

Répartition des épiphytes *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm et *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy sur *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. en baie de Fundy (N.B., Canada).\*

André Cardinal et Véronique Lesage  
GIROQ, Département de biologie, Université Laval  
Québec, QC, G1K 7P4, Canada

**Résumé :** L'abondance de *Pilayella littoralis* et de *Polysiphonia lanosa*, deux des principaux épiphytes de *Ascophyllum nodosum*, a été mesurée en mai durant trois années consécutives, à deux sites d'exposition différente dans la baie de Fundy, N.B., Canada. *P. littoralis* est absent sur son hôte dans la partie supérieure du littoral. *P. lanosa* a une abondance comparable dans les parties supérieure et moyenne du littoral. *P. littoralis* est plus abondant dans le niveau inférieur que dans les deux autres et y domine *P. lanosa*. *P. lanosa* est plus abondant dans le mode battu. *P. littoralis* est retrouvé davantage dans la partie terminale d'*A. nodosum* alors que *P. lanosa* se distribue uniformément dans les parties médiane et terminale de son hôte. On suggère l'intervention des facteurs suivants pour expliquer de telles différences : la lumière, la disponibilité des sels nutritifs, l'agitation, la durée d'émersion et les modes de fixation de l'épiphyte.

**Abstract :** Distribution of the epiphytes *Pilayella littoralis* and *Polysiphonia lanosa* on *Ascophyllum nodosum* in the Bay of fundy.

The abundance of *Pilayella littoralis* and *Polysiphonia lanosa*, two of the major epiphytes of the fucale *Ascophyllum nodosum*, was measured in May of three consecutive years, at two sites of different exposures in the Bay of Fundy (N.B. Canada). *P. littoralis* is absent on the host in the upper part of the littoral. *P. lanosa* has a similar abundance in the upper- and mid-littoral. *P. littoralis* is more abundant in the lower littoral and outgrows *P. lanosa*. *P. lanosa* is more abundant at the exposed site. *P. littoralis* grows more profusely on the terminal parts of *A. nodosum*, while the abundance of *P. lanosa* is similar on the median and terminal parts of its host. The following factors have been taken into account in the interpretation of the differences : light, nutrients availability, exposure, lenght of emersion periods and type of fixation on the host.

## INTRODUCTION

Le mode de vie épiphytique est très largement répandu chez les algues marines benthiques ; c'est un phénomène qui va de la relation spécifique obligatoire entre l'épiphyte et son hôte, à la simple recherche d'un substrat suffisamment solide pour assurer la fixation et l'éventuel développement de l'envahisseur. Ce mode de vie est, il va de soi, généralement avantageux pour l'épiphyte qui voit ainsi se multiplier les surfaces de colonisation qui lui sont offertes.

*Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy et *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. sont deux épiphytes régulièrement rencontrés sur *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol., une fucale qui constitue incontestablement la plus grande partie de la biomasse algale médiolittorale en baie de Fundy. Plusieurs autres espèces se fixent aussi sur *A. nodosum* (e.g. *Palmaria palmata* (L.)

---

\* Contribution au programme du Groupe interuniversitaire de recherches océanographiques du Québec (GIROQ).

Kuntze, *Porphyra miniata* (Ag.) Ag., *Enteromorpha* spp. *Ulvaria obscura* (Kütz.) Gayral, *Spongomerpha arcta* (Dyllw.) Kütz., mais jamais aussi régulièrement et abondamment que les deux premiers. *Elachista fucicola* (Velley) Aresch. est un autre épiphyte obligatoire qui se développe abondamment sur *A. nodosum* mais dont il ne sera pas tenu compte dans la présente discussion étant donné sa taille nettement plus réduite.

On a accordé beaucoup d'attention à *P. lanosa*, à cause du type de relation étroite qu'il entretient avec son hôte ; on le retrouve d'ailleurs presque exclusivement sur cette espèce. Cette relation a été qualifiée d'hémaparasitisme (Chapman, 1962, Citharel, 1972) à cause du fait que, même si le thalle adulte de *P. lanosa* conserve toute son autonomie sur le plan de ses activités photosynthétiques, lors des premiers stades de son développement ses rhizoïdes de fixation forment un réseau complexe qui envahit, digère et incorpore les tissus de son hôte, *A. nodosum*, au point où cette phase initiale semble essentielle au développement ultérieur de *P. lanosa* (Citharel, 1972 ; Rawlence & Taylor, 1970).

Par contre, la présence régulière de *P. littoralis* sur *A. nodosum* a été l'objet de beaucoup moins d'attention, tout comme la présence simultanée de ces deux épiphytes. Pourtant, dès 1924, Knight observait une certaine spécificité dans la relation *P. littoralis/A. nodosum* et avançait même l'hypothèse d'une relation hôte-parasite entre *P. littoralis* et certaines espèces de Fucales, dont *A. nodosum*, tant la régularité de leur association était frappante. Les observations de van den Ende & van Oorschot (1963) sur les étroites relations entre *P. littoralis* et une autre fucale, *Hymanthalia elongata* (L.) S.F. Gray, soit un transfert beaucoup plus important de 32p entre l'hôte et *P. littoralis* qu'avec d'autres épiphytes tels *Palmaria palmata*, *Ceramium rubrum* (Huds.) Ag. et *Ulva lactuca* L., sont peut être également révélatrices.

Sur les côtes de la baie de Fundy, ces deux espèces sont rencontrées très régulièrement sur *A. nodosum* et leur abondance est parfois spectaculaire au point de recouvrir entièrement le thalle de l'hôte. Par ailleurs, nous avons observé que, selon la section du thalle de l'hôte, de même que les niveaux et les modes qu'il occupe, l'abondance relative des deux espèces variait considérablement. Sur les côtes de Nouvelle-Écosse (Canada), Garbary & Gaulam (1989) ont déjà noté une augmentation de la biomasse de *P. lanosa* depuis le haut vers le bas du littoral, quoiqu'il y ait une diminution de cette biomasse à la limite inférieure de distribution d'*A. nodosum*. Par ailleurs, Lobban & Baxter (1983) ont précisé la répartition de *P. lanosa* selon les différentes sections de la plante hôte et en ont conclu que sa plus grande abondance se retrouvait dans les régions distales d'*A. nodosum*.

Quoiqu'il en soit, ce phénomène d'épiphytisme sur *A. nodosum*, comme sur d'autres hôtes, entraîne de toute évidence des conséquences souvent néfastes pour l'hôte (D'Antonio, 1985). Ainsi, la surface du thalle d'*A. nodosum* offerte à l'action de l'eau est multipliée par un important facteur et favorise l'arrachement lors de conditions de brassage violent (Dayton, 1975). La multiplication des épiphytes, et plus particulièrement celle de *P. littoralis* dont les thalles flexueux pouvant atteindre 50 cm s'étalent en un voile parfois très dense, provoque un tamisage de la lumière (Sand-Jensen, 1977), vitale pour le développement des parties végétatives des thalles d'*A. nodosum* et de ses appareils reproducteurs ;

ces structures reproductrices peuvent également voir leur efficacité considérablement réduite lorsque ces épiphytes s'installent directement sur elles. On peut également souligner que, surtout dans le cas de *P. lanosa*, l'arrachement de l'épiphyte laisse sur l'hôte des cicatrices propices à l'envahissement par d'autres épiphytes ou organismes brouteurs qui provoqueront à la longue des nécroses qui peuvent devenir fatales en créant des points de faiblesse favorisant la brisure du thalle. Enfin, cette surabondance d'épiphytes, particulièrement de *P. littoralis* dont la biomasse peut être très importante, peut réduire considérablement la quantité de sels nutritifs disponibles pour l'hôte. Par contre, la présence d'une telle couverture peut présenter certaines caractéristiques bénéfiques, telle une protection contre des rayons lumineux parfois trop violents, photoprotection, ou encore en soustrayant la plante porteuse à la dessication en la recouvrant lors des périodes d'exondation.

Étant donné donc le peu d'informations disponibles sur le comportement de ces deux épiphytes sur *A. nodosum*, plus particulièrement de *P. littoralis*, nous croyons pertinent de communiquer nos observations sur leur distribution différentielle en fonction, d'une part, de la section de l'hôte occupée et, d'autre part, du degré d'agitation auquel la population d'*A. nodosum* et de ses épiphytes est soumise et du niveau sur le littoral qu'elle occupe.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude porte sur une population d'*A. nodosum* de Pointe Letite (Nouveau-Brunswick, Canada), sur la côte sud de la baie de Fundy. Les observations ont été faites au début de mai de 1989 à 1991.

A tous les mètres de dénivellation, dans l'espace occupé par *A. nodosum*, 7 (1989) ou 10 (1990-1991) individus d'*A. nodosum* portant indistinctement l'un ou l'autre ou les deux épiphytes étaient récoltés au hasard en détachant leur disque de fixation du substrat et ramenés au laboratoire pour analyse. Un tel échantillonnage était répété dans deux endroits sis à proximité l'un de l'autre, le premier nettement plus (mode battu) et l'autre moins (mode abrité) exposé à l'action des vagues.

Au laboratoire, après avoir inscrit la longueur de chacun des plants d'*A. nodosum*, l'estimation de la couverture sur l'hôte des deux principaux épiphytes (*P. lanosa* et *P. littoralis*) était obtenue en utilisant cinq cotes d'abondance, la cote 5 représentant une couverture quasi-complète et la cote 0 l'absence. Afin d'obtenir une estimation de la répartition des épiphytes sur les différentes parties de la plante, les observations de couverture étaient faites en distinguant les tiers proximal, médian et distal d'*A. nodosum*.

Par la suite, toutes les comparaisons entre les moyennes ont été effectuées grâce au test non paramétrique de "U" de Wilcoxon Mann Whitney. Chacun des "p" obtenus a été corrigé pour les groupes liés. Étant donné que, selon le mode, la dénivellation entre les limites supérieure et inférieure d'*A. nodosum* pouvait atteindre en moyenne 5 mètres, nous avons regroupé les données selon trois niveaux seulement, les niveaux supérieur (le premier mètre de dénivellation), moyen (l'espace intermédiaire) et inférieur (le dernier mètre de dénivellation).

## RÉSULTATS

Nous avons observé que la pente est beaucoup plus douce dans le mode abrité que dans le mode battu et que la zone de balancement des marées s'étend respectivement sur 42 et 23 m et que sa dénivellation passe de 5,5 à 7 m. Les plans d'*A. nodosum* sont de taille très sensiblement plus grande en milieu abrité qu'en milieu battu (Fig. 1) dans la partie médiane du littoral, alors que des individus de plus petite taille se rencontrent aux extrémités de la zone de distribution et ne présentent pas de différence significative entre eux, entre les deux modes.

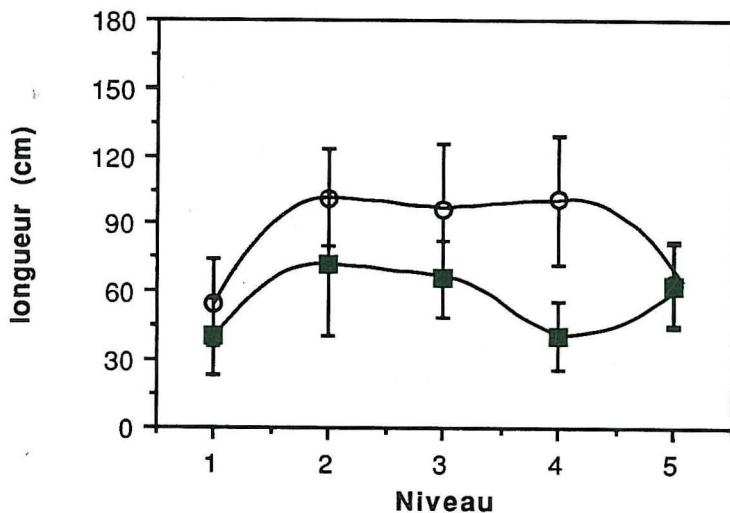


Fig. 1 : Courbe illustrant la variation de la longueur des plants d'*A. nodosum* selon les modes (○) abrité et (■) battu. Le niveau 1 correspond au niveau inférieur de la distribution d'*A. nodosum*.

*P. littoralis* est pratiquement exclu de la partie supérieure du littoral (Fig. 2 a) ; seuls quelques petits individus ont été observés sporadiquement et dans le mode abrité seulement. *P. littoralis* est rencontré de façon plus fréquente ( $p = 0.0001$ ) dans la partie médiane du littoral en milieu abrité qu'en milieu battu (Fig. 2 a) ; les valeurs ne diffèrent toutefois pas significativement entre les deux modes dans la partie inférieure. Dans les deux modes, *P. littoralis* est nettement plus abondant dans le niveau inférieur que dans les deux autres ( $p = 0.0001$ ) (Fig. 3 a).

On n'observe pas de différence significative dans l'abondance de *P. lanosa* entre les niveaux supérieur et moyen dans les deux modes (Fig. 2 b). Par contre, l'abondance de *P. lanosa* est moins grande dans le niveau inférieur que dans le niveau moyen dans les deux modes [ $p = 0.04$  (battu) et  $0.0001$  (abrité)] (Fig. 2 b). Enfin, on observe davantage de *P. lanosa* dans les trois niveaux dans le mode battu que dans le mode abrité [ $p = 0.0001$ ]

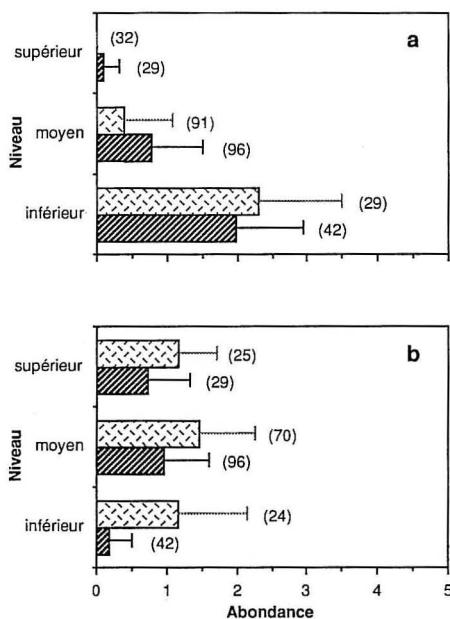


Fig. 2. Abondance de (a) *P. littoralis* et (b) *P. lanosa* selon le niveau occupé dans chacun des deux modes : (▨) abrité et (▨) battu. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'échantillons.

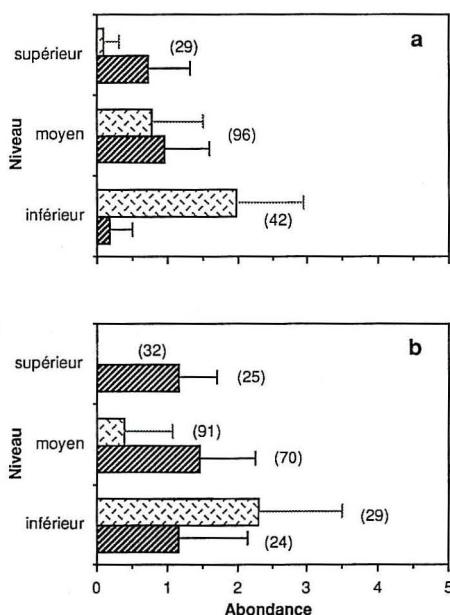


Fig. 3 : Abondance relative de (▨) *P. lanosa* et (▨) *P. littoralis* dans chacun des modes (a) abrité et (b) battu. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'échantillons.

(moyen et inférieur) 0.01 (supérieur)] (Fig. 3 b).

Lorsque nous considérons la fréquence d'apparition des deux espèces, nous notons que *P. littoralis* est rencontré nettement plus fréquemment ( $p = 0.0001$ ) que *P. lanosa* dans le niveau inférieur des deux modes (Figs. 3 a, 3 b).

Quel que soit le mode, il existe une différence significative dans l'abondance de *P. littoralis* entre le premier (section proximale) et le troisième tiers (section distale) de l'hôte ( $p = 0.0001$ ) (Fig. 4 a, 4 b) et, dans le mode abrité, entre le deuxième et le troisième tiers ( $p = 0.0001$  [niveau moyen], 0.003 [niveau inférieur]) (Fig. 5 a).

Contrairement à ce que l'on peut observer pour *P. lanosa*, *P. littoralis* n'est à peu près pas retrouvé fixé à la partie proximale d'*A. nodosum* et devient graduellement plus important dans les tiers médian puis distal, cette différence s'avérant hautement significative dans le mode abrité. *P. lanosa* pour sa part présente une différence significative quant à son abondance entre le premier et le troisième tiers dans le littoral moyen ( $p = 0.0001$ ) dans les deux modes (Fig. 5 a, 5 b), mais pas de telle différence entre le deuxième et le troisième tiers, sauf dans la partie médiane du littoral battu ( $p = 0.04$ ) (Figs. 5 a, 5 b). Enfin, pour l'ensemble des populations dans les deux modes, on ne note pas de différence dans l'abondance de *P. lanosa* ( $p = 0.2593$ ) entre les sections médiane et distale de l'hôte, mais une différence significative dans celle de *P. littoralis* ( $p = 0.0001$ ) (Fig. 6 a, 6 b).

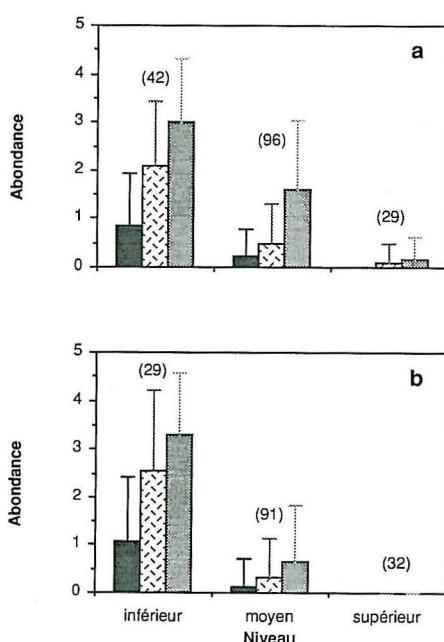


Fig. 4 : Variation de l'abondance de *P. lanosa* en fonction du niveau dans les deux modes, (a) abrité et (b) battu, ainsi que selon la section occupée sur l'hôte, (■) proximale, (▨) médiane et (▨) distale.

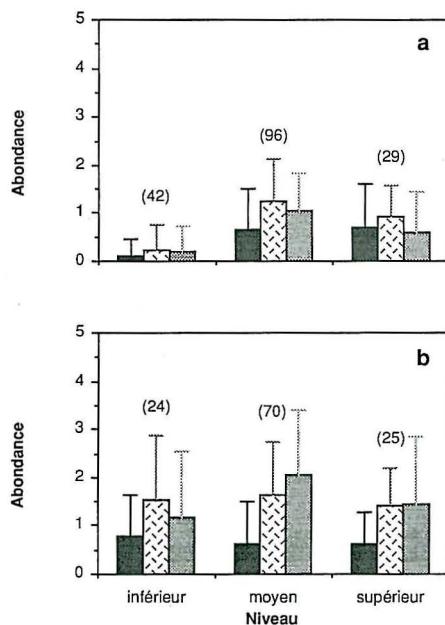


Fig. 5 : Variation de l'abondance de *P. littoralis* en fonction du niveau dans les deux modes, (a) abrité et (b) battu, ainsi que selon la section occupée sur l'hôte, (■) proximale, (▨) médiane et (▨) distale.

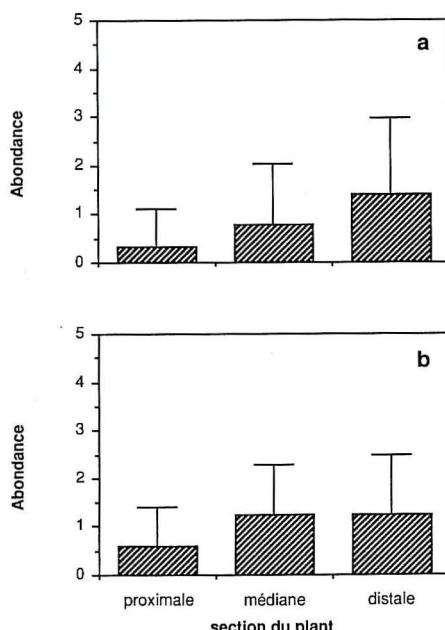


Fig. 6 : Distribution de l'ensemble de la population de (a) *P. littoralis* (n = 319) et (b) *P. lanosa* (n = 286) en fonction de la section occupée sur *A. nodosum*.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La taille plus grande d'*A. nodosum* en mode abrité qu'en mode battu a déjà été mise en évidence, entre autres par Cousens (1985) sur les côtes de Nouvelle-Écosse (Canada) et Keser *et al.*, (1981) sur celles du Maine (USA). Nos données confirment donc que *A. nodosum* trouve, en mode abrité, des conditions qui lui permettent d'atteindre des biomasses plus importantes.

L'exclusion de *P. littoralis* de la partie supérieure du littoral est fort vraisemblablement due à des périodes d'émersion trop prolongées, le thalle délicat de *P. littoralis* ne pouvant supporter des conditions aussi rigoureuses. Une moins grande abondance d'épiphytes dans cette partie du littoral a d'ailleurs été mise en évidence pour d'autres espèces par Arrontes (1990) et D'Antonio (1985), et ce pour la même raison. Dans la partie médiane du littoral, la plus grande abondance de *P. littoralis* dans le mode abrité relèverait de sa moins grande habileté à résister à l'action violente des vagues qui se fait sentir de façon plus prolongée dans le littoral moyen (Denny, 1985). Knight (1924) a également démontré que *P. littoralis* trouvait ses conditions optimales de développement en mode abrité. L'exposition de plus courte durée à ce stress physique dans le littoral inférieur, couplée à de plus longues périodes d'immersion, expliquent que *P. littoralis* semble trouver là ses conditions optimales de développement.

Même si certains travaux (Ende & Oorschot, 1963) menés à Roscoff (Bretagne, France) suggèrent que les thalles de *P. littoralis* pénètrent solidement les tissus d'une autre fucale, *Hymenialia elongata*, il n'existe à notre connaissance pas de démonstration que ce soit le cas dans sa relation avec *A. nodosum*. Cette ectocarpale se fixerait plutôt superficiellement à la surface de son hôte par ses rhizoïdes, dès ses premiers stades de développement, et ce serait là son mode d'attachement normal. Le type d'échanges ioniques décrit par Ende & Oorschot (1963) entre *P. littoralis* et *H. elongata* n'a toutefois pas non plus été mis en évidence entre *P. littoralis* et *A. nodosum*. *P. littoralis* serait donc fixé superficiellement à son hôte et serait ainsi davantage sujet au détachement ou à la brisure, son thalle étant nettement plus délicat que celui de *P. lanosa*. La présence de *P. littoralis* sur à peu près tout autre substrat disponible (autres algues, pierres, bois, etc.) démontre en quelque sorte l'absence de sélection d'où un très grand opportunisme expliquant son omniprésence.

La plus grande abondance de *P. lanosa* en mode battu qu'en mode abrité dans les trois niveaux se justifie par l'adaptation de cette espèce à des conditions d'agitation plus violente, d'une part par un système de fixation plus ferme que celui de *P. littoralis* et, d'autre part, par sa morphologie nettement plus robuste et aussi, pour les niveaux supérieur et moyen, par la plus faible représentation de *P. littoralis* ce qui lui laisse ainsi plus d'espace de colonisation disponible. *P. lanosa* se fixe de façon préférentielle sur les frondes endommagées et dans les aisselles des ramifications d'*A. nodosum*. Or il est bien établi que les blessures (Lobban & Baxter, 1983) et les ramifications (Cousens, 1982) sont plus nombreuses sur les plants d'*A. nodosum* dans le mode battu et on peut trouver là l'explication à la plus grande abondance de *P. lanosa* dans ce mode.

Ces mêmes arguments peuvent également justifier, à l'inverse, la moins grande abondance de *P. lanosa* dans le niveau inférieur que dans le niveau moyen dans les deux modes - phénomène observé également par Garbary & Gaulam (1989) -, l'agitation de l'eau, moins grande à ce niveau, permettant l'installation en force de *P. littoralis*, phénomène très évident dans nos données, et donnant ainsi peu d'opportunité pour la fixation des germinations de *P. lanosa*.

La quasi-absence de *P. littoralis* sur la section proximale d'*A. nodosum* et son abondance croissante jusqu'à sa partie distale, plus évidente en mode abrité qu'en mode battu, peut se justifier par la lumière très tamisée atteignant la section proximale, la présence du canopée fourni par les parties supérieures d'*A. nodosum* et ses épiphytes interdisant en grande partie la pénétration de la quantité essentielle de lumière nécessaire au développement normal de *P. littoralis*. On pourrait également faire entrer en ligne de compte le fait que, sous l'importante biomasse représentée par le canopée d'*A. nodosum* et de ses épiphytes, la disponibilité en sels nutritifs pourrait être considérablement réduite, une grande partie ayant été préalablement assimilée par ce canopée. Pour la partie médiane de l'hôte, la même raison pourrait prévaloir en milieu abrité car, en milieu battu, l'agitation plus grande permet de déplacer régulièrement le canopée et la pénétration de quantités suffisantes de lumière pour assurer le développement de *P. littoralis*. Pour ce qui est de *P. lanosa*, la différence également généralement notée entre la section distale et la partie médiane dans les deux modes pourrait s'expliquer avec les mêmes arguments que pour *P. littoralis*.

Lorsque l'on considère l'ensemble des populations des deux modes, l'absence de différence entre la colonisation par *P. lanosa* sur les tiers médian et distal, et la présence d'une très nette distinction pour *P. littoralis* est, à notre sens une très bonne démonstration du besoin en lumière de *P. littoralis*. *P. lanosa*, une rhodophyte peut beaucoup mieux résister sous une lumière tamisée, grâce entre autres à ses pigments. La plus grande abondance de *P. lanosa* dans le tiers proximal serait un argument additionnel en ce sens. Aussi, il est vraisemblable que le fait d'être attaché à la partie supérieure de l'hôte évite le frottement par les branches d'*A. nodosum* et ainsi l'arrachement ou la brisure d'une algue flexueuse comme *P. littoralis* ; *P. lanosa* plus robuste, est beaucoup plus en mesure de résister à cette abrasion.

Les observations que nous avons présentées ici ne portent que sur une période de l'année, le printemps. A cette période, *P. littoralis* produit des éléments reproducteurs (Cardinal, 1964) alors que les populations de *P. lanosa* n'ont pas encore atteint leur pleine maturité (observations personnelles ; Lobban & Baxter, 1983 ; Dowe & Kaczmarska, 1991). Nous ne sommes donc pas en mesure de décrire la situation durant les autres parties de l'année. Il serait intéressant de le faire, d'autant plus que Knight (1924) a remarqué, sur les côtes de Grande Bretagne, une succession intéressante dans les populations de *P. littoralis*. Elle a en effet observé qu'après avoir fortement colonisé *A. nodosum* tôt au printemps, cet épiphyte envahissait conséutivement par la suite les cryptes pilifères de *Fucus vesiculosus* (L.) puis *Fucus serratus* (L.), des fcales que l'on trouve respectivement dans des modes et situations de plus en plus abrités. A l'automne, *P. littoralis*, ne pouvant se maintenir avec l'action des vagues plus intense, est presque disparu des thalles d'*A. nodosum*, ce

qui laisse place à la fixation et au développement de nouveaux individus de *P. lanosa* alors fertiles. Il est vraisemblable qu'une telle situation existe également sur les côtes de la baie de Fundy.

En somme, la présence régulière de *P. littoralis* sur *A. nodosum* a indiscutablement une très grande importance, même si l'on ne lui a pas accordé beaucoup d'attention jusqu'à maintenant, tout l'intérêt étant accordé aux hémi-parasites *P. lanosa* et *E. fusicola*. *P. littoralis* pourrait, même si son mode de fixation est plus superficiel, provoquer pour les populations d'*Ascophyllum* et des autres fucales des dommages d'autres natures, plus considérables que ceux engendrés par les blessures causées par la pénétration de *P. lanosa* dans les tissus de son hôte. Ces dommages seront fonction de la situation d'*Ascophyllum* sur les lit-toraux qu'il colonise.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Conseil des Recherches en Sciences naturelles et en Génie du Canada, de même que le Fonds pour la Formation de chercheurs et l'Aide à la Recherche du Québec, dont le support financier accordé à A. Cardinal a permis la réalisation de cette étude.

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARRONTES, J., 1990. Composition, distribution on host, and seasonality of epiphytes on three intertidal algae. *Bot. mar.*, 33 : 205-211.
- CARDINAL, A., 1964. Étude sur les ectocarpacées de la Manche. *Beih. Nova Hedw.*, 15 : 1-86 and 41 unpaginated plates.
- CHAPMAN, V.J., 1962. The algae. Macmillan & Co Ltd, New York. 472 pp.
- CITHAREL, J., 1972. *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy est-il un simple épiphyte ? *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274 : 1904-1906.
- COUSENS, R., 1982. The effect of exposure to wave action on the morphology and pigmentation of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Joli in southeastern Canada. *Bot. mar.*, 25 : 191-195.
- COUSENS, R., 1985. Frond size distributions and the effects of the algal canopy on the behaviour of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le jolis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 92 : 231-249.
- D'ANTONIO, C., 1985. Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Ag. : negative effects on the host and food for herbivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86 : 197- 218.
- DAYTON, P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 45 : 137-159.
- DENNY, M.W., 1985. Wave forces on intertidal organisms : a case study. *Limnol. & Oceanogr.*, 30 : 1171-1187.
- DOWE, L. & I. KACZMARSKA, 1991. Reproductive periodicity and fecundity of a red alga *Polysiphonia lanosa*. *J. Phycol.*, 19, 27 (3), suppl.
- ENDE, G. VAN DEN & R. VAN OORSCHOT, 1963. Weitere Beobachtungen über den Epiphytenbewuchs von *Hymanthalia elongata* (L.) S.F. Gray. *Botanica marina*, 5 : 111-120.
- GARBARY, D.J. & A. GAULAM, 1989. The *Ascophyllum*, *Polysiphonia*, *Mycosphaerella* symbiosis. I. Population ecology of *Mycosphaerella* from Nova Scotia. *Botanica marina*, 32 : 181- 186.
- KNIGHT, M., 1924. Studies in the ectocarpaceae. 1. The life-history and cytology of *Pilayella littoralis* Kjellm. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 53 : 343-360.

- LOBBAN, C.S. & D. M. BAXTER, 1983. Distribution of the red algal epiphyte *Polysiphonia lanosa* on its brown algal host *Ascophyllum nodosum* in the Bay of Fundy, Canada. *Bot. mar.* 26 : 533-538.
- RAWLENCE, D.J. & A.R.A. TAYLOR, 1970. The rhizoids of *Polysiphonia lanosa*. *Can. J. Bot.*, 48 : 607-611.
- SAND-JENSEN, K., 1977. Effects of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquat. Bot.*, 3 : 55-63.