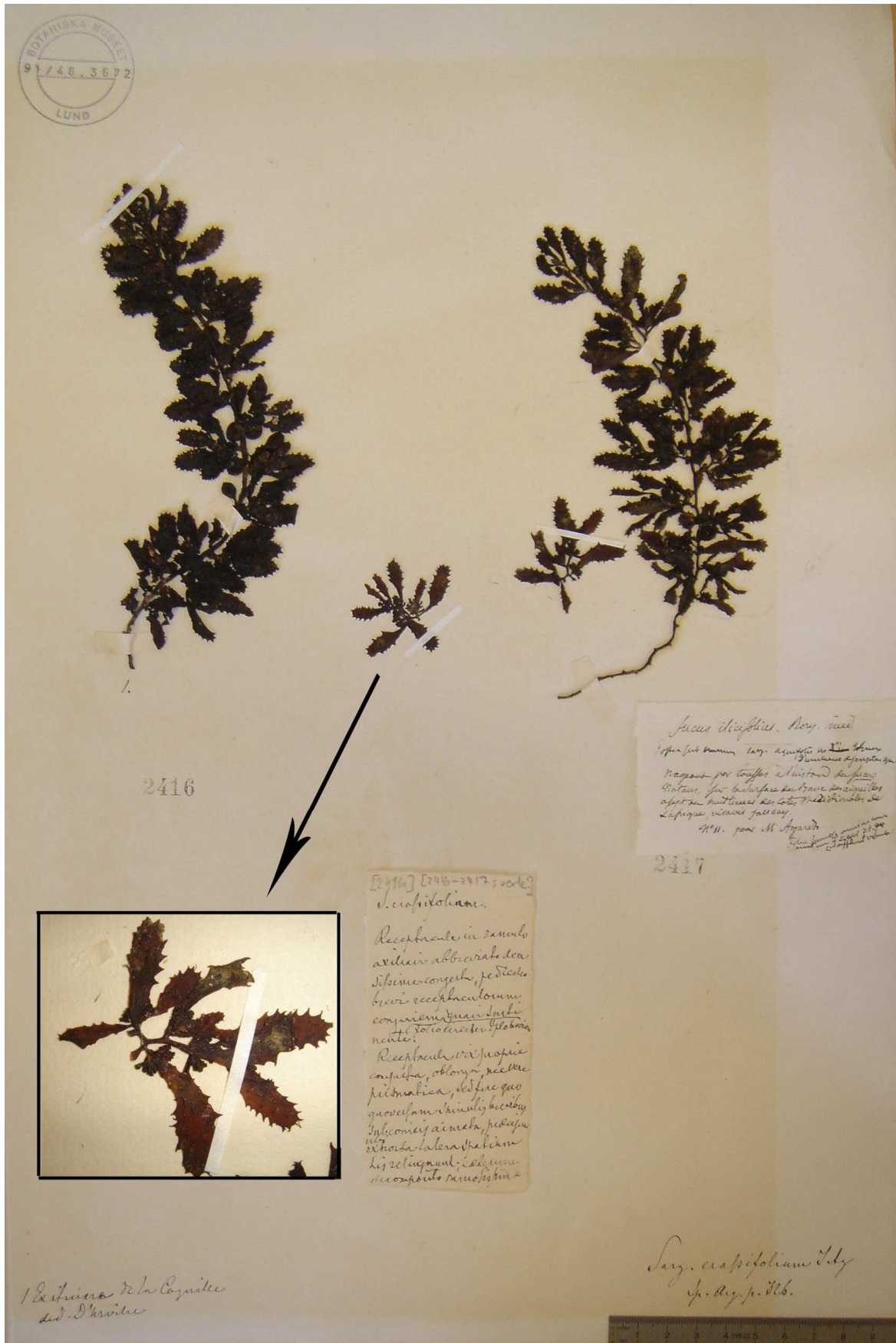
<i>S. lanceolatum</i> Grev. <i>nom illeg.</i>	Greville, 1850: p. 90	E 00270110	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. lophocarpum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 93	TCD-1130, BM-840056	syntypes	Australia, NSW
<i>S. mcclurei</i> Setch. <sup>(c)</sup>	Setchell, 1933: p. 45	US 2222-2224	syntypes	Repulse Bay, Hong-Kong
<i>S. megalocystum</i> Tseng & Lu <sup>(c)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: p. 489	AST 57.516	holotype	Dazhou Is., China
<i>S. myriocystum</i> J. Ag. <sup>c</sup>	J. Agardh 1848, p. 314	LD 2667-70	syntypes	China and Indonesia
<i>S. myriocystum</i> var. <i>elegans</i> Grun.	Grunow 1915 p. 441	E 00270745	holotype	India
<i>S. myriocystum</i> f. <i>horridula</i> Grun.	Grunow 1915 p. 440	W-1053	holotype	Noumea
<i>S. obovatum</i> Harv. <sup>(c)</sup>	Harvey, 1834: p.147	TCD 0076	holotype	Mauritius
<i>S. obtusifolium</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	J. Agardh 1848 p. 339	LD 2810, 2811	syntypes	Hawaii, Oahu
<i>S. obtusifolium</i> var. <i>boraborensis</i> Grun.	Grunow 1916a p. 30	W 2503	holotype	Bora Bora, Tahiti, FP
<i>S. oligocystum</i> Mont.	Montagne 1845 p. 67	PC-ABI4904	holotype	Indonesia, Sumatra
<i>S. oocyste</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	J. Agardh, 1848: p. 317	LD 2618-2624, PC TA8158, 8571, 8573	syntypes	Chile & Moluccas is., New Guinea
<i>S. opacum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889, p. 98	LD 2660, 2663	syntypes	Australia
<i>S. pacificum</i> Bory	Bory 1828 p. 123	PCAB14917	syntype	Chile
<i>S. peronii</i> C. Ag.	C. Agardh 1830 p. 308	PC-ABI4939	holotype	Australia
<i>S. plagiotophyllum</i> Mert. in C. Ag. <sup>(c)</sup>	C. Agardh, 1824: p. 304	PC ABI4948	neotype	Indian Ocean
<i>S. platycarpum</i> Mont. <sup>(c)</sup>	Montagne, 1842: p. 248	PC MA9209	holotype	Martinique
<i>S. polyacanthum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 116	LD-3128, 3129	syntypes	Australia
<i>S. polycystum</i> C. Ag	C. Agardh 1824 p. 304	TCD-1108, 1109	syntypes	Indonesia, Strait of Sunda
<i>S. [polycystum</i> var. ?] <i>horridulum</i> Grun.	Grunow 1874, p. 27	W 2221	holotype	Fiji, Ovalau
<i>S. polyphyllum</i> J. Ag.	J. Agardh 1848 p. 308	LD-2935	holotype	Hawaii
<i>S. polyphyllum</i> var. <i>horridula</i> Grun.	Grunow 1916a, p. 39	W 2221	holotype	Fiji, Ovalau
<i>S. polyporum</i> Mont.	Montagne 1842 p. 250	PC-MA9220	holotype	China, Macao
<i>S. porosum</i> Grev.	Greville, 1850: p. 92, 261	E 00270741	holotype	India <sup>(b)</sup>
<i>S. pyriforme</i> (Poiret) C. Ag. <sup>(c)</sup>	C. Agardh, 1824: p. 298	LD 2777	holotype	Ravak, Moluccas
<i>S. rhyzophorum</i> Tseng & Lu <sup>(c)</sup>	Tseng & Lu, 2002b: p. 18	AST 55.1843 <sup>d</sup>	holotype	Weizhou Is., China
<i>S. sandei</i> Reinb.	Reinbold, 1913: p. 158	L 0055625-28	syntypes	Sunda Is., Indonesia

<i>S. sanyaense</i> Tseng & Lu <sup>(c)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: p. 485	AST 76.1972	holotype	Sanya, China
<i>S. scabripes</i> J. Ag	J. Agardh 1872 p. 52	LD-2725B	holotype	Australia, Edgcombe bay
<i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	Sjöstedt 1924 p. 311	GB 2 specimens	syntypes	Easter Is., Chile
<i>S. spathulaefolium</i> J. Ag. <sup>(c)</sup>	J. Agardh, 1848: p. 330	LD 2769-71	syntypes	India & Indonesia
<i>S. spathulaefolium</i> var. <i>neocaledonica</i> Grun.	Grunow, 1916: p. 22	W 2535, 2536	syntypes	Noumea, New Caledonia
<i>S. spinuligerum</i> Sond.	Sonder 1845 p. 51	MEL-1550995 / MEL-688535	Lectotype / isolectotype	Australia
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>novae zelandiae</i> Grun.	Grunow 1916 p. 160	W-689, 690	syntypes	New Zealand, Auckland
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> (Sond.) J. Ag	J. Agardh 1889 p. 117	LD-3144, 3146	syntypes	Australia, Port Phillip
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>asperrima</i> Grun.	Grunow 1916 p. 161	W-200800319	syntype	Noumea
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>fissifolia</i> f. <i>humilis littoralis</i> Grun.	Grunow 1916 p. 162	W-649, 650	syntypes	Noumea
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>macrophylla</i> (Zanard.) Grun.	Grunow 1916 p. 163	W-631	holotype	Lord Howe Is.
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> f. <i>intermedia</i> Grun.	Grunow 1916 p. 163	W-629, 630	syntypes	Freycinet, Anse Vata
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> Grun.	Grunow 1916 p. 163	W-646	holotype	Ilot Freycinet
<i>S. stenophyllum</i> J. Ag. nom. illeg.	J. Agardh 1848 p. 335	LD-2830-2832	syntypes	Australia
<i>S. stolonifolium</i> Phang et Yoshida	Phang & Yoshida 1997, p. 63	SAP 062135	holotype	Malaysia, Penang Is.
<i>S. stolonifolium</i> Phang et Yoshida	Phang & Yoshida 1997, p. 63	BISH 648981, 982	isotypes	Malaysia, Penang Is.
<i>S. swartzii</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 11	LD 2378	Lectotype	India
<i>S. swartzii</i> C. Ag.	C. Agardh 1820, p. 11	LD 2373, 74, 77	syntypes	Indian Ocean
<i>S. torvum</i> J. Ag.	J. Agardh 1889 p. 107	LD-2930	holotype	Tropical Australia
<i>S. turbinarioides</i> Grun.	Grunow 1915 p. 395	W-164, 165	isotypes	Noumea
<i>S. turbinarioides</i> Grun.	Grunow 1915 p. 395	PC-TA8840, 8841	syntypes	Noumea
<i>S. turbinatiformis</i> Tseng & Lu <sup>(c)</sup>	Tseng & lu, 1979: p. 9	AST 76-1569	holotype	Xisha Is., China
<i>S. verruculosum</i> C. Ag.	C. Agardh 1820 p. 26	PC-ABI5043, 15044	syntypes	Australia
<i>S. wightii</i> Grev. ex J. Ag. <sup>(c)</sup>	Greville in J. Agardh, 1848: p. 329	TCD 1120, 1121	syntypes	India <sup>(b)</sup>
<i>S. yongxingense</i> Tseng & Lu <sup>(c)</sup>	Tseng & Lu, 1997c: p. 483	AST 58-4012	holotype	Xisha Is., China

2. Annexe II. Illustrations de quelques spécimens type choisis



*Fucus aquifolius* Turner (= *Sargassum aquifolium* (Turn.) C. Ag.)  
Turner, 1807 p. 111-112, Syntypes BM 563434, Détroit de la Sonde



*Sargassum crassifolium* J. Agardh (= *Sargassum aquifolium* (Turn.) C. Ag.)  
 J. Agardh 1848 p. 326-327, Syntypes LD 2416 et 2417, Pacifique Ouest et Afrique du Sud





*Sargassum cristaefolium* C. Agardh (= *Sargassum ilicifolium* (Turn.) C. Ag.)  
C. Agardh 1820 p. 13, Holotype LD 2451, localit  type inconnue



*Sargassum duplicatum* Bory de Saint-Vincent (= *Sargassum ilicifolium* (Turner. C. Ag.)  
Bory de Saint-Vincent 1828 p. 127, Syntypes PC TA8267,  
Pacifique (entre Tahiti et la Nouvelle Zélande) et îles Malouines



*Sargassum echinocarpum* J. Agardh (= *Sargassum aquifolium* (Turn.) C. Ag.)  
J. Agardh 1848 p. 327, Syntype LD 2389, île de Oahu, Hawaii



NATIONAL HERBARIUM OF NEW SOUTH WALES (NSW)  
 Royal Botanic Gardens, Sydney

*Sargassum howeanum* A.H.S. Lucas  
**HOLOTYPE** of *Sargassum howeanum* A.H.S. Lucas

Det.: A.H.S. Lucas

Sargassaceae

Loc.: AUSTRALIA NSW Lord Howe Island  
 Lat. 31°33'S Long. 159°05'E Depth:  
 Coll.: F. Perrin & A.H.S. Lucas

Date: Jun 1933

Notes:  
 HOLOTYPE: In Lucas Collection box 109a. This specimen is mirror image in illustration pl. vi, fig. 2, of Lucas 1935. Forming the greater part of the vegetation of the lagoon floor.

Dups. to:

NSW288857

NSW  
 LOAN: 02361

Type Specimen.

*Sargassum*  
*Howeanum*  
 Lucas

Lord Howe Island

010066

National Herbarium of New South Wales HOLOTYPE  
 NSW  
*Sargassum howeanum* Lucas 1935: 207  
 = pl. 6, fig. 2  
 Determinavit: Alan J.K. Millar 5 XI 1988

Lord Howe I

NSW 288857

June 1933  
 Perrin & A.H.S. Lucas

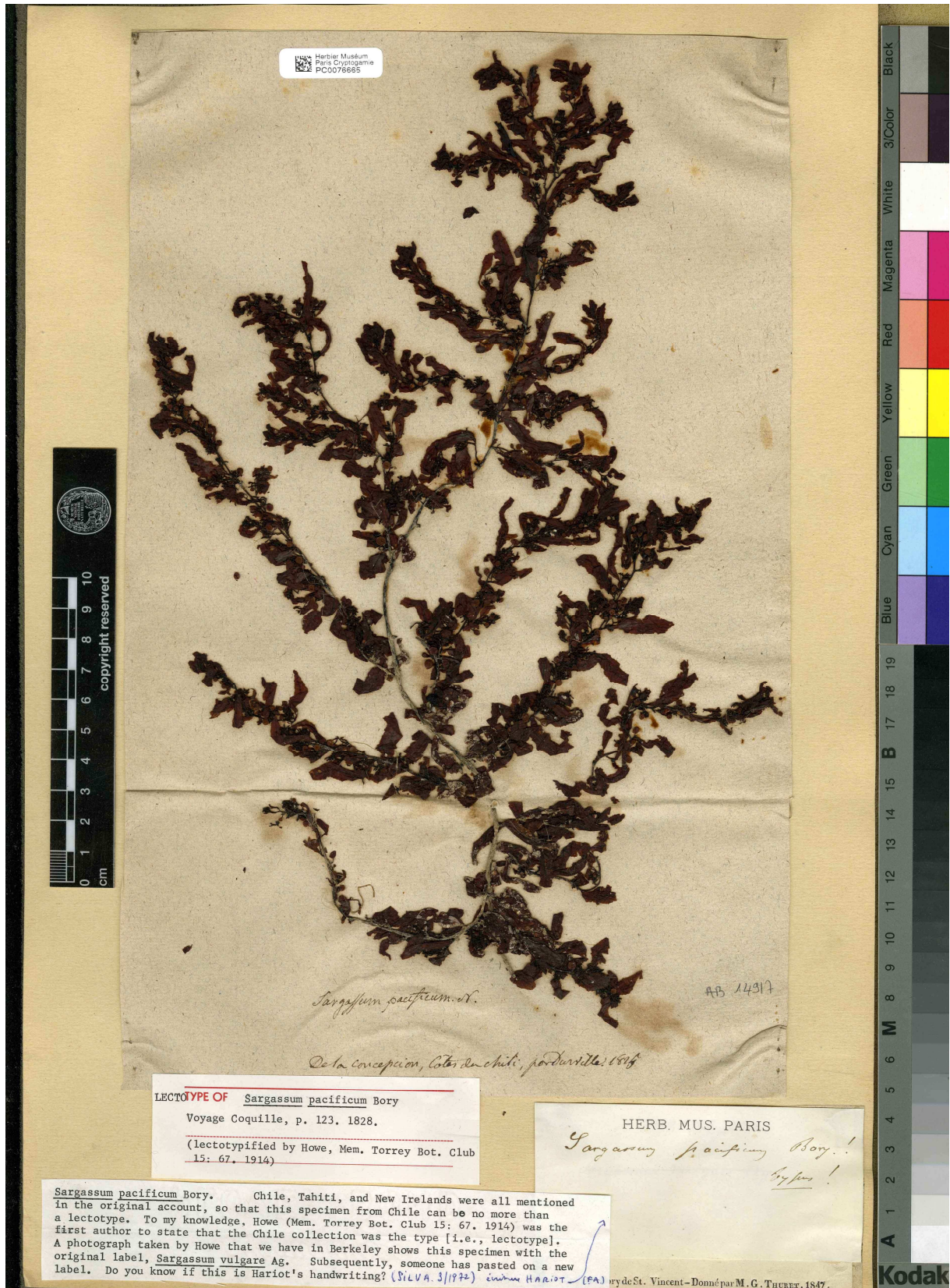
*Sargassum howeanum* Lucas  
 Lucas 1935 p. 207, Holotype NSW 288857, île Lord Howe



*Fucus ilicifolius* Turner (= *Sargassum ilicifolium* (Turn.) C. Ag.)  
Turner 1807 p. 113-114, Holotype BM 562953, Détroit de la Sonde



*Sargassum obtusifolium* J. Agardh  
J. Agardh 1848 p. 339, Syntype LD 2810, île de Oahu, Hawaii



*Sargassum pacificum* Bory de Saint-Vincent  
 Bory de Saint-Vincent 1828 p. 123, Lectotype PC-AB14917, Concepcion, Chili



*Sargassum polycystum* C. Agardh  
C. Agardh 1824 p. 304, Syntype TCD 1109, Détroit de la Sonde





*Sargassum turbinatifolium* Tseng et Lu (= *Sargassum ilicifolium* (Turn.) C. Ag.)  
Tseng et Lu 1979: p. 9, AST 76-1569, îles Xisha, Chine

## 3. Annexe III. Liste des séquences utilisées

Numéros d'herbiers, Références GenBank et sources bibliographiques concernant tous les taxons inclus dans les analyses ADN présentées dans la thèse.

Taxon	N° herbier	Origine <sup>1</sup>	ITS-2	RubisCO	cox3	Sources bibliographiques <sup>2</sup>
<i>S. acinarium</i>	na.	TX	-	AF301227	-	(F)
<i>S. alternato-pinnatum</i>	SAP084974	JP	AB043316	-	-	(J)
<i>S. ammophyllum</i>	SAP085018	JP	AB043505	-	-	(J)
<i>S. aquifolium</i>	UPF 3976	FP, Raivavae	EU100795	EU100809	EU100833	(A) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	Sh01466	HI, Ohau	EU100796	EU100821	EU100835	(A) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD 1531	NC, Ile des Pins	EU100800	EU100808	EU882243	(A) as <i>S. echinocarpum</i> , (C)
<i>S. aquifolium</i>	IRD 1530	S, Salomon Islands	EU100801	-	-	(A) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1557	FJ, Makuluva Is.	EU833431	-	-	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1582	FJ, Navutulevu rf.	EU833432	EU833464	EU833406	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1587	FJ, Navutulevu rf.	-	EU833465	EU833409	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1592	FJ, Kiuva rf.	EU833433	EU833466	EU833411	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1677	S, Nggela ST842	EU833441	EU833463	EU833392	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1668	S, Nggela ST842	EU833442	-	EU833393	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1667	S, Nggela ST842	EU833443	-	-	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1666	S, Nggela ST842	EU833444	-	EU833394	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1662	S, Malaita ST848	EU833445	-	EU833395	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1661	S, Malaita ST848	EU833446	-	EU833396	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1660	S, Malaita ST850	EU833447	EU833462	EU833397	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1656	S, Malaita ST852	EU833448	-	EU833398	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1653	S, Malaita ST852	EU833449	-	EU833400	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1681	Va, Santo	EU833456	EU833476	EU833412	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1682	Va, Santo	EU833455	EU833477	EU833413	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1546	HI, Mahukona	EU833429	-	EU833389	(B) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	IRD1632	HI, Mahukona	EU833430	-	-	(B)
<i>S. aquifolium</i>	WELT-A23190	K, Raoul Is.	EU882250	EU882261	EU882240	(C)
<i>S. aquifolium</i>	WELT-A28413	K, Raoul Is.	EU882251	X <sup>3</sup>	X <sup>3</sup>	(C)
<i>S. aquifolium</i>	IRD1622	NC, Ile des Pins	EU882252	EU882262	EU882241	(C)
<i>S. aquifolium</i>	IRD1624	NC, Ile Nouaré	EU882253	EU882263	EU882242	(C)
<i>S. aquifolium</i>	IRD4009	EI, Ovahe Is.	-	-	EU882244	(C)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3914	NC, Ile des Pins	FJ170431	-	-	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3916	NC, Ile des Pins	FJ170432	-	-	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3927	NC, Baie tortues	FJ170433	-	-	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3925	NC, Ouano	FJ170434	FJ170380	FJ170405	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3948	NC, Prony	-	-	FJ170406	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3949	NC, Prony	FJ170435	FJ170381	FJ170407	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3994	NC, côte oubliée	-	FJ170382	FJ170408	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3928	NC, Ile des Pins	FJ170436	-	FJ170409	(D)
<i>S. aquifolium</i>	IRD3920	NC, île Nouaré	FJ170437	FJ170383	FJ170410	(D)
<i>S. aquifolium</i>	na.	HI	-	AY590501	-	(G) as <i>S. echinocarpum</i>

<i>S. aquifolium</i>	na.	HI	-	AF076689	-	(F) as <i>S. echinocarpum</i>
<i>S. aquifolium</i>	SAP073148	M	AB043116	-	-	(I) as <i>S. binderi</i>
<i>S. aquifolium</i>	SAP073138	Viet	AB043115	-	-	(I) as <i>S. crassifolium</i>
<i>S. aquifolium</i>	SAP073135	JP	AB043117	-	-	(I) as <i>S. crassifolium</i>
<i>S. aquifolium</i>	na.	T	AY315632	-	-	(E) as <i>S. crassifolium</i>
<i>S. aquifolium</i>	na.	T	AY315634	-	-	(E) mis. as <i>S. iticifolium</i> var. <i>conduplicatum</i>
<i>S. autumnale</i>	SAP085033	JP	AB043575	-	-	(J)
<i>S. baccularia</i>	na.	Sing	-	AY518392	-	(G)
<i>S. boreale</i>	SAP073125	JP	AB038270	-	-	(K)
<i>S. carpophyllum</i>	IRD 1511	NC, Feycinet Is.	EU100797	EU833415	-	(A), (B)
<i>S. carpophyllum</i>	IRD 1516	NC, Basse Taui	EU100799	EU833416	-	(A), (B)
<i>S. carpophyllum</i>	IRD 1519	NC, Porc Epic Is.	EU100798	EU8331517	-	(A), (B)
<i>S. carpophyllum</i>	SAP073140	JP	AB043067	-	-	(I)
<i>S. confusum</i>	SAP073126	JP	AB038271	-	-	(K)
<i>S. decurrens</i>	IRD 1526	NC, Konduyo Is.	EU100773	EU100822	-	(A)
<i>S. decurrens</i>	IRD4010	NC, Ilot Canard	EU882257	EU882246	-	(C)
<i>S. decurrens</i>	IRD1602	NC, Ilot M'Bo	EU882258	EU882247	-	(C)
<i>S. decurrens</i>	SAP073149	NC	AB043121	-	-	(I) as <i>S. boryi</i>
<i>S. fallax</i>	na.	A	-	AF244333	-	(F)
<i>S. filicinum</i>	SAP073146	JP	AB043108	-	-	(I)
<i>S. filipendula</i>	na.	TX	-	AF301229	-	(F)
<i>S. fluitans</i>	na.	TX	-	AF301231	-	(F)
<i>S. fulvellum</i>	SAP084968	JP	AB043571	-	-	(J)
<i>S. fusiforme</i>	SAP085000	JP	AB043501	-	-	(I)
<i>S. fusiforme</i>	SAP085001	JP	AB043477	-	-	(J)
<i>S. giganteifolium</i>	SAP084950	JP	AB0436088	-	-	(J)
<i>S. hemiphyllum</i>	SAP085020	JP	AB043577	-	-	(J)
<i>S. homeri</i>	SAP084962	JP	AB043569	-	-	(I)
<i>S. howeanum</i>	IRD3962	NC, Ouano	FJ170438	FJ170384	FJ170411	(D)
<i>S. howeanum</i>	IRD3958	NC, îlot Canard	FJ170439	FJ170385	FJ170412	(D)
<i>S. howeanum</i>	IRD3955	NC, Rocher voile	FJ170440	-	FJ170413	(D)
<i>S. howeanum</i>	IRD3950	NC, îlot Maître	FJ170441	FJ170386	FJ170414	(D)
<i>S. hystrix</i>	na.	Pan	-	AF301228	-	(F)
<i>S. iticifolium</i>	IRD1562	FJ, Makuluva Is.	EU833436	EU833468	-	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1569	FJ, Makuluva Is.	EU833437	EU833469	EU833403	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1578	FJ, Navutulevu rf.	EU833440	-	EU833404	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1586	FJ, Navutulevu rf.	EU833438	-	EU833407	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1588	FJ, Kiuva rf.	-	EU833467	EU833408	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1589	FJ, Kiuva rf.	EU833439	EU833470	-	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1652	S, Malaita ST852	EU833451	-	-	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1651	S, Nggela ST842	EU833454	-	-	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1647	S, Malaita ST852	EU833452	-	-	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>
<i>S. iticifolium</i>	IRD1645	S, Malaita ST852	EU833453	-	-	(B) as <i>S. cristaeifolium</i>

<i>S. ilicifolium</i>	IRD1616	NC, Isle of Pines	EU833435	EU833460	EU833391	(B) as <i>S. cristataefolium</i>
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1618	NC, Nouaré Is.	EU833434	EU833461	EU833390	(B) as <i>S. cristataefolium</i>
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1620	NC, Rocher à la voile	-	-	EU882238	(C)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1617	NC, Ile des Pins	EU882249	EU882260	EU882239	(C)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD3935	NC, Ile des Pins	FJ170442	-	FJ170415	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD3931	NC, Crouy	FJ170443	FJ170387	FJ170416	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD3930	NC, îlot Canard	FJ170444	-	-	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD1620	NC, Rocher voile	FJ170445	-	EU882238	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD3938	NC, Ile des Pins	FJ170446	-	FJ170417	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD3944	NC, Ile des Pins	FJ170447	-	-	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	IRD3908	NC, île Nouaré	FJ170448	-	-	(D)
<i>S. ilicifolium</i>	na.	T	AY315631	-	-	(E) as <i>S. berberifolium</i>
<i>S. ilicifolium</i>	na.	T	AY315630	-	-	(E) as <i>S. cristataefolium</i>
<i>S. ilicifolium</i>	na.	T	AY315629	-	-	(E) as <i>S. duplicatum</i>
<i>S. ilicifolium</i>	na.	T	AY315637	-	-	(E) as <i>S. duplicatum</i>
<i>S. ilicifolium</i>	SAP084978	JP	AB043614	-	-	(I) as <i>S. duplicatum</i>
<i>S. ilicifolium</i>	na.	T	AY315635	-	-	(E) as <i>S. duplicatum</i>
<i>S. macrocarpum</i>	SAP084942	JP	AB043574	-	-	(J)
<i>S. meclurei</i>	SAP073139	Viet	AB043111	-	-	(I)
<i>S. micracanthum</i>	SAP084956	JP	AB043610	-	-	(I)
<i>S. micracanthum</i>	SAP084947	JP	AB043609	-	-	(I)
<i>S. microceratium</i>	SAP073128	JP	AB038273	-	-	(K)
<i>S. muticum</i>	SAP085019	JP	AB043504	-	-	(J)
<i>S. muticum</i>	na.	C	-	AF292068	-	(F)
<i>S. muticum</i>	na.	CA	-	AF244331	-	(F)
<i>S. myabei</i>	SAP084958	JP	AB043502	-	-	(J)
<i>S. myriocystum</i>	na.	JP	-	AF244326	-	(F) probably misidentified
<i>S. natans (pélagique)</i>	na.	TX	-	AF301234	-	(F)
<i>S. nigrifolium</i>	SAP073141	JP	AB0433110	-	-	(I)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2621	FP, Rapa, Australs	EU100789	-	-	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2633	FP, Rapa, Australs	EU100793	-	-	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2636	FP, Rapa, Australs	EU100790	-	-	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2651	FP, Rapa, Australs	EU100785	EU100819	EU100830	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2656	FP, Rapa, Australs	EU100792	-	-	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2661	FP, Rapa, Australs	EU100788	EU100818	EU100829	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2662	FP, Rapa, Australs	EU100787	EU100816	EU100832	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2675	FP, FP, Rapa	EU100786	EU100815	EU100831	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	UPF 2676	FP, Rapa, Australs	EU100791	-	-	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	IRD 1537	HI, Maui	EU100794	EU100820	EU100834	(A)
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1633	HI, Molokai W	EU833427	-	-	(B)
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1538	HI, Molokai SE	EU833428	-	-	(B)
<i>S. obtusifolium</i>	IRD1539	HI, Ho'Okena	-	-	EU833386	(B)
<i>S. obtusifolium</i>	na.	HI	-	AF244328	-	(F)

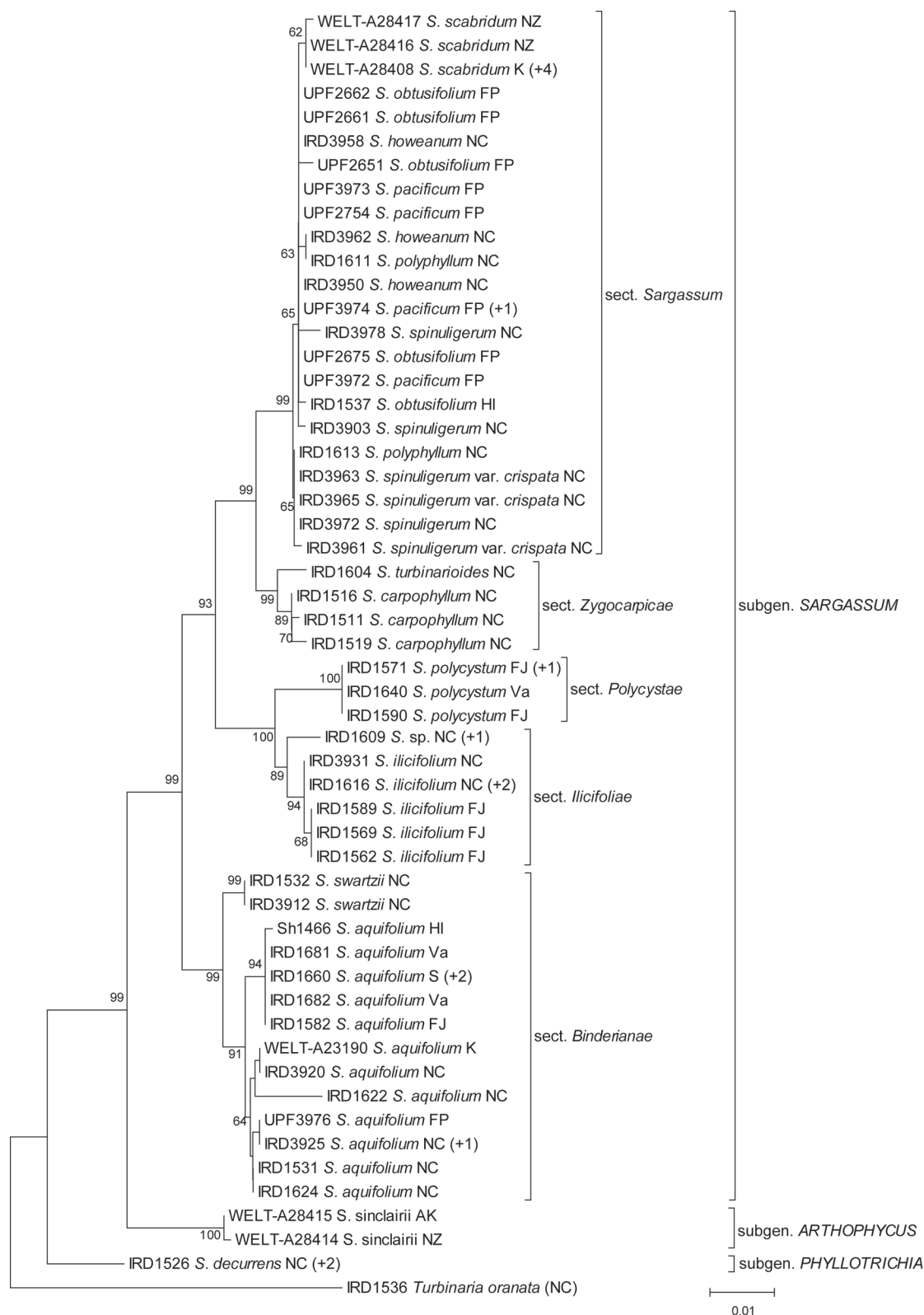
<i>S. okamuræ</i>	SAP084951	JP	AB043578	-	(I)
<i>S. okamuræ</i>	SAP084964	JP	AB043579	-	(J)
<i>S. pacificum</i>	UPF 2754	FP, Bora Bora	EU100783	EU100812	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 2763	FP, Bora Bora, Society	EU100780	-	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 2767	FP, Bora Bora, Society	EU100781	-	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 2743	FP, Raiatea, Society	EU100782	-	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 2778	FP, Raiatea, Society	EU100779	-	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 2783	FP, Raiatea, Society	EU100774	EU100811	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 3972	FP, Raiatea, Society	EU100784	EU100813	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 3978	FP, Raiatea, Society	EU100778	-	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 3973	FP, Tahiti, Society	EU100776	EU100810	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 3974	FP, Tahiti, Society	EU100777	EU100814	(A)
<i>S. pacificum</i>	UPF 3975	FP, Tahiti, Society	EU100775	EU100817	(A)
<i>S. pacificum</i>	SAP073150	FP	AB043119	-	(I) as <i>S. mangarevense</i>
<i>S. pacificum</i>	SAP073151	FP	AB043120	-	(I) as <i>S. sociale</i>
<i>S. pallidum</i>	SAP073129	JP	AB038274	-	(K)
<i>S. palmeri</i>	na.	CA	-	AF244339	(F)
<i>S. patens</i>	SAP084986	JP	AB043666	-	(J)
<i>S. piluliferum</i>	SAP084983	JP	AB043617	-	(J)
<i>S. piluliferum</i>	na.	JP	-	AF244340	(F)
<i>S. plagiophyllum</i>	SAP086286	M	AB043613	-	(J) as <i>S. stolonifolium</i>
<i>S. polyacratium</i>	na.	G	-	AF301232	(F)
<i>S. polyacratium</i>	na.	Pan	-	AF301235	(F)
<i>S. polycystum</i>	IRD1571	FJ, Makuluva Is.	EU833422	EU833405	(B)
<i>S. polycystum</i>	IRD1590	FJ, Kiuva rf.	EU833421	EU833410	(B)
<i>S. polycystum</i>	IRD1680	S, Malaita ST850	EU833423	EU833399	(B) as <i>S. polycystum</i>
<i>S. polycystum</i>	IRD1642	Va, Port Vila	EU833419	EU833387	(B)
<i>S. polycystum</i>	IRD1640	Va, Port Vila	EU833420	EU833388	(B)
<i>S. polycystum</i>	IRD1626	WLS, Matu utu	EU833418	-	(B)
<i>S. polycystum</i>	IRD3966	NC, Tiakan	-	-	(D)
<i>S. polycystum</i>	SAP073136	Viet	AB043114	-	(I)
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1566	FJ, Makuluva Is.	EU833426	EU833401	(B)
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1574	FJ, Navutulevu rf.	-	EU833402	(B)
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1613	NC, Maître Is.	EU833424	EU833385	(B)
<i>S. polyphyllum</i>	IRD1611	NC, Ouano	EU833425	-	(B)
<i>S. polyphyllum</i>	IRD3953	NC, îlot M'Bo	FJ170449	-	(D)
<i>S. polyphyllum</i>	IRD3968	NC, Ile des Pins	FJ170450	-	(D)
<i>S. polyphyllum</i>	na.	HI	-	AY518391	(G)
<i>S. polyporum</i>	na.	JP	-	AF244327	(F)
<i>S. quinhonense</i>	SAP073144	Viet	AB043112	-	(I)
<i>S. ringoldianum</i>	SAP085026	JP	AB043565	-	(J)
<i>S. scabridum</i>	WELT-A028417	NZ, Auckland	FJ170451	FJ170418	(D)
<i>S. scabridum</i>	WELT-A028416	NZ, Whangaparaoa	FJ170389	FJ170419	(D)

<i>S. scabridum</i>	WELT-A028408	K, Meyer Is.	FJ170453	FJ170390	FJ170420	(D)
<i>S. scabridum</i>	WELT-A028409	K, Meyer Is.	FJ170454	FJ170391	FJ170421	(D)
<i>S. scabridum</i>	WELT-A028410	K, Meyer Is.	FJ170455	FJ170392	FJ170422	(D)
<i>S. scabridum</i>	WELT-A028411	K, Meyer Is.	FJ170456	FJ170393	FJ170423	(D)
<i>S. scabridum</i>	WELT-A028412	K, Meyer Is.	FJ170457	FJ170394	FJ170424	(D)
<i>S. serratifolium</i>	SAP084955	JP	AB043612	-	-	(J)
<i>S. siliquastrum</i>	SAP073142	JP	AB043106	-	-	(I)
<i>S. siliquastrum</i>	na.	M	-	AF244345	-	(F)
<i>S. sinclairii</i>	WELT-A028415	NZ, Auckland	FJ170458	FJ170395	-	(D)
<i>S. sinclairii</i>	WELT-A028414	NZ, Auckland	FJ170459	FJ170396	-	(D)
<i>S. sp.</i>	IRD1609	NC, Rocher à la voile	EU882248	EU882259	EU882237	(C)
<i>S. sp.</i>	IRD1644	S, Malaita ST848	EU833450	-	-	(B)
<i>S. sp.</i>	IRD1634	Va, Port Vila	EU833457	-	-	(B)
<i>S. sp.1</i>	SAP073137	JP	AB043113	EU833473	EU833414	(I) as <i>S. myriocystum</i>
<i>S. sp. 2</i>	na.	Mart	EU169860	EU169687	-	(H)
<i>S. sp. 3</i>	na.	Sey	EU169861	EU169868	-	(H)
<i>S. spinuligerum</i>	IRD3972	NC, Ile des Pins	FJ170460	FJ170397	FJ170425	(D)
<i>S. spinuligerum</i>	IRD3974	NC, Ile des Pins	-	FJ170398	-	(D)
<i>S. spinuligerum</i>	IRD3903	NC, îlot M'Bo	FJ170461	FJ170399	FJ170426	(D)
<i>S. spinuligerum f.</i>	IRD3985	NC, Basse deTauti	-	FJ170400	FJ170427	(D)
<i>S. spinuligerum f.</i>	IRD3978	NC, îlot Signal	FJ170462	FJ170401	FJ170428	(D)
<i>S. spinuligerum var.</i>	IRD3963	NC, îlot M'Bo	FJ170463	FJ170402	FJ170429	(D)
<i>S. spinuligerum var.</i>	IRD3961	NC, Rocher voile	FJ170464	FJ170403	-	(D)
<i>S. spinuligerum var.</i>	IRD3965	NC, îlot Maître	FJ170465	FJ170404	FJ170430	(D)
<i>S. swartzii</i>	IRD 1532	NC, Thio	EU882254	EU100807	X <sup>3</sup>	(A) as <i>S. echinocarpum</i> , (C)
<i>S. swartzii</i>	IRD3912	NC, Ilot Maître	EU882255	EU882264	-	(C)
<i>S. thunbergii</i>	SAP084972	JP	AB043573	-	-	(J)
<i>S. thunbergii</i>	na.	JP	-	AF244332	-	(G)
<i>S. trichophyllum</i>	SAP084948	JP	AB043568	-	-	(J)
<i>S. turbinarioides</i>	IRD1604	NC, Ile des Pins	EU882256	EU882265	EU882245	(C)
<i>S. vulgare</i>	na.	Pan	-	AY590502	-	(G)
<i>S. yamadae</i>	SAP084965	JP	AB043561	-	-	(I)
<i>S. yamamotoi</i>	SAP073145	JP	AB043107	-	-	(I)
<i>S. yendoi</i>	SAP084985	JP	AB043667	-	-	(J)
<i>S. yesoense</i>	SAP084966	JP	AB043611	-	-	(J)
<i>T. ornata</i>	UPF 3977	FP, Raivavae, Australs	EU100771	-	-	(A)
<i>T. ornata</i>	IRD 1536	NC, Nouaré Is.	EU100772	EU100802	EU833384	(A), (B)

, A, Australia; C, China; CA, California; EL, Easter Island; FJ, Fiji; FP, French Polynesia; G, Guadeloupe; HI, Hawaii; JP, Japan; K, Kermadec Islands; M, Malaysia; Mart, Martinique; NC, New Caledonia; NZ, New Zealand; Pan, Panama; S, the Solomon Islands; Sey, Seychelles; Sing, Singapore; T, Taiwan; TX, Texas; Va, Vanuatu; Viet, Vietnam; WLS, Wallis<sup>2</sup>; Source: (A) Mattio et al. 2008b (chapitre III.2.1), (B) Mattio et al. en révision a (chapitre III.2.2), (C) Mattio et al. en révision b (chapitre III.4.1), (D) Mattio et Payri soumis (chapitre III.1.1), (E) Oak et al. non publié, (F) Phillips et Fredericq 2000, (G) Phillips et al. 2005, (H) Rohfrich 2006, (I) Stiger et al. 2000, (J) Stiger et al. 2003, (K) Yoshida et al. 2000. <sup>3</sup>, séquence non soumise à la GenBank.

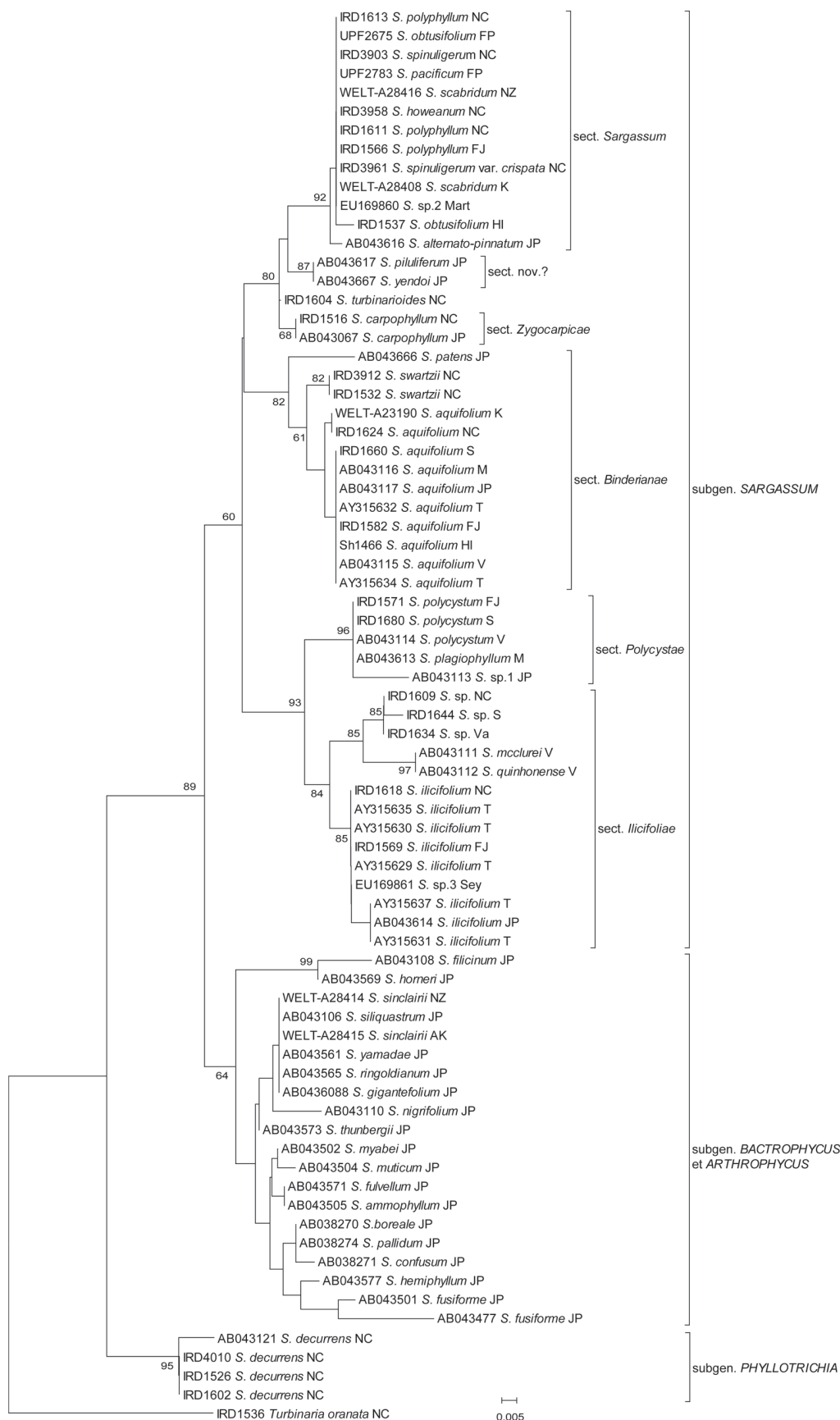
#### 4. Annexe IV. Phylogénies complémentaires

##### 4.1. Annexe IV.A. Version développée de la Fig. III.5-A



Version développée de la Fig. III.5-A. Analyse NJ basée sur les alignements de 65 séquences concaténées (*ITS-2* + *RubisCO*) de 1350 pb représentant 17 taxons. Bootstrap calculé pour 1000 répliques (indiqué si > 60%). Racine : *Turbinaria ornata*.

## 4.2. Annexe IV.B. Version développée de la Fig III.5-B et alignement des séquences ITS-2



Version développée de la Fig. III.5-B - Analyse NJ basée sur les alignements de 74 séquences ITS-2 de 612 représentant 51 taxons. Bootstrap calculé pour 1000 répliques (indiqué si > 60%). Racine : *Turbinaria ornata*.



Alignement de 74 séquences *ITS-2* de 612 représentant 51 taxons.

	10	20	30	40	50	60	70
IRD1536_T._oranata_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTCGGGTTTG	CGACCTCGAGGCGGTGGAGCGGACTATGCGTGTTC	CGG				
IRD1526_S._decurrrens_NC	CGAAAAATCGCCCACAGCTTCGGGTTTCGATCTCGACCTCGAGGCGGTGGAGCGGACTTGC	GTTC	CGG				
IRD1602_S._decurrrens_NC	CGAAAAATCGCCCACAGCTTCGGGTTTCGATCTCGACCTCGAGGCGGTGGAGCGGACTTGC	GTTC	CGG				
IRD4010_S._decurrrens_NC	CGAAAAATCGCCCACAGCTTCGGGTTTCGATCTCGACCTCGAGGCGGTGGAGCGGACTTGC	GTTC	CGG				
AB043121_S._boryii_NC	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
WELT-A28414_S._sinclairii_NZ	CGAAAACTCGCCCACAGCTTCGGGTTTCGATCTCGACCTCGAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
WELT-A28415_S._sinclairii_AK	CGAAAACTCGCCCACAGCTTCGGGTTTCGATCTCGACCTCGAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
AB043617_S._piluliferum_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043667_S._yendoii_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043666_S._patens_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgttggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
IRD1604_S._turbiniarioides_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
AB038271_S._confusum_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043501_H._fusiformis_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgtgttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043477_H._fusiformis_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgtgttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043565_S._ringoldianum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043106_S._siliquastrum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043573_S._thunbergii_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043502_S._myabei_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043577_S._hemiphyllum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043108_S._filicinum_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB0436088_S._giganteifolium_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043504_S._muticum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB038270_S._S._boreale_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB038274_S._pallidum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043571_S._fulvellum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043505_S._ammophyllum_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043561_S._yamadae_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043110_S._nigrifolium_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043569_S._horneri_JP	cgaaaaactcgcccacagcttcgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
IRD1582_S._aquiifolium_FJ	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
Sh1466_S.aquiifolium_HI	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
WELT-A23190_S._aquiifolium_K	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1624_S._aquiifolium_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1660_S._aquiifolium_S	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1516_S._carpophyllum_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
AB043067_S._carpophyllum_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
IRD3958_S._howeanum_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1566_S._polyphyllum_FJ	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1611_S._polyphyllum_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD3903_S._spinuligerum_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1613_S._polyphyllum_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
UPF2675_S._obtusifolium_FP	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
UPF2783_S._pacificum_FP	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1537_S._obtusifolium_HI	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
WELT-A28416_S._scabridum_NZ	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
WELT-A28408_S._scabridum_K	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1571_S._polycystum_FJ	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
IRD1680_S._polycystum_S	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
AB043113_S._myriocystum_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043114_S._polycystum_Viet	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043613_S._stolonifolium_M	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
IRD1609_S._sp._NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
IRD1644_S._sp._S	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
IRD1634_S._sp._Va	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
AB043614_S._duplicatum_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043111_S._mccleurei_V	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043112_S._quinhonense_V	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
IRD3961_S._spinuligerum_var._N	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD3912_S._swartzii_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
IRD1532_S._swartzii_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGATCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
EU169860_S._sp._2_Mart	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATCTGAGTGTTC	CGG					
AB043616_S._alternato-pinnatum	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043117_S._crassifolium_JP	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
IRD1569_S._ilicifolium_FJ	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
IRD1618_S._ilicifolium_NC	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
AB043116_S._binderi_M	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AB043115_S._crassifolium_V	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
EU169861_S._sp._3_Sey	CGAAAACTCGCCCACAGCTTTGGGTTTCGATCTCGACCTCAAGGCGGTGGAGCGGAATATGAGTGTTC	CGG					
AY315629_S._duplicatum_Taiwan	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AY315630_S._cristaeifolium_T	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AY315631_S._berberifolium_T	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AY315635_S._sandeii_T	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AY315637_S._duplicatum_T	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AY315632_S._crassifolium_T	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					
AY315634_S._ilicifolium_var._C	cgaaaaactcgcccacagctttgggttcgatctcgacctcaaggcgggtggagcgggaatctgagtg	ttccgg					







Annexes

```

      410      420      430      440      450      460      47
...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|
IRD1536_T._oranata_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGTGCGGGTGAGTTTGAAGCGTCACTGGAATCAGGTTCCGC
IRD1526_S._decurrans_NC      -----
IRD1602_S._decurrans_NC      -----
IRD4010_S._decurrans_NC      -----
AB043121_S._boryii_NC      -----
WELT-A28414_S._sinclairii_NZ GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGTGCGGGTGAGTTTGAAGCGTCACTGGAATCAGGTTCCGC
WELT-A28415_S._sinclairii_AK GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGTGCGGGTGAGTTTGAAGCGTCACTGGAATCAGGTTCCGC
AB043617_S._pilotiferum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtggcattgg ---tgaggcttg
AB043667_S._yendoii_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtggcattgg ---tgaggcttg
AB043666_S._patens_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtggcctt ---gaggctcgt
IRD1604_S.turbinarioides_NC GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCAGGTGTCCCTTGAGG-TTGAGGCTTG
AB038271_S._confusum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043501_H._fusiformis_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043477_H._fusiformis_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043565_S._ringoldianum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043106_S._siliquastrum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcactggaatcaggttcgcg
AB043573_S._thunbergii_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043502_S._myabei_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043577_S._hemiphylloides_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043108_S._filicinum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtatagcaggtttact
AB0436088_S._giganteifolium_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcactggaatcaggttcgcg
AB043504_S._muticum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB038270_S._s.boreale_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB038274_S._pallidum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043571_S._fulvellum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043505_S._ammophyllum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtcgaagcaagttcgcg
AB043561_S._yamadae_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcactggaatcaggttcgcg
AB043110_S._nigrifolium_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcactggaatcaggttcgcg
AB043569_S._horneri_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgagtttgaagcgtcgtatagcaggtttact
IRD1582_S._aquifolium_FJ      GGTTGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTCGT
Sh1466_S.aquifolium_HI      GGTTGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTCGT
WELT-A23190_S._aquifolium_K      GGTTGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTCGT
IRD1624_S._aquifolium_NC      GGTTGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTCGT
IRD1660_S._aquifolium_S      GGTTGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTCGT
IRD1516_S._carpophyllum_NC      GGCGGGGACATGACGGGTCGCCGGGATGTGCCAGGTGCCCTTGAGGCTTG
AB043067_S._carpophyllum_JP      ggccggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtggccttgaggtcgtg
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD3958_S._howeanum_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1611_S._polyphyllum_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD3903_S._spinuligerum_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1613_S._polyphyllum_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
UPF2675_S._obtusifolium_FP      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
UPF2783_S._pacificum_FP      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1537_S._obtusifolium_HI      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
WELT-A28416_S._scabridum_NZ      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
WELT-A28408_S._scabridum_K      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1571_S._polycystum_FJ      -----
IRD1680_S._polycystum_S      -----
AB043113_S._myriocystum_JP      -----
AB043114_S._polycystum_Viet      -----
AB043613_S._stolonifolium_M      -----
IRD1609_S._sp._NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1644_S._sp._S      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1634_S._sp._Va      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043614_S._duplicatum_JP      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043111_S._mccleurei_V      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043112_S._quinhonense_V      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
IRD3961_S._spinuligerum_var._N      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD3912_S._swartzii_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1532_S._swartzii_NC      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
EUI69860_S._sp._2_Mart      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043616_S._alternato-pinnatum      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043117_S._crassifolium_JP      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1569_S._ilicifolium_FJ      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
IRD1618_S._ilicifolium_NC      ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043116_S._binderi_M      ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AB043115_S._crassifolium_V      ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
EUI69861_S._sp._3_Sey      GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
GGCGGGGACACGACGGGTCGCCGGGATGTGCCGGGCGGCTTTGAGGCTTG
AY315629_S._duplicatum_Taiwan      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AY315630_S._cristaeifolium_T      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AY315631_S._berberifolium_T      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AY315635_S._sandeii_T      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AY315637_S._duplicatum_T      ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggccggggacacaaagggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AY315632_S._crassifolium_T      ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
AY315634_S._ilicifolium_var._c      ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg
ggctggggacacgacgggtccgccccgggatgtgccccgggtgctcttgaggtcgtg

```

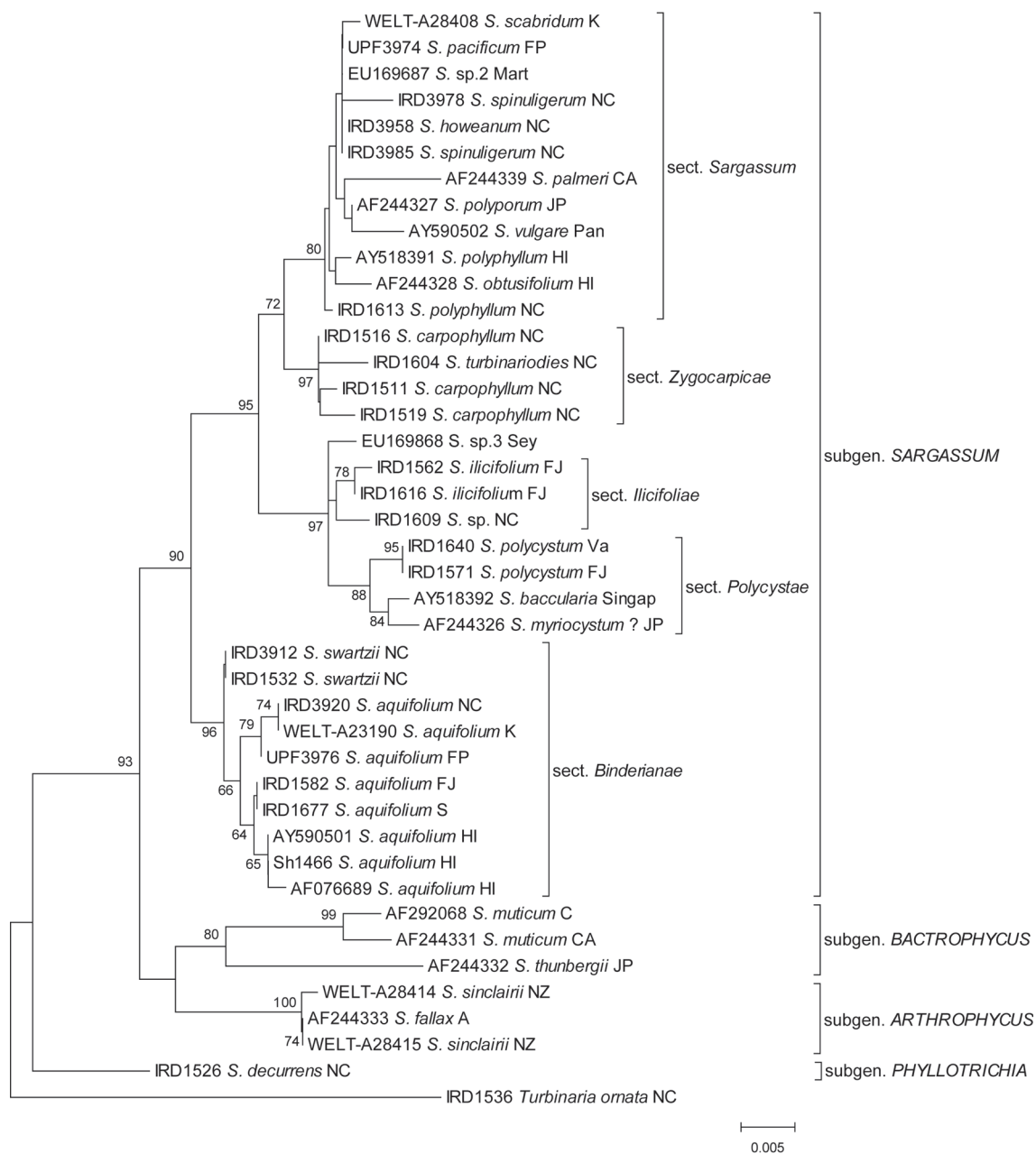
Annexes

	510	520	530	540	550	560	57	
IRD1536_T._oranata_NC		CCGGGGGAGG	TAGGAAG					
IRD1526_S._decurrans_NC							GG	
IRD1602_S._decurrans_NC							GG	
IRD4010_S._decurrans_NC							GG	
AB043121_S._boryii_NC							gg	
WELT-A28414_S._sinclairii_NZ	CGACGGGT	CGCCGGGAT	TGTCGCGGG	TGAGTTT	AAGCGT	CGCTGGAGGCCCGT	GG	
WELT-A28415_S._sinclairii_AK	CGACGGGT	CGCCGGGAT	TGTCGCGGG	TGAGTTT	AAGCGT	CGCTGGAGGCCCGT	GG	
AB043617_S._piluliferum_JP							gg	
AB043667_S._yendoii_JP							gg	
AB043666_S._patens_JP							gg	
IRD1604_S.turbinarioides_NC							GG	
AB038271_S._confusum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	tgagtttg	gagcgtt	gctagaggcccgt	gg	
AB043501_H._fusiformis_JP	cgacgggt	cgccgggt	gtttgtgcggg	tgatattg	gagcgtc	gctggaggcccgt	g	
AB043477_H._fusiformis_JP	cgacgggt	cgccgggt	gtttgtgcggg	tgatattg	gagcgtc	gctggaggcccgt	g	
AB043565_S._ringoldianum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	aagcgtc	gctggaggcccgt	gn	
AB043106_S._siliquastrum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	aagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB043573_S._thunbergii_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	gagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB043502_S._myabei_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	tgagtttg	gagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB043577_S._hemiphyllum_JP	ttttgta	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	tgagtttg	gagcgtc	gctggaggcccgt	gg
AB043108_S._filicinum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	gagcgtt	gctagaggctcgt	g	
AB0436088_S._giganteifolium_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	tttgaagc	gctgaggcccgt	gg	
AB043504_S._muticum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	tgagtttg	gagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB038270_S._S.boreale_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	tgagtttg	gagcgtc	gctagaggcccgt	gg	
AB038274_S._pallidum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	tgagtttg	gagcgtc	gctagaggcccgt	gg	
AB043571_S._fulvellum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	gagtttg	gagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB043505_S._ammophyllum_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtacgcggg	gagtttg	gagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB043561_S._yamadae_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	aagcgtc	gctggaggcccgt	gg	
AB043110_S._nigrifolium_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	aagcgtc	gctggaggcccgt	gag	
AB043569_S._horneri_JP	cgacgggt	cgccgggat	gtgcgcggg	tgagtttg	gagcgtt	gctagaggctcgt	g	
IRD1582_S._aquifolium_FJ							GG	
Sh1466_S.aquifolium_HI							GG	
WELT-A23190_S._aquifolium_K							GG	
IRD1624_S._aquifolium_NC							GG	
IRD1660_S._aquifolium_S							GG	
IRD1516_S._carpophyllum_NC							GA	
AB043067_S._carpophyllum_JP							ga	
IRD3958_S._howeanum_NC							GG	
IRD1566_S._polyphyllum_FJ							GG	
IRD1611_S._polyphyllum_NC							GG	
IRD3903_S._spinuligerum_NC							GG	
IRD1613_S._polyphyllum_NC							GG	
UPF2675_S._obtusifolium_FP							GG	
UPF2783_S._pacificum_FP							GG	
IRD1537_S._obtusifolium_HI							GG	
WELT-A28416_S._scabridum_NZ							GG	
WELT-A28408_S._scabridum_K							GG	
IRD1571_S._polycystum_FJ							GG	
IRD1680_S._polycystum_S							GG	
AB043113_S._myriocystum_JP							gg	
AB043114_S._polycystum_Viet							gg	
AB043613_S._stolonifolium_M							gg	
IRD1609_S._sp._NC							GG	
IRD1644_S._sp._S							GG	
IRD1634_S._sp._Va							GG	
AB043614_S._duplicatum_JP							gg	
AB043111_S._mccleurei_V							gg	
AB043112_S._quinhonense_V							gg	
IRD3961_S._spinuligerum_var._N							GG	
IRD3912_S._swartzii_NC							GG	
IRD1532_S._swartzii_NC							GG	
EUI69860_S._sp._2_Mart							GG	
AB043616_S._alternato-pinnatum							gg	
AB043117_S._crassifolium_JP							gg	
IRD1569_S._ilicifolium_FJ							GG	
IRD1618_S._ilicifolium_NC							GG	
AB043116_S._binderi_M							gg	
AB043115_S._crassifolium_V							gg	
EUI69861_S._sp._3_Sey							GG	
AY315629_S._duplicatum_Taiwan							gg	
AY315630_S._cristaefolium_T							gg	
AY315631_S._berberifolium_T							gg	
AY315635_S._sandeii_T							gg	
AY315637_S._duplicatum_T							gg	
AY315632_S._crassifolium_T							gg	
AY315634_S._ilicifolium_var._c							gg	

```

                                610
                                ....|....|.
IRD1536_T._oranata_NC          GCCGGTGAGAC
IRD1526_S._decurrens_NC      ---GGAGAGAG
IRD1602_S._decurrens_NC      ---GGAGAGAG
IRD4010_S._decurrens_NC      ---GGAGAGAG
AB043121_S._boryii_NC        ---ggagagag
WELT-A28414_S._sinclairii_NZ ---GGTGAGAG
WELT-A28415_S._sinclairii_AK ---GGTGAGAG
AB043617_S._piluliferum_JP   ---ggtgagag
AB043667_S._yendoii_JP       ---ggtgagag
AB043666_S._patens_JP        ---ggtgagag
IRD1604_S.turbinarioides_NC  ---GGTGAGAG
AB038271_S._confusum_JP      ---ggt agag
AB043501_H._fusiformis_JP    ---ggtgagag
AB043477_H._fusiformis_JP    ---ggtgttag
AB043565_S._ringoldianum_JP  ---ggtgagag
AB043106_S._siliquastrum_JP  ---ggtgagag
AB043573_S._thunbergii_JP    ---ggtgagag
AB043502_S._myabei_JP        ---ggtgagag
AB043577_S._hemiphyllum_JP   ---ggtgatag
AB043108_S._filicinum_JP     ---ggtgatag
AB0436088_S._giganteifolium_JP ---ggtgagag
AB043504_S._muticum_JP       ---ggtgaaan
AB038270_S._S.boreale_JP     ---ggtgagag
AB038274_S._pallidum_JP      ---ggtgagag
AB043571_S._fulvellum_JP     ---ggcgagat
AB043505_S._ammophyllum_JP   ---ggcgagat
AB043561_S._yamadae_JP       ---cggtgagag
AB043110_S._nigrifolium_JP   ---ggtgagag
AB043569_S._hornerii_JP      ---ggtgatag
IRD1582_S._aquifolium_FJ     ---GGTGAGAG
Sh1466_S.aquifolium_HI       ---GGTGAGAG
WELT-A23190_S._aquifolium_K  ---GGTGAGAG
IRD1624_S._aquifolium_NC     ---GGTGAGAG
IRD1660_S._aquifolium_S      ---GGTGAGAG
IRD1516_S._carpophyllum_NC   ---GG GAGAG
AB043067_S._carpophyllum_JP  ---ggtgagag
IRD3958_S._howeanum_NC       ---GG GAGAG
IRD1566_S._polyphyllum_FJ    ---GGTGAGAG
IRD1611_S._polyphyllum_NC    ---GGTgAGAG
IRD3903_S._spinuligerum_NC   ---GGTGAGAG
IRD1613_S._polyphyllum_NC    ---GG GAGAG
UPF2675_S._obtusifolium_FP   ---GGTGAGAG
UPF2783_S._pacificum_FP     ---GGTGAGAG
IRD1537_S._obtusifolium_HI   ---ggtgagag
WELT-A28416_S._scabridum_NZ  ---GGTGAGAG
WELT-A28408_S._scabridum_K   ---GGTGAGAG
IRD1571_S._polycystum_FJ     ---GGTGAGAG
IRD1680_S._polycystum_S      ---GGTGAGAG
AB043113_S._myriocystum_JP   ---ggtgagag
AB043114_S._polycystum_Viet  ---ggtgagag
AB043613_S._stolonifolium_M  ---ggtgagag
IRD1609_S._sp._NC            ---GGTGACAG
IRD1644_S._sp._S             ---GGTGACAG
IRD1634_S._sp._Va            ---GGTGACAG
AB043614_S._duplicatum_JP    ---ggtgagag
AB043111_S._mccleurei_V      ---ggtgacag
AB043112_S._quinhonense_V    ---ggtgacag
IRD3961_S._spinuligerum_var._N ---GGTGAGAG
IRD3912_S._swartzii_NC       ---GGTGAGAT
IRD1532_S._swartzii_NC       ---GGTGAGAT
EU169860_S._sp._2_Mart       ---GGTGAGAG
AB043616_S._alternato-pinnatum ---ggtgagag
AB043117_S._crassifolium_JP  ---ggtgagag
IRD1569_S._ilicifolium_FJ    ---GGTGAGAG
IRD1618_S._ilicifolium_NC    ---GgTGAGAG
AB043116_S._binderii_M       ---ggtgagag
AB043115_S._crassifolium_V   ---ggtgagag
EU169861_S._sp._3_Sey        ---GGTGAGAG
AY315629_S._duplicatum_Taiwan ---ggtgagag
AY315630_S._cristaefolium_T  ---ggtgagag
AY315631_S._berberifolium_T  ---ggtgagag
AY315635_S._sandeii_T        ---ggtgagag
AY315637_S._duplicatum_T     ---ggtgagag
AY315632_S._crassifolium_T   ---ggtgagag
AY315634_S._ilicifolium_var._c ---ggtgagag
```

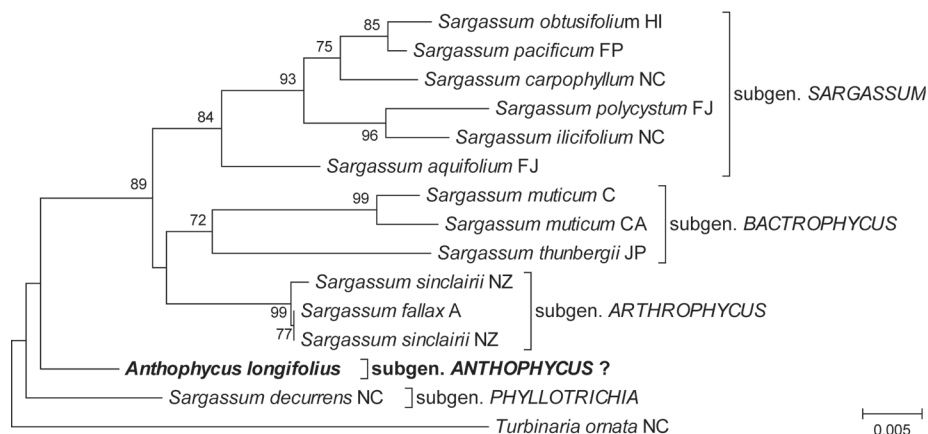
## 4.3. Annexe IV.C. Version développée de la Fig. III.5-C



Version développée de la Fig. III.5-C - Analyse NJ basée sur les alignements de 40 séquences *RubisCO* de 684 représentant 25 taxons. Bootstrap calculé pour 1000 répliques (indiqué si > 60%). Racine : *Turbinaria ornata*.

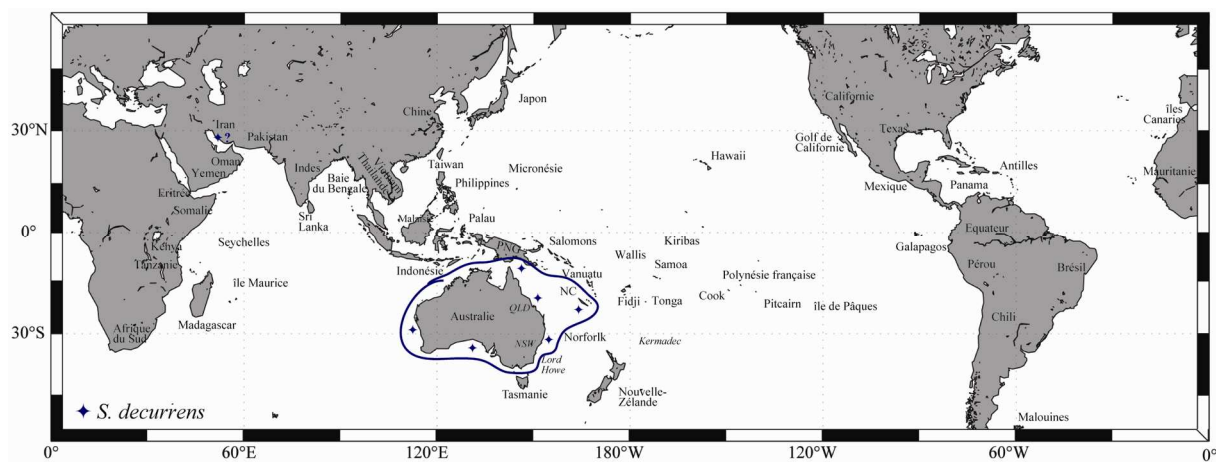


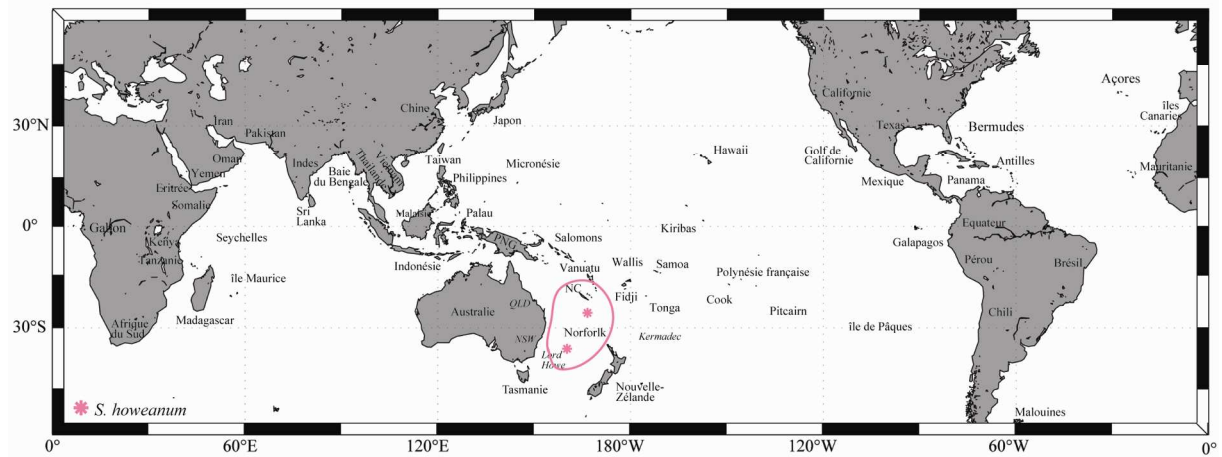
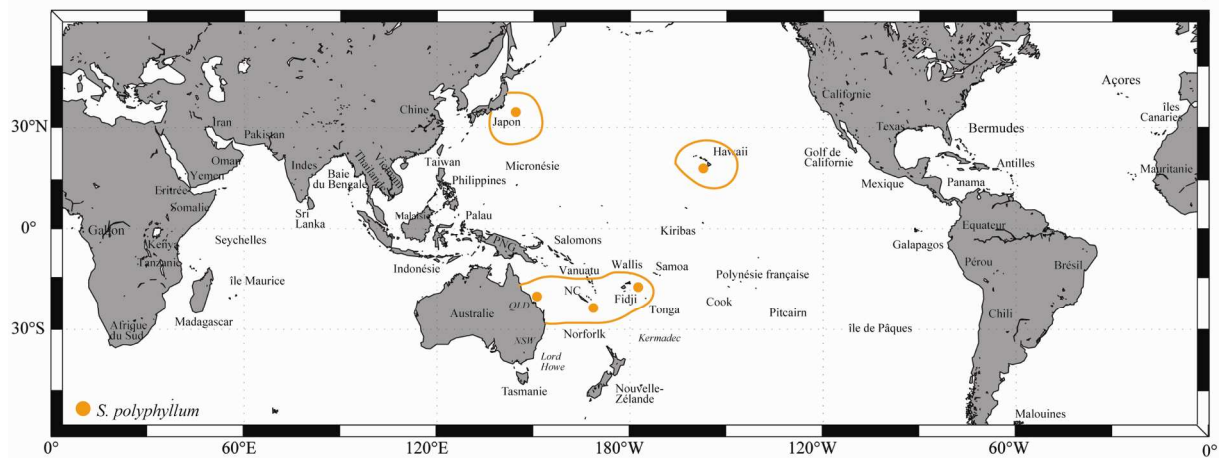
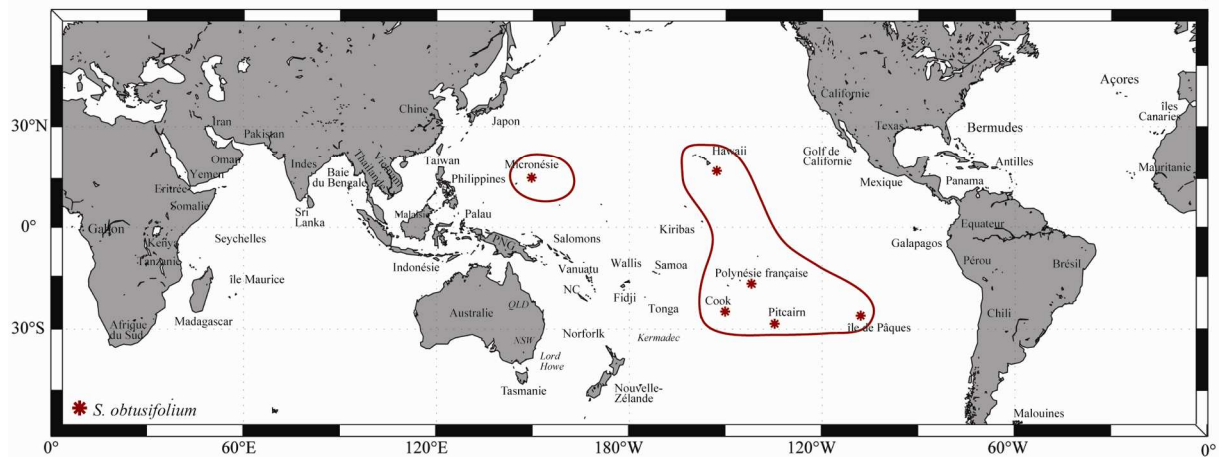
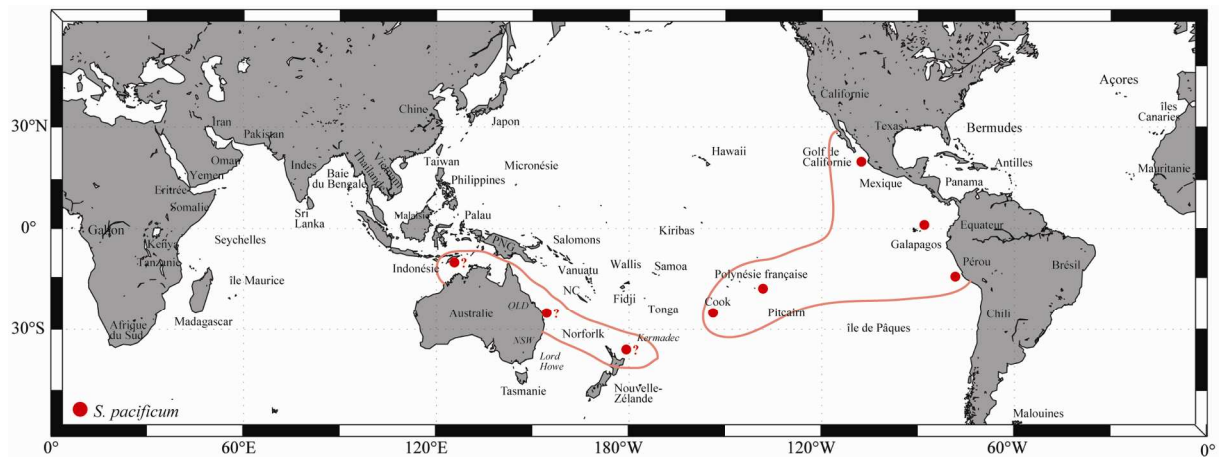
4.4. Annexe IV.D. Phylogénie complémentaire de la Fig. III.10

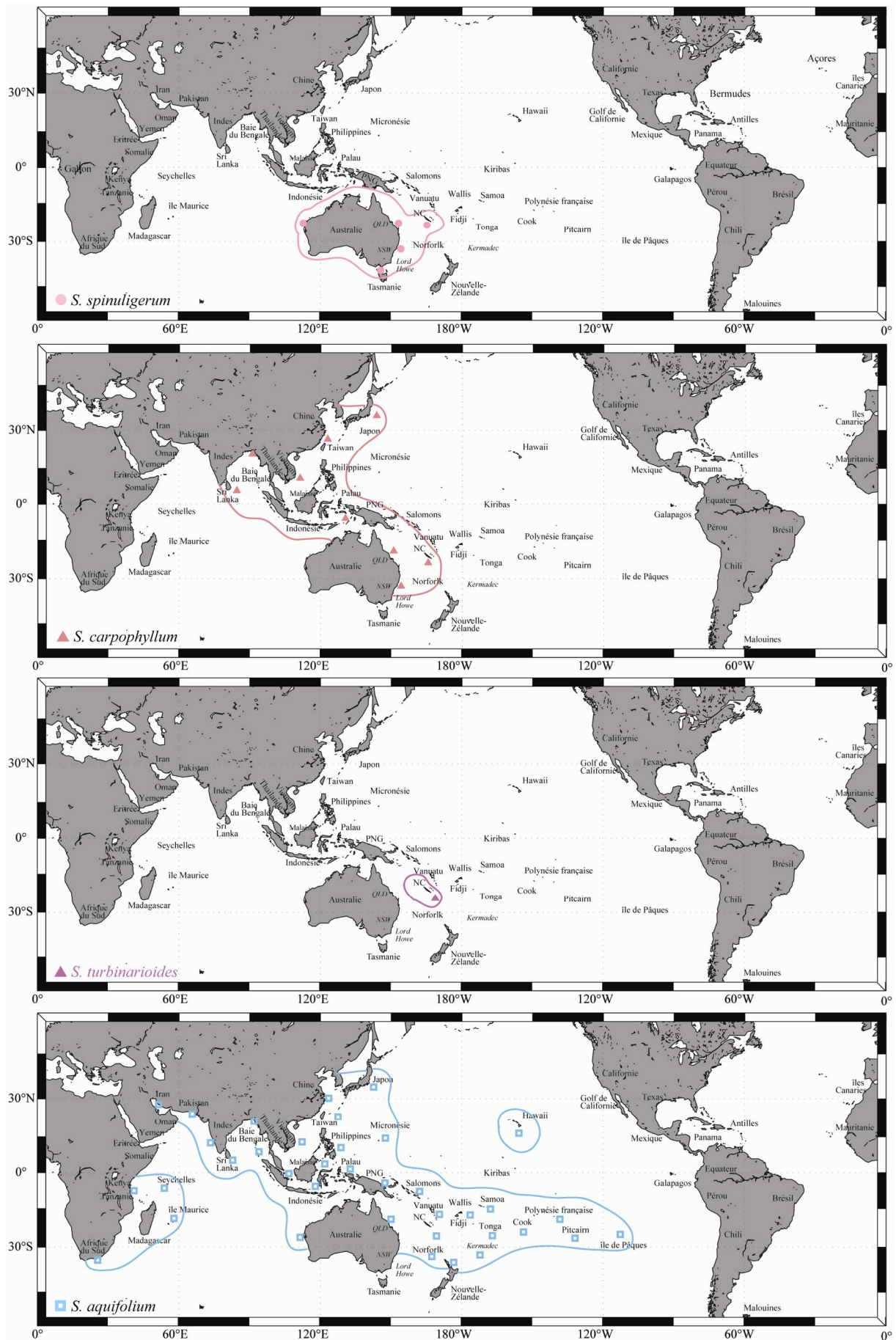


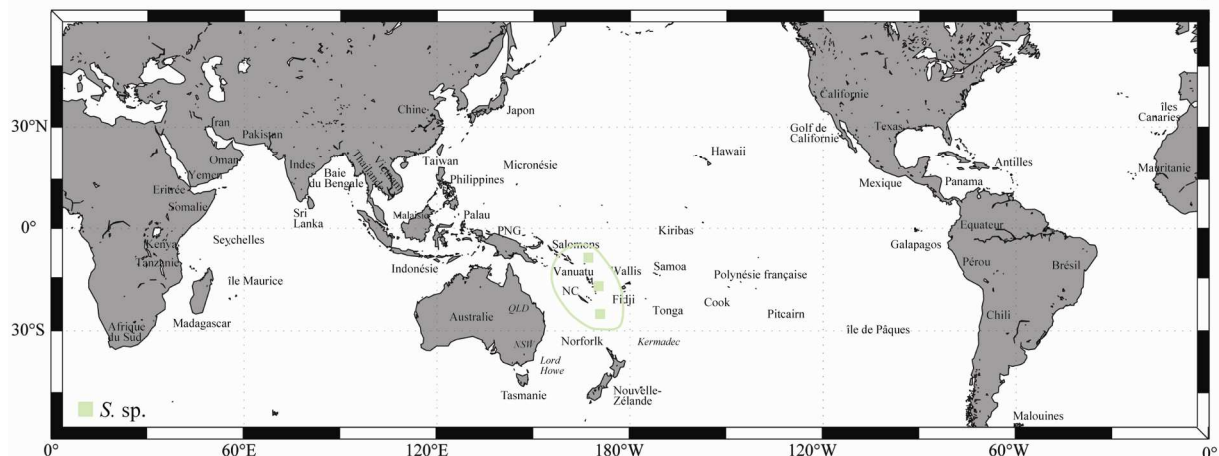
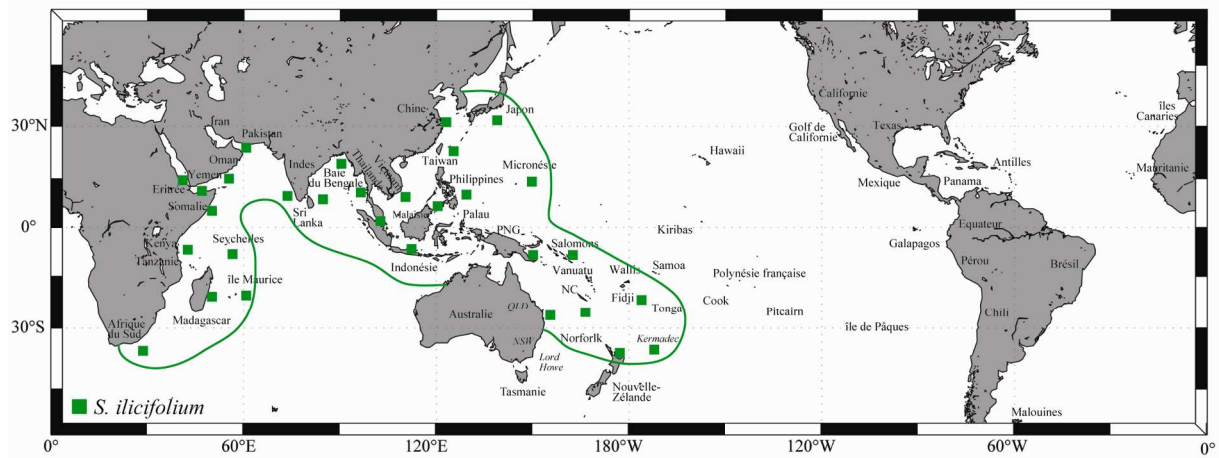
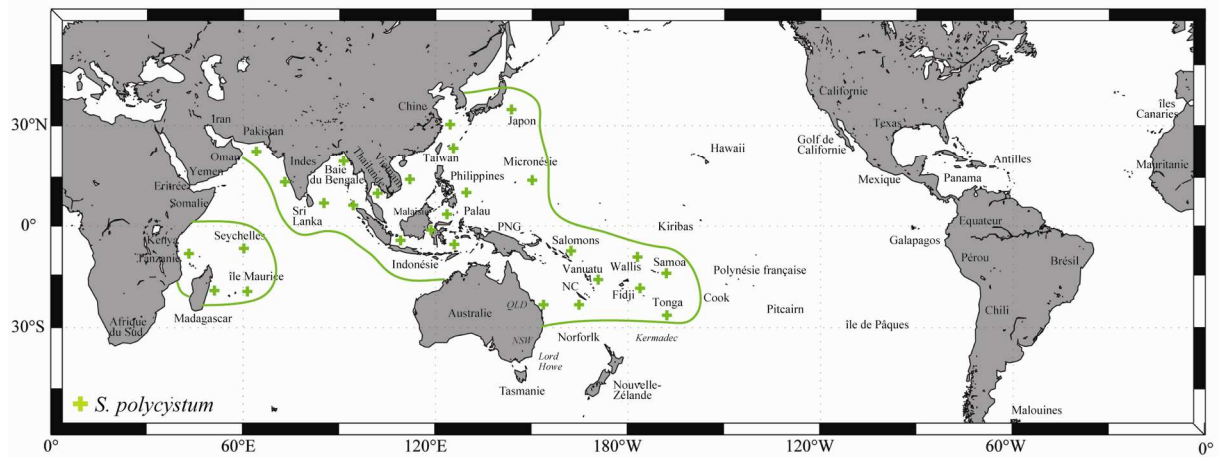
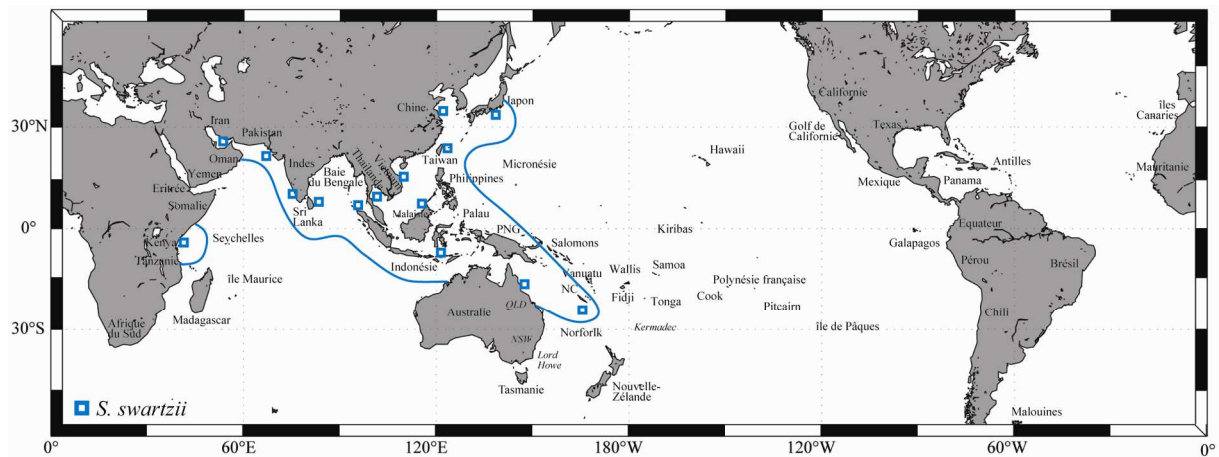
Analyse NJ basée sur l'alignement de 14 séquences de 630 pb de l'opéron *RubisCO* (*rbcL* partiel + espaceur + *rbcS* partiel). Bootstrap calculé pour 1000 répliques (indiqué si > 60%). Racine : *Turbinaria ornata*.

5. Annexe V. Distribution mondiale par espèces









## 6. Annexe VI. Liste des synonymies proposées

Récapitulatif des 52 nouvelles synonymies proposées au cours de la thèse signaler, = : synonyme hétérotypique.

Taxon	Synonym designation
<b><i>S. aquifolium</i> (Turn.) C. Ag.</b>	
<b>Basionyme:</b> <i>Fucus aquifolius</i> Turn.	
= <i>S. binderi</i> var. <i>incisifolia</i> Sond. ex Grun.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. biserrula</i> J. Ag.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. crassifolium</i> J. Ag.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. echinocarpum</i> J. Ag.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. anapense</i> Setch. et Gardn. in Setch.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. crassifolium</i> var. <i>samoensis</i> Grun.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. fonanonense</i> Setch. et Gardn.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. echinocarpum</i> var. <i>vitiense</i> Grun.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. heterocystum</i> Mont.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. odontocarpum</i> Sond.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. oocyste</i> J. Ag.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. spathulaefolium</i> var. <i>neocaledonica</i> Grun.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
<b><i>S. carpophyllum</i> J. Ag.</b>	
= <i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
= <i>S. flavicans</i> var. <i>moretonensis</i> f. <i>glaucophylla</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
<b><i>S. decurrens</i> (R. Brown ex Turn.) C. Ag.</b>	
<b>Basionyme:</b> <i>Fucus decurrens</i> R. Brown ex Turn.	
= <i>S. boryi</i> C. Ag.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
= <i>S. boryi</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>neocaledonica</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
<b><i>S. ilicifolium</i> (Turn.) C. Ag.</b>	
<b>Basionyme:</b> <i>Fucus ilicifolius</i> Turn.	
= <i>S. cristaefolium</i> C. Ag.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. droserifolium</i> Bory	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. ilicifolium</i> var. <i>oocystoides</i> Grun.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. ilicifolium</i> var. <i>venusta</i> Grun.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. turbinatifolium</i> Tseng et Lu	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
<b><i>S. obtusifolium</i> J. Ag.</b>	
= <i>S. divaricatum</i> Grev. var. <i>chilensis</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. hawaiiensis</i> Doty & Newh.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. obtusifolium</i> J. Ag. var. <i>chamberlainii</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. obtusifolium</i> J. Ag. var. <i>lendigeroides</i> Grun	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. skottsbergii</i> Sjöst.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
<b><i>S. pacificum</i> Bory</b>	
= <i>S. bacciferum</i> J. Ag. var. <i>latiuscula</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. biserrula</i> J. Ag. f. <i>pacifica</i> (Bory) Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. boraborensense</i> (Grun.) Setch.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. cheirifolium</i> (Kütz.) var. <i>tahitense</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. mangarevense</i> (Grun.) Setch.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. obtusifolium</i> J. Ag. var. <i>boraborensense</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. sociale</i> (Grun.) Setch.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. tahitense</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. vulgare</i> var. <i>mangarevensis</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
= <i>S. vulgare</i> var. <i>socialis</i> Grun.	Mattio et al. 2008b (Chap. III.2.1)
<b><i>S. plagiophyllum</i> Mert. ex C. Ag.</b>	
= <i>S. stolonifolium</i> Phang et Yoshida	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
<b><i>S. polycystum</i> C. Ag.</b>	
= <i>S. cornigerum</i> Sond. ex Grun.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. gaudichaudii</i> Mont.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. elegans</i> Grev. nom. illeg.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. myriocystum</i> J. Ag.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. myriocystum</i> var. <i>elegans</i> (Grev.) Grun.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. myriocystum</i> f. <i>horridula</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)

= <i>S. spinuligerum</i> var. <i>fissifolia</i> f. <i>humilis littoralis</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
<b><i>S. polyphyllum</i> J. Ag.</b>	
= <i>S. polyphyllum</i> var. <i>horridula</i> Grun.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
= <i>S. torvum</i> J. Ag.	Mattio et al. in review a (Chap. III.2.2)
<b><i>S. spinuligerum</i> Sond.</b>	
= <i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>angustifolia</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
= <i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i> f. <i>asperrima</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
= <i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
= <i>S. spinuligerum</i> var. <i>stenophylla</i> f. <i>intermedia</i> Grun.	Mattio et Payri soumis (Chap. III.3.1)
<b><i>S. swartzii</i> C. Ag.</b>	
= <i>S. spathulaefolium</i> J. Ag.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)
= <i>S. wightii</i> Grev.	Mattio et al. in review b (Chap. III.1.1)

---

# Résumé

*Sargassum* C. Agardh est un genre appartenant à la classe des Phaeophyceae (algue brune). Ce genre est réparti mondialement et reconnu comme un des plus diversifiés de l'ordre des Fucales. Il est particulièrement bien représenté dans le Pacifique tropical et intertropical où il forme de grandes algueraies dont l'importance écologique et l'intérêt économique sont reconnus. Néanmoins, avec près d'un millier de taxons décrits depuis 200 ans, et une classification complexe et ancienne, identifier une espèce de *Sargassum* est une tâche difficile. La Nouvelle-Calédonie est répertoriée comme un des « hot-spots » de la biodiversité du genre *Sargassum*, pourtant les listes d'espèces disponibles pour cette région sont une compilation de travaux anciens et incomplets. La situation est comparable dans les autres îles du Pacifique Sud en particulier aux îles Salomon, à Fidji, au Vanuatu et en Polynésie française. Le but de cette étude était d'analyser la diversité du genre *Sargassum* de Nouvelle-Calédonie et des îles du Pacifique Sud dans le contexte biogéographique de l'Indopacifique. Pour atteindre cet objectif, une méthode combinée utilisant des analyses morphologiques et moléculaires des régions ADN nucléaire *ITS-2*, chloroplastique *RubisCO* et mitochondriale *cox3* a été utilisée sur des collections récentes provenant de plusieurs régions du bassin Pacifique. D'autre part, de nombreux spécimens types ont été examinés. La classification ainsi que la valeur taxonomique des caractères morphologiques traditionnellement utilisés ont été remis en question. Plus de 52 nouvelles synonymies sont proposées ainsi que des révisions significatives de la classification traditionnelle du sous-genre *Sargassum*, avec en particulier trois nouvelles sections et l'abandon des rangs taxonomiques inférieurs. Au terme de cette étude, il est proposé que le sous-genre *Sargassum* soit sous-divisé en cinq sections : (i) *Binderianae* (Grunow) Mattio et al., (ii) *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et al., (iii) *Polycystae* Mattio et Payri, (iv) *Sargassum* (= *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al.), et (v) *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell. Par ailleurs, la faible diversité génétique observée entre plusieurs taxons polymorphes appartenant à la sect. *Sargassum* est discutée. Des 67 épithètes recensées dans la littérature intéressant les îles du Pacifique Sud, seuls 14 taxons appartenant aux sous-genres *Sargassum* et *Phyllotrichia* sont finalement reconnus dans cette étude. La flore de *Sargassum* néo-calédonienne apparaît comme la plus riche des localités étudiées avec 12 taxons montrant une large répartition à l'échelle de l'Indopacifique. Plusieurs hypothèses concernant les régions ayant pu jouer un rôle de refuge durant le dernier maximum glaciaire et à partir desquelles se seraient dispersées et diversifiées les flores actuelles, sont discutées. Il en ressort que, le Pacifique Ouest pourrait représenter un refuge pour les sections *Ilicifoliae*, *Binderianae*, *Polycystae* et *Zygocarpicae*, et les sous-genres *Arthrophyucus*, *Bactrophyucus* et *Phyllotrichia*. À l'est du Pacifique le Golfe de Californie pourrait représenter un refuge pour la section *Sargassum*.

Mots clefs: distribution géographique, Phaeophyceae, phylogénie, *Sargassum*, taxonomie

# *Abstract*

*Sargassum* C. Agardh is a genus belonging to the class Phaeophyceae (brown algae). This genus is distributed worldwide and is recognized as one of the most diverse of the order Fucales. It is especially well represented in the tropical and intertropical Pacific where it forms large beds with a well known ecological importance and economic potential. However, with about a thousand taxa described during the last 200 years and a complex and old classification, *Sargassum* species are difficult to identify accurately. New Caledonia is recorded as one of the *Sargassum* biodiversity hot spots but species lists available for this region are old and incomplete. The situation is similar in other south Pacific islands, especially in the Solomon Islands, Fiji, Vanuatu and French Polynesia. The aim of this study was to analyse *Sargassum* diversity from New Caledonia and other Pacific islands in the Indopacific biogeographic context. To reach this goal, a method combining the analysis of morphology and nuclear *ITS-2*, chloroplastic *RubisCo*, and mitochondrial *cox3* DNA regions was used on new collections from several regions in the Pacific basin. In addition, numerous type specimens were examined. The subgenus *Sargassum*'s classification, as well as the taxonomic value of traditional morphological characters, were re-evaluated. Fifty-two new synonymies are proposed as well as significant revisions of the subgenus *Sargassum*'s traditional classification, especially three new sections and the abandon of lower taxonomic ranks. We propose that the subgenus *Sargassum* be divided into five sections as follows: (i) *Binderianae* (Grunow) Mattio et al., (ii) *Ilicifoliae* (J. Agardh) Mattio et al., (iii) *Polycystae* Mattio et Payri, (iv) *Sargassum* (= *Malacocarpicae* (J. Agardh) Abbott et al.), and (v) *Zygocarpicae* (J. Agardh) Setchell. The low genetic diversity observed between several polymorphic taxa of section *Sargassum* is discussed. In addition among the 67 epithets listed in the available literature for Pacific islands, only 14 taxa belonging to the subgenera *Sargassum* and *Phyllotrichia* are recognized in this study. The New Caledonian *Sargassum* flora appear as one of the richest among the studied localities with 12 taxa showing a large Indopacific distribution. Several hypotheses about the regions potentially involved as refuges during the Last Glacial Maximum, and from which actual floras could have dispersed and diversified, are discussed. The western Pacific region could represent a refuge for sections *Ilicifoliae*, *Binderianae*, *Polycystae* and *Zygocarpicae*, as well as subgenera *Arthrophyucus*, *Bactrophyucus* and *Phyllotrichia*. To the east, the Gulf of California could have played the role of a refuge for section *Sargassum*.

Key words: geographic distribution, Phaeophyceae, phylogeny, *Sargassum*, taxonomy