



## Etude de la phénologie de la reproduction de la Rhodophyceae *Palmaria palmata* le long des côtes françaises de la Manche

Line LE GALL<sup>1,a</sup>, Estelle DENIAUD<sup>2</sup> et Anne-Marie RUSIG<sup>1,\*</sup>

(1) Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines, Phycologie, Université de Caen,  
BP 5186, 14032 Caen Cedex, France.

\*Auteur correspondant : Fax: 33 1 02 31 53 80 09. E-mail: amrusig@ibfa.unicaen.fr

<sup>a</sup>Adresse actuelle : CEMAR, Dept of biology, Mail Service # 45111, University of New Brunswick, Fredericton,  
NB, E3B 6E1, CANADA

(2) Unité de Recherche sur les Polysaccharides, leurs Organisations et Interactions, Institut National de la Recherche  
Agronomique, Rue de la Géraudière BP 71627, 44316 Nantes Cedex, France

**Résumé :** Dans la zone intertidale rocheuse de l'Atlantique Nord, *Palmaria palmata* est l'une des macroalgues rouges dont la biomasse est la plus importante. Cette Rhodophyceae présente plusieurs intérêts économiques et fait l'objet d'une exploitation, il semble donc important d'évaluer l'état des stocks et d'étudier la dynamique de ses populations. Ainsi, une étude phénologique de quatre populations de *P. palmata* a été réalisée le long des côtes françaises de la Manche. Ces travaux ont permis d'établir que les sporophytes et les gamétophytes mâles sont fertiles en automne et en hiver ; cependant la grande majorité des thalles est stérile tout au long de l'année. Des variations importantes concernant la capacité et les périodes de reproduction ont été mises en évidence entre les trois sites échantillonnés. La fertilité des thalles, plus précoce en Manche Ouest qu'en Manche Est, est probablement en relation avec le gradient d'amplitude thermique des eaux. La capacité annuelle de reproduction est forte à Roscoff, moyenne au Cap Lévy et faible à Saint Aubin.

**Abstract:** *Phenological study of the reproduction of the Rhodophyceae Palmaria palmata along the French coast of the English Channel.* In the rocky, intertidal level of the North Atlantic coast, *Palmaria palmata* is in terms of biomass, one of the most important Rhodophyceae. This economically interesting seaweed is harvested for several applications, and it is therefore important to evaluate algae stocks and to study population dynamics. Hence, a phenological study of four populations of *P. palmata* was undertaken along the french coast of the English Channel. We were able to establish that some sporophytic and male gametophytic plants were fertile in fall and winter, while the majority of plants remained sterile during the whole year. Data have shown wide variations between the three sites studied regarding timing and the capacity of annual reproduction. Thallus fertility occurs earlier in the Western part of the English Channel than in the Eastern part, which could be explained by the differing water temperature gradient. The annual reproduction capacity is high at Roscoff, medium at Cap Lévy and weak at St Aubin.

**Keywords:** *Palmaria palmata*, Phenology, Fertility, English Channel, Ecology

### Introduction

Reçu le 20 février 2004 ; accepté après révision le 20 août 2004.

Received 20 February 2004; accepted in revised form 20 August 2004.

D'un point de vue écologique, les macroalgues constituent l'une des composantes principales des écosystèmes marins

littoraux rocheux. Pour comprendre la dynamique de ces peuplements benthiques, il est donc capital de connaître leurs périodes de croissance et de reproduction (Kain, 1986). Généralement, l'étude des communautés algales benthiques se limite à des données floristiques et à l'estimation de la biomasse. L'approche phénologique, qui consiste à étudier les répercussions des fluctuations climatiques saisonnières sur les phénomènes biologiques, n'a été jusqu'alors que rarement entreprise (Cecere et al., 2000 ; Reis & Yoneshigue, 2000 ; Rodriguez-Prieto & Vergés, 2001). L'absence de telles données est regrettable car l'étude de la saisonnalité de la reproduction et de l'alternance de phases nucléaires est fondamentale pour la compréhension des phénomènes tels que le recrutement de nouveaux individus dans une population, la colonisation de substrats vierges et la dynamique des assemblages qui occupent ces nouveaux habitats (Rindi & Cinelli, 2000).

*Palmaria palmata* (Linnaeus) Kuntze 1891 est l'une des principales espèces d'algues rouges des communautés benthiques de l'Atlantique Nord ; cependant, peu d'informations sont disponibles sur les modalités de croissance et les périodes de reproduction de cette Rhodophyceae (Van der Meer & Todd, 1980 ; Dion, 1986 ; Kain, 1986 ; Gunnarson & Ingolfsson, 1995). Une étude récente (Faes & Viejo, 2003) décrit la structure et la dynamique de la population de *P. Palmata* d'Estaño située dans les Asturias (Espagne). Cependant, le site étudié étant proche de la limite de répartition de l'espèce le long des côtes Atlantique européennes, les données démographiques obtenues au cours de cette étude ne peuvent être extrapolées à l'écosystème particulier que constitue la Manche.

Outre son importance écologique, *P. palmata* présente un intérêt économique. Cette espèce est une source potentielle de phycoérythrine, un pigment de haute valeur ajoutée utilisé dans l'industrie biotechnologique (Galland-Irmouli et al., 2000). Elle est aussi traditionnellement consommée sous forme d'algue sèche en raison notamment de sa richesse protéique (Morgan et al., 1980 ; Galland-Irmouli et al., 1999). Ainsi, en Europe, *P. palmata* fait partie de la douzaine d'espèces de macroalgues autorisées pour l'alimentation humaine (Darcy Vrillon, 1993). Par ailleurs, elle fait l'objet d'une exploitation comme algue fourrage pour l'aquaculture et récemment, la culture de *P. palmata* à partir de spores a été mise au point pour approvisionner les éclosseries d'ormeaux (Le Gall et al. 2004). Pour gérer les ressources naturelles, la connaissance de la biologie des algues d'importance économique est essentielle (Wikfors & Ohno, 2001). Il est en particulier nécessaire de déterminer les cycles de reproduction afin de contrôler les périodes et l'importance des récoltes pour ne pas compromettre le recrutement de nouveaux individus.

Dans les régions tempérées et polaires, la plupart des algues ont un cycle de vie à caractère saisonnier marqué,

probablement régulé par des facteurs environnementaux contrastés qui gouvernent directement la majorité des activités physiologiques de l'organisme (Rindi & Cinelli, 2000). Afin de vérifier si le développement de *P. palmata* est aussi influencé par les saisons, nous avons entrepris un suivi de la phénologie de cette espèce sur trois sites répartis le long des côtes françaises de la Manche. Le cycle biologique de *P. palmata* étant haplo-diplophasique (Van Der Meer & Todd, 1980), chaque génération peut être définie comme un stade phénologique. Cependant, avant la différentiation sexuelle, les gamétophytes mâles et les sporophytes sont isomorphes. Ainsi, aucun caractère ne permet de différencier les frondes non matures ; toutefois, parmi les thalles fertiles une observation visuelle permet de distinguer les deux générations. Nous avons exclu de cette étude les gamétophytes femelles en raison de leur taille microscopique (généralement inférieure à 200 µm) et de leur fugacité (quelques semaines).

Le choix des sites sur la côte française de la Manche a été effectué principalement en fonction de la disponibilité de données antérieures à cette étude sur les populations de *Palmaria palmata*. Au cours des vingt dernières années, deux études ont porté respectivement sur les sites de Roscoff (Dion, 1986) et Luc-sur-Mer (Aidara, 1997). Malheureusement, la flore de Luc-sur-Mer s'étant considérablement dégradée ces dernières années, notre choix s'est reporté sur le site de Saint Aubin-sur-Mer situé à 3,5 km plus à l'Ouest. Pour tenir compte de la barrière géographique formée par le Cotentin qui sépare les eaux de la Manche Est de celles de la Manche Ouest, un troisième prélèvement a été réalisé sur la face Nord de la presqu'île, au Cap Lévy. Outre sa situation stratégique à la frontière de la Manche Ouest et Est, le Cap Lévy présente la particularité d'être un milieu fortement battu.

L'objet de cette étude consistait à définir trois stades phénologiques pour *P. palmata* puis déterminer le stade de frondes provenant de trois populations pour évaluer la saisonnalité de la reproduction le long des côtes françaises de la Manche.

## Matériels et méthodes

Les échantillons de *P. palmata* ont été récoltés chaque mois sur trois sites situés le long des côtes de la Manche, entre mai 2001 et juin 2002, lors des basses mers de vive eau.

### Caractéristiques des sites étudiés

#### Roscoff (48°47'23" N, 4°20'11" O)

Située à l'Ouest de Roscoff, l'île de Sieck (commune de Santec, Finistère) est un bloc granitique à grains fins qui

s'élève de quelques dizaines de mètres dans l'anse formée par l'embouchure du Guillec. Cette vaste plage sableuse est largement ouverte aux vents d'Ouest à Nord-Ouest. La face Nord-Ouest de l'île, où ont été réalisées les récoltes, présente donc un mode extrêmement battu, particulièrement prononcé sur les pointes. Les thalles sont récoltés à la hauteur d'eau 2 m par rapport au zéro hydrographique.

#### *Cap Lévy (49°41'86" N, 1°28'45" O)*

Au Cap Lévy (commune de Fermanville, Manche), l'estran rocheux constitué de blocs de granite du massif de Barfleur est très abrupt. De plus, ce site est fortement exposé aux courants de marée générés par le raz de Barfleur et aux vents dominants d'Ouest. Ce site présente un mode battu caractéristique où *P. palmata* s'étend dans l'étage médiolittoral et se poursuit jusque dans l'étage infralittoral qui est dominé par un champ de *Laminaria digitata* ((Hudson) J.V. Lamouroux 1813). Dans le cadre de cette étude, les thalles ont été récoltés à la limite supérieure des Laminaires (cote 1,60 m par rapport au zéro hydrographique).

#### *Saint-Aubin-sur-Mer (49°19'45" N, 0°23'19" O)*

A Saint-Aubin-sur-Mer (Calvados), le haut d'estran limité par la falaise du Cap Romain est essentiellement sableux, il se prolonge dès le médiolittoral par un platier rocheux constitué de calcaire de Ranville. A ce niveau, le mode est modérément battu et le platier est essentiellement recouvert de *Fucus serratus* (Linnaeus, 1753). Au bas de l'étage médiolittoral, le platier s'interrompt en formant de longs épis orientés Nord-Sud, puis l'estran devient sableux. De nombreux thalles de *P. palmata* se développent sur ces épis qui sont situés à la cote 1,50 m par rapport au zéro hydrographique. Ce site bénéficie du statut de Réserve Naturelle depuis 1984 en raison de l'intérêt géologique des récifs d'éponges calcaires.

#### *Définition des stades phénologiques*

Trois stades phénologiques ont été décrits pour classer les individus selon des critères morphologiques observables à l'oeil nu ou à la loupe binoculaire.

#### *Stade 1 : thalles indifférenciés*

Ce stade se caractérise par des individus ne présentant pas de structures reproductrices, il n'est alors pas possible de distinguer les gamétophytes des sporophytes. Les thalles indifférenciés correspondent à un ensemble de jeunes et vieux thalles. Les individus jeunes se caractérisent par une fronde fine et rouge clair, généralement de petite taille mais pouvant cependant à la fin des périodes de forte croissance atteindre les tailles maximales.

Les vieux thalles sont épais et rouge sombre, parfois abondamment recouverts d'épibiontes comme par exemple le bryozaire *Membranipora membranacea* (Linnaeus,

1767). Cependant, ils peuvent porter des proliférations marginales claires et parfois abondantes.

#### *Stade 2 : sporophytes*

Le thalle des jeunes sporophytes se caractérise par la présence de plages fertiles contenant les spores formant des marbrures brun rougeâtre. Généralement, les proliférations marginales ne sont fertiles qu'après la lame principale. Après l'émission des spores, les sporophytes se reconnaissent par la couleur jaunâtre des lames principales du thalle.

#### *Stade 3 : gamétophytes mâles*

Les gamétophytes mâles se caractérisent par des plages fertiles contenant des spermaties formant des marbrures blanches sur la lame principale du thalle. Ces thalles sont généralement rose vif et peu épais car la fertilité survient principalement chez les thalles jeunes.

#### *Suivi biométrique et phénologique*

L'échantillonnage a été réalisé pour chaque site une fois par mois lors des basses mers de vive eau. La technique consiste à prélever l'ensemble des thalles d'une taille supérieure à 1 cm situé sur une aire délimitée par un quadrat de 50 cm de côté positionné aléatoirement dans la zone d'étude. Si un minimum de 30 thalles récoltés n'est pas atteint, un second prélèvement est effectué sur une aire contiguë à la première. Au laboratoire, chaque thalle est mesuré dans sa plus grande longueur, la présence de proliférations est évaluée et le stade phénologique est déterminé par observation de la surface des thalles à l'œil nu, ou si nécessaire à la loupe binoculaire. Toutes les données récoltées ont été consignées dans une base de données qui recense près de 1900 individus pour l'ensemble de la période et des trois sites étudiés.

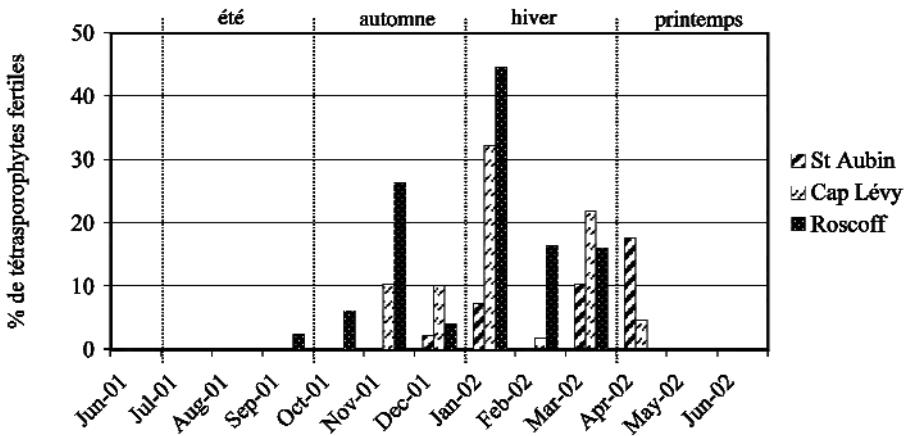
#### *Analyses statistiques des données de terrain*

Un test du Khi<sup>2</sup> a été réalisé afin de comparer les proportions des différents stades phénologiques en fonction du site étudié.

## Résultats

#### *Phénologie de la reproduction*

Les résultats de notre étude ont montré que le long des côtes françaises de la Manche, les thalles sporophytiques de *P. palmata* sont fertiles en période automnale et hivernale (Fig. 1). La reproduction commence dès la fin du mois de septembre à Roscoff, en novembre au Cap Lévy et en décembre à St Aubin. Pour chaque site, deux pics de fertilité sont nettement visibles (novembre et janvier pour Roscoff ; janvier et mars pour le Cap Lévy ; janvier et avril pour Saint-Aubin).



**Figure 1.** Variations mensuelles de la proportion de sporophytes fertiles (stade 2)

**Figure 1.** Monthly variations of fertile sporophytes (stade 2)

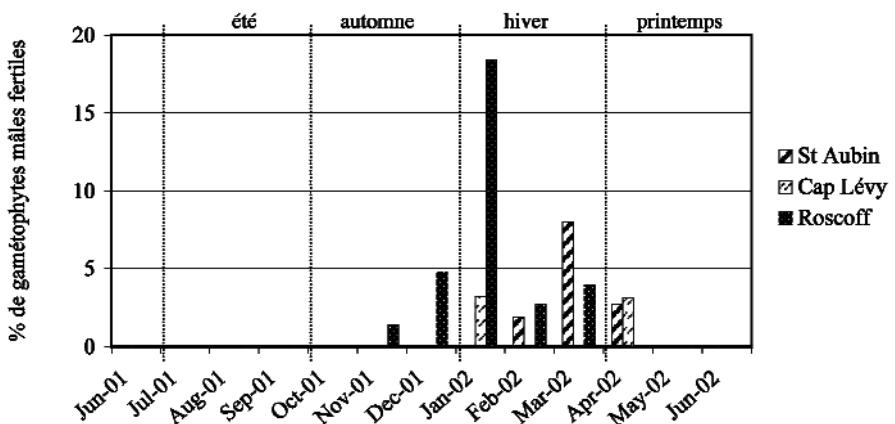
La fertilité des gamétophytes mâles (Fig. 2) a lieu de la fin de l'automne au début du printemps. La période de reproduction s'étend sur cinq mois à Roscoff (de novembre à mars), trois mois à Saint-Aubin (de février à avril) et deux pics ponctuels sont visibles au Cap Lévy (en janvier et en avril). La proportion de gamétophytes mâles fertiles est toujours relativement faible et atteint au maximum 18 % des thalles échantillonnés au mois de janvier à Roscoff.

L'échantillonnage nous a permis d'observer qu'après la période de reproduction, les thalles qui ont libéré des spores ou des gamètes mâles portent de très nombreuses cicatrices

à leur surface. Ils se décolorent, jaunissent et se dégradent rapidement. L'effet conjugué des vagues, des courants et des marées entraîne généralement la partie abîmée ou l'ensemble de ces thalles. Ainsi, après un épisode de reproduction, seul le crampon basal et quelques proliférations permettent la pérennisation de l'individu par multiplication végétative.

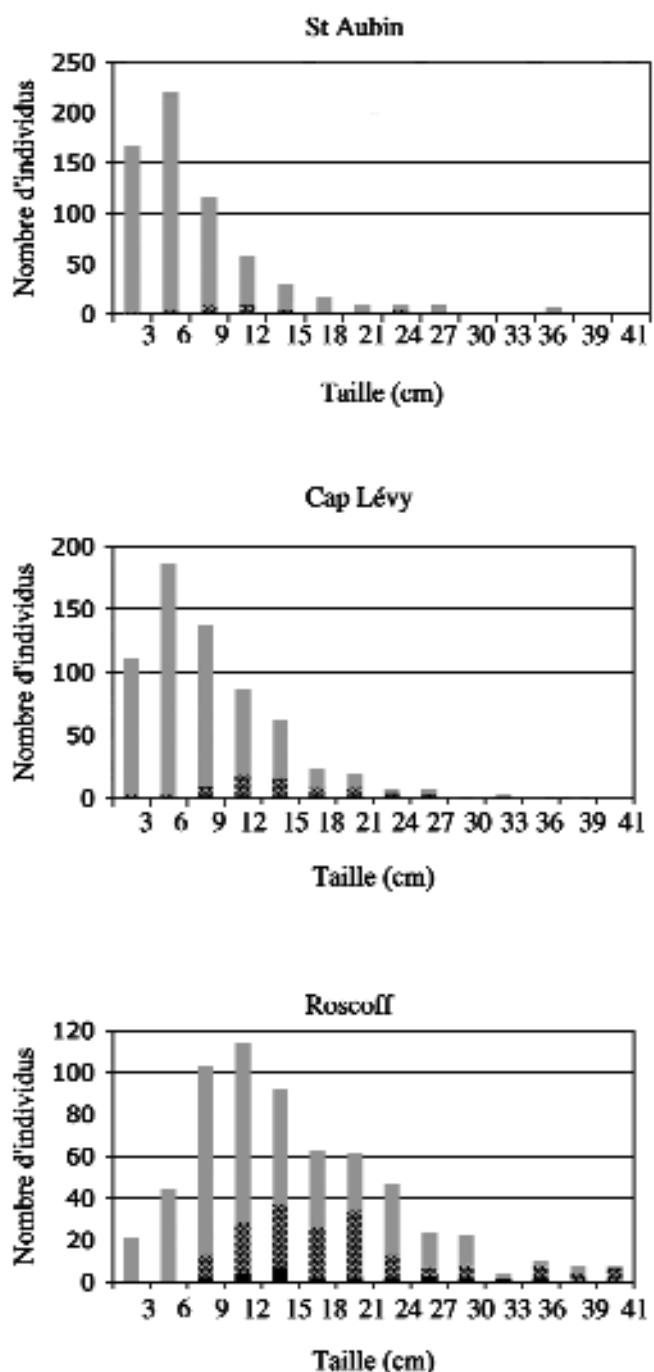
#### *Evolution de la fréquence des individus fertiles en fonction de la longueur des thalles*

Une correspondance entre la fertilité des individus et la longueur des thalles peut être soulignée. Les plus grands



**Figure 2.** Variations mensuelles de la proportion de gamétophytes mâles fertiles (stade 3).

**Figure 2.** Monthly variations of fertile male gametophytes (stade 3).



**Figure 3.** Effectifs des thalles sporophytiques fertiles par rapport à l'ensemble des thalles échantillonnés. Les valeurs portées en abscisse indiquent la limite de classes de taille de 3 cm chacune. Stade 1 : thalles indifférenciés, Stade 2 : sporophytes , Stade 3: gamétophytes.

**Figure 3.** Numbers of fertile sporophytic fronds in comparison to the number of all fronds collected. X-axis represents size classes of 3 cm each. Stade 1 : non differentiated fronds. Stade 2 : sporophytes. Stade 3 : gametophytes.

individus de chaque population étudiée apparaissent plus fréquemment fertiles (Fig. 3). En particulier, sous la mesure seuil de 6 cm, seule une infime proportion des thalles atteint la maturité et la majorité des thalles fertiles mesure entre 8 et 25 cm. Les deux générations macroscopiques (gamétophytes mâles et sporophytes) suivent cette même tendance.

#### Etude de la maturation sexuelle de *P. palmata* en fonction des sites

L'analyse de nos données a montré que les trois populations étudiées présentaient des variations dans la proportion de thalles effectuant une différentiation sexuelle. Les différences de fertilité observées entre les sites sont statistiquement significatives (Tab. 1). La proportion de sporophytes fertiles est forte à Roscoff, moyenne au Cap Lévy et faible à Saint-Aubin.

#### Discussion

L'étude des stades phénologiques a montré, d'une part que les populations naturelles de *P. palmata* étaient principalement composées de thalles non fertiles, comme précédemment observé dans d'autres populations de *P. palmata* (Faes & Viejo, 2003) ainsi que chez de nombreuses espèces d'algues rouges (May, 1986 ; Santelices, 1990 ; Lindgren et al., 1998), et d'autre part que la reproduction était principalement hivernale. Pour des espèces dont la reproduction a un caractère saisonnier marqué, telles que *Gelidium canariensis* ((Grunow) Seoane Camba ex Haroun, Gil-Rodríguez, Díaz de Castro & Prud'homme van Reine, 2002) (Lindgren et al., 1998) ou *Sarcothalia crispata* ((Bory de Saint Vincent) Leister, 1993) (Otaiza et al., 2001), la détermination visuelle des phases du cycle de vie par l'observation des structures reproductrices ne permet d'étudier que très partiellement la proportion de thalles gamétophytiques haploïdes et sporophytiques diploïdes. Le suivi temporel des populations de *P. palmata* le long des côtes de la Manche, réalisé de mai 2001 à juin 2002, a confirmé les observations du caractère hivernal de la reproduction réalisées de 1999 à

**Tableau 1.** Pourcentage de thalles sporophytiques fertiles récoltés au cours d'une année.

**Table 1.** Percentage of sporophytic fronds collected during a year.

	Sporophytes fertiles	Nombre d'individus
Saint-Aubin	5 %	643
Cap Lévy	11 %	642
Roscoff	26 %	628

( $\chi^2 = 120$ ,  $p < 0,001$ )

2001 (Le Gall, données non publiées). De même à Estaño, la présence de thalles fertiles (gamétophytiques et sporophytiques) n'a été observée qu'en hiver (Faes & Viejo, 2003). Dans l'île de Man, située en mer d'Irlande, les données phénologiques (Kain, 1982 ; 1986) indiquent la présence de sporophytes fertiles de décembre à avril. Les résultats obtenus au cours de cette étude confirment chez *P. palmata* la saisonnalité très marquée (Makarov et al., 1999) ainsi que la fertilité des sporophytes en hiver et jusqu'au début du printemps. Durant cette période, les conditions environnementales sont caractérisées par des eaux froides riches en substances nutritives, des jours courts et un éclairage modéré. Dans le but de déterminer l'impact de chacun de ces paramètres sur le déclenchement de la tétrasporogenèse, des expériences de culture en conditions contrôlées pourraient être entreprises en laboratoire. L'influence de la photopériode sur la fertilité des thalles a déjà été démontrée chez certaines Rhodophycées comme *Halymenia latifolia* (P.L. Crouan & H.M. Crouan ex Kützing 1866) (Maggs & Guiry, 1982) et *Rhodochorton purpureum* ((Lightfoot) Rosenvinge 1900) (Dring & West, 1983). A terme, le conditionnement de sporophytes pourrait permettre d'obtenir des thalles fertiles tout au long de l'année, ce qui serait particulièrement intéressant en vue de la culture à partir de spores (Le Gall et al., 2004).

La période de fertilité des sporophytes échantillonnés est d'autant plus précoce que le site a une situation occidentale. Le décalage de la période de fertilité des sporophytes observé entre les trois sites étudiés peut être expliqué en partie par les différences saisonnières d'amplitudes thermiques de l'eau de mer observées le long des côtes de la Manche (Agoumi, 1982). Au Cap Lévy et à Saint-Aubin-sur-Mer (Manche Est), les températures estivales élevées pourraient retarder la croissance automnale et par conséquent la maturation des spores par rapport à Roscoff (Manche Ouest). De plus, pour chaque site, deux pics de fertilité consécutifs, séparés par une période d'un mois à un mois et demi, ont été enregistrés. Il est possible que ce phénomène soit dû à la capacité de la cellule basale du tétrasporocyste de générer

successivement plusieurs tétrasporocystes (Pueschel, 1979). Chaque pic de reproduction correspondrait aux spores libérées par un térasporocyste issu de cette cellule basale. Si cette hypothèse était vérifiée, le délai de maturation des spores serait de l'ordre d'un mois.

Nos travaux ont révélé que les gamétophytes mâles fertiles étaient en faibles proportions. Leur présence étant principalement hivernale, les gamétophytes mâles et les sporophytes sont fertiles simultanément. Le développement des spores conduit à la formation de gamétophytes femelles fertiles quelques jours après la germination (Van Der Meer & Todd, 1980) qui peuvent alors être fécondés par des spermaties permettant ainsi le recrutement de nouveaux sporophytes. Cette étape du cycle semble particulièrement efficace en raison de l'abondance de jeunes sporophytes que nous avons observée sur le terrain au cours de cette étude. De plus, la faible proportion de gamétophytes mâles fertiles suggère que la capacité de fécondation des spermaties est importante. De fait, le phénomène d'adhésion des gamètes mâles sur les trichogynes est très efficace grâce aux composés adhésifs présents à la surface des deux types de gamètes (Mine & Tatewaki, 1994). Par ailleurs, le fait que les gamétophytes mâles fertiles soient rarement observés peut être imputé à un faible recrutement et/ou à une faible fertilité des thalles de cette génération. Le premier cas suggéreraient des potentialités de développement différentes entre les deux générations et le second cas impliquerait que de nombreux thalles stériles soient des gamétophytes mâles. De telles situations ont déjà été décrites. Par exemple, les populations de *Iridaea cordata* ((Turner) Bory de Saint Vincent 1826) sont principalement composées de la phase gamétophytique (May, 1986) ; la phase sporophytique du carraghénophyte *Sarcophala crispata* sur un site exposé de la côte chilienne domine en période estivale (Otaiza et al., 2001). Dans la mesure où une proportion importante des thalles de *P. palmata* est stérile, il serait particulièrement intéressant de suivre au cours d'une année la proportion de chaque génération grâce à des analyses de ploïdie en cytométrie en flux.

## Remerciements

Ces recherches ont bénéficié du soutien financier de la Région Basse-Normandie et du Syndicat Mixte pour l'Equipement du Littoral ; nous tenons à les remercier d'avoir soutenu ce projet.

## Références

- Agoumi A.** 1982. Modélisation du régime thermique de la Manche. Doctorat de l'Ecole Nationale des Ponts et Chaussées. Environnement aquatique et atmosphérique de la direction des

- études et recherches d'Electricité de France, 127 pp.
- Aidara O.** 1997. Action des conditions écophysiologiques *in situ* et en culture sur le développement et la composition chimique de la Rhodophyceae *Palmaria palmata* (L.) Kütz (Palmariales). Doctorat de l'Université de Caen, Université de Caen, 133 pp.
- Cecere E., Saracino O.D., Fanelli M., Petrocelli A.** 2000. Phenology of two *Acanthophora najaformis* (Rhodophyta, Ceramiales) populations in the Ionian Sea (Mediterranean Sea). *Botanica Marina*, **43**: 109-117.
- Darcy Vrillon B.** 1993. Nutritional aspects of the developing use of marine macroalgae for the human food industry. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, **44**: 23-35.
- Dion P.** 1986. Stratégies écologiques chez trois algues marines Rhodophycées se distinguant par l'importance relative de leurs thalles rampants et dressés: *Palmaria palmata* (L.) O. Kütz, *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry et *Petrocelis cruenta* J Agardh. Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 106 pp.
- Dring M., West J.** 1983. Photoperiodic control of tetrasporangium formation in the red algae *Rhodochorton purpureum*. *Planta*, **159**: 143-150.
- Faes V.A., Viejo R.M.** 2003. Structure and dynamics of a population of *Palmaria palmata* (Rhodophyta) in Northern Spain. *Journal of Phycology*, **39**: 1038-1049.
- Galland-Irmouli A.V., Fleurence J., Lamghari R., Luçon M., Rouxel C., Barbaroux O., Bronowicki J.P., Villaume C., Guéant J.L.** 1999. Nutritional value of proteins from edible seaweed *Palmaria palmata* (Dulse). *Journal of Nutritional Biochemistry*, **10**: 353-359.
- Galland-Irmouli A.V., Pons L., Luçon M., Villaume C., Mrabet N.T., Guéant J.L., Fleurence J.** 2000. One-step purification of R-phycoerythrin from the red macroalga *Palmaria palmata* using preparative polyacrylamide gel electrophoresis. *Journal of Chromatography B*, **739**: 117-123.
- Gunnarson K., Ingolfsson A.** 1995. Seasonal changes in the abundance of intertidal algae in SouthWestern Iceland. *Botanica Marina*, **38**: 69-77.
- Kain J.** 1982. The reproductive phenology of nine species of Rhodophyta in the subtidal region of the Isle of Man. *British Phycological Journal*, **17**: 321-331.
- Kain J.** 1986. Plant size and reproductive phenology of 6 species of Rhodophyta in subtidal Isle of Man. *British Phycological Journal*, **21**: 129-138.
- Le Gall L., Pien S., Rusig A.M.** 2004. Cultivation of *Palmaria palmata* (Palmariales, Rhodophyta) from isolated spores in semi-controlled conditions. *Aquaculture*, **229**: 181-191.
- Lindgren A., Bouza N., Aberg P., Sosa P.A.** 1998. Spatial and temporal variation in distribution of *Gelidium canariensis* (Rhodophyta) from natural populations of the Canary Islands. *Journal of Applied Phycology*, **10**: 273-278.
- Maggs C., Guiry M.** 1982. Morphology, phenology and photoperiodism in *Halymenia latifolia* Kütz. (Rhodophyta) from Ireland. *Botanica Marina*, **25**: 589-599.
- Makarov V.N., Makarov M.V., Schoschina E.V.** 1999. Seasonal dynamics of growth in the Barents sea seaweeds: Endogenous and exogenous regulation. *Botanica Marina*, **42**: 43-49.
- May G.** 1986. Life history variations in a predominantly gametophytic population of *Iridae cordata* (Gigartinaceae, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **22**: 448-445.
- Mine I., Tatewaki M.** 1994. Attachment and fusion of gametes during fertilization of *Palmaria* sp. (Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **30**: 55-66.
- Morgan K.C., Wright J.L.C., Simpson F.J.** 1980. Review of the chemical constituents of the red alga *Palmaria palmata* (dulse). *Economic Botany*, **34**: 27-50.
- Otaiza R.D., Abades S.R., Brante A.J.** 2001. Seasonal changes in abundance and shifts in dominance of life history stages of the carrageenophyte *Sarcophala crispata* (Rhodophyta, Gigartinales) in South central Chile. *Journal of Applied Phycology*, **13**: 161-171.
- Pueschel C.M.** 1979. Ultrastructure of tetrasporogenesis in *Palmaria palmata* (Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **15**: 409-424.
- Reis R.P., Yoneshigue V.Y.** 2000. Phenology of *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux (Rhodophyta, Gigartinales) in three populations from Rio de Janeiro State, Brazil. *Botanica Marina*, **43**: 299-304.
- Rindi F., Cinelli F.** 2000. Phenology and small scale distribution of some Rhodomelacean red algae on a Western Mediterranean rocky shore. *European Journal of Phycology*, **35**: 115-125.
- Rodriguez-Prieto C., Vergés A.** 2001. Geographical distribution, habitat and reproductive phenology of the genus *Kallymenia* (Gigartinales, Rhodophyta) from Catalonia, Spain. *Botanica Marina*, **44**: 479-492.
- Santelices B.** 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology ; an Annual Review*, **28**: 177-276.
- Van Der Meer J.P., Todd E.R.** 1980. The life history of *Palmaria palmata* in culture. A new type for the Rhodophyta. *Canadian Journal of Botany*, **58**: 1250-1256.
- Wikfors G., Ohno M.** 2001. Impact of algal research in aquaculture. *Journal of Phycology*, **37**: 968-974.