

Inv. Pesq.	47 (3)	Págs. 435-455	diciembre 1983
------------	--------	---------------	----------------

**Comparación de dos comunidades de horizontes intermareales  
con abundancia de *Bifurcaria bifurcata* Ros.  
en las costas N y NO de España \***

CONSOLACIÓN FERNANDEZ,

Dep. de Zoología y Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Oviedo.

FRANCISCO X. NIELL

Dep. de Ecología. Facultad de Ciencias. C. Misericordia, s/n Málaga

RICARDO ANADÓN

Dep. de Zoología y Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Oviedo.

*Palabras clave:* *Bifurcaria*, fitobentos, dinámica comunidad, N de España.

*Key words:* *Bifurcaria*, phytobenthos, community dynamics, N of Spain.

RESUMEN. *Bifurcaria bifurcata* Ros. caracteriza en el N y NO de España dos tipos de comunidades bien definidas que se sitúan entre los 0,6 y 1,2 m sobre el nivel 0 de marea. En la costa NO constituye comunidades caracterizadas por una codominancia con *Himanthalia elongata* (horizonte de *Himanthalia-Bifurcaria*) y en la costa N, en ausencia de la especie anterior, se constituye en especie dominante (horizonte de *Bifurcaria*).

Esta diferente estructuración de las comunidades siguiendo un gradiente O-E se ha puesto de manifiesto mediante el estudio de una serie de parámetros (grado de dominancia, biomasa, diversidad, producción y cociente P/B) en cuatro localidades, una en el NO (Vigo) y tres en el N (Bañugues, Luanco y Rodiles).

El grado de dominancia de *B. bifurcata* sobre el resto de la comunidad sigue el mencionado gradiente, alcanzando valores mínimos en Vigo (36 %) y máximos en Rodiles (98 %). La diversidad sigue un orden inverso, con máximos valores en Vigo (2,8), intermedios en Bañugues y Luanco (1,5) y mínimos en Rodiles (0,5); de esta forma se destaca el papel de las especies codominantes cuando existen y el de las acompañantes. Las épocas de producción de *B. bifurcata* (calculadas sobre valores de biomasa) son tres a lo largo del año, notándose un desfase entre la época de máxima producción (invierno en Vigo, primavera en Rodiles y verano en Luanco y Bañugues). La producción estimada es de 2137 ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) en Vigo, 1558 en Bañugues, 1306 en Luanco y 1602 en Rodiles, aunque la producción de *B. bifurcata* siga un camino inverso. Por último, el cociente P/B, como estimador del flujo de energía a través de la comunidad, alcanza su mayor valor en Vigo (5,59), y mínimo en localidades orientales (2,25, en Rodiles); se relaciona con entradas energéticas de nutrientes en la ría de Vigo, que no se producen o son menores en el Cantábrico.

SUMMARY: DYNAMICS OF INTERTIDAL COMMUNITIES CHARACTERIZED BY ABUNDANCE OF *Bifurcaria bifurcata* AT THE N AND NW COAST OF SPAIN. — Two typical communities characterized by *B. bifurcata* Ros. appear at the N and NW coasts of Spain. Both communities are placed on 0.6 to 1.2 m on the M.L.W.S. To the

\* Recibido el 5 de mayo de 1983.

Realizado gracias a una beca de Formación de Personal Investigador del MEC (Fernández) y una beca de la Fundación Juan March (Anadón).

NW coast the community is characterized by co-dominance with *Himantalia* (*Himantalia-Bifurcaria* community) and to the N, where *Himantalia* is absent, *Bifurcaria* is the dominant species (*Bifurcaria* community).

The differences in community structure seems to follow a W to E direction (from Galicia to Bay of Biscay) and some parameters (dominance, biomass, diversity, production and P:B) are studied in four localities, one at the NW coast (Vigo) and three at the N (Bañugues, Luanco and Rodiles).

In relationship with the rest of the community, dominance of *Bifurcaria* reaches minimal values in Vigo (36 %) and maximal in Bañugues (98 %). Diversity follows an inverse pattern, with maximal values in Vigo (2.8), medium in Bañugues and Luanco (1.5) and minimal in Rodiles (0.5); in this sense the importance of codominant and secondary species are showed. *B. bifurcata* has three production periods along the year (winter, spring and summer), but the most important production period does not seem to be the same in all localities (Vigo, winter; Bañugues and Luanco, summer; Rodiles, spring). Total values of annual primary production (estimated by changes in biomass) are: 2137 g m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup> (Vigo), 1558 g m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup> (Bañugues), 1306 g m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup> (Luanco) and 1602 g m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup> (Rodiles).

Finally, P:B ratio, as an estimation of the energy flow through the community, reaches maximal values in Vigo (5.59) and minimal in Rodiles (2.25). This difference seems to be related with nutrient inputs in the ría of Vigo which take not place in the North coast.

## INTRODUCCIÓN

*Bifurcaria bifurcata* Ros. es una Feoficea característica de los niveles inferiores de la zona litoral del Atlántico templado europeo. Presenta hiatos en su distribución (FISCHER-PIETTE, 1958, 1963), pero en la Península Ibérica se distribuye de modo continuo desde el golfo de Vizcaya hasta la desembocadura del Tajo (ARDRE, 1971).

*B. bifurcata* constituye dos tipos de horizontes bien definidos: 1) horizontes en codominancia con *Himantalia elongata* (DE VALERA, 1962; NIELL, 1976); 2) horizontes con *B. bifurcata* dominante todo el año, por ausencia de *H. elongata* (FERNÁNDEZ y NIELL, 1982; ANADÓN, 1983). La primera situación es típica de Galicia y el horizonte se sitúa entre 0,60 y 0,90 m, mientras que la segunda lo es del norte de España y se sitúa entre 0,80 y 1,20 m (ambas sobre el nivel 0 de marea).

Los trabajos de NIELL (1976, 1977), FERNÁNDEZ (1980), FERNÁNDEZ y NIELL (1981), NIELL y RUCABADO (1981) y ANADÓN (1983) evidencian diferencias globales de comportamiento de los sistemas bentónicos con *B. bifurcata*; en pocas ocasiones se poseen datos tomados con los mismos métodos, que permitan comparar el comportamiento de sistemas parecidos y próximos, por lo que esta comparación en las localidades de la figura 1 es el objetivo primordial de este trabajo. Cada una de las localidades presenta una posición diferente en el hipotético eje de mediterraneización de la costa cantábrica, que se supone creciente hacia el golfo de Vizcaya (FISCHER-PIETTE, 1958, 1963).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los datos presentados proceden de recogidas mensuales en Bañugues, Luanco y Rodiles durante los años 1977 y 1978, y en Vigo durante el año 1974 (NIELL, 1977). Las técnicas usadas son las reflejadas en el trabajo citado y las unidades y métodos de cálculo también.

La producción se ha estimado siguiendo el método descrito por ANADÓN y FERNÁNDEZ (en prensa),  $P_1 = \sum \Delta B_1 + \sum \Delta B_{\text{resto}}$ .

Con los valores de producción y su relación con la biomasa mínima que los sustenta en cada período anual, se ha calculado el índice Producción/Biomasa, que tiene las dimensiones de una frecuencia y es un estimador del flujo de Energía a través de la comunidad.

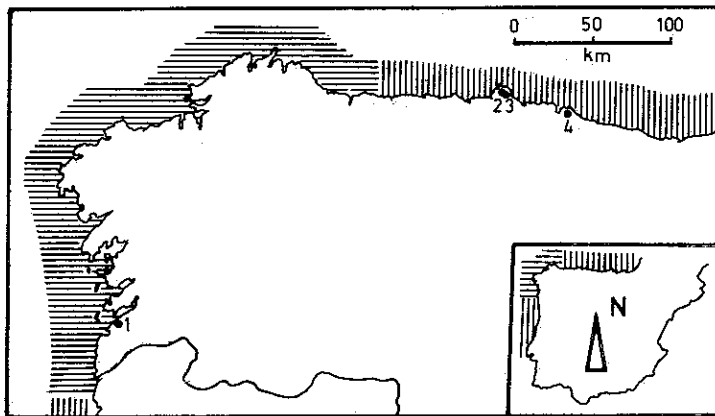


FIG 1. — Situación geográfica de las localidades estudiadas: 1, Vigo; 2, Bañugues; 3, Luanco; 4, Rodiles. Las áreas de rayado horizontal indican codominancia entre *B. bifurcata* e *H. elongata*, y las áreas de rayado vertical, dominancia de *B. bifurcata*. — Geographic situation of the localities studied. Horizontal streaky = areas of codominance of *Bifurcaria-Himantalia*, and vertical streaky = areas of dominance of *B. bifurcata*.

## RESULTADOS

*Composición específica y similitud florística*

Se han encontrado 85 especies con biomasa conspicua (superior a 0,01 g por m<sup>-2</sup>), que se reparten como sigue: 58 Rodofíceas, 1 Bacilarofícea, 18 Feofíceas y 8 Clorofíceas (cuadro I).

La composición específica del horizonte es diferente en cada localidad (cuadro I), siendo el total de especies y su distribución en los diferentes grupos la que aparece en el cuadro II. La mayor cantidad de especies se encuentra

## CUADRO I

Especies encontradas con biomasa conspicua (0,01) en cada una de las localidades estudiadas. V, Vigo; B, Bañugues; L, Luanco, R, Rodiles. La nomenclatura seguida es la de PARKE y DIXON (1976).

	V	B	L	R
RHODOPHYTA				
1 <i>Audouinella floridula</i> (Dillw) Woelk	-	+	-	+
2 * <i>Gelidium latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur.	-	+	+	+
3 <i>Gelidium pusillum</i> (Stackh.) Le Jol	+	+	+	+
4 <i>Gelidium sesquipedale</i> (Clem.) Born et Thur.	-	+	+	-
5 <i>Scianaia forcellata</i> Biv.	+	-	-	-
6 <i>Schizymenia dubyi</i> (Chauv. ex Duby) J. Ag.	+	+	+	-
7 <i>Polyides rotundus</i> (Huds.) Grev.	-	-	+	-
8 <i>Calliblepharis ciliata</i> (Huds.) Kütz.	+	-	-	-
9 <i>Calliblepharis jubata</i> (Good et Woodw) Kütz	-	+	+	-
10 <i>Hypnea musciformis</i> (Wulf.) Lamour.	-	+	-	-
11 <i>Plocamium cartilagineum</i> (L.) Dixon	+	-	-	-
12 <i>Caulacanthus ustulatus</i> (Mert.) Kütz.	+	-	-	-
13 ** <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turn.) J. Ag.	+	+	+	-
14 <i>Gymnogongrus griffithsia</i> (Turn.) Mart.	-	+	-	-
15 <i>Chondrus crispus</i> Stackh.	+	+	+	-
16 <i>Gigartina acicularis</i> (Wulf.) Lamour.	+	+	+	-
17 <i>Gigartina pistillata</i> (S. G. Gmel.) Stackh.	+	-	-	-
18 <i>Gigartina stellata</i> (Stackh. in With.) Batt	+	-	-	-
19 <i>Gigartina teedi</i> (Roth.) Lamour.	+	-	-	-
20 <i>Corallina elongata</i> Ellis et Soland	+	+	+	+
21 <i>Corallina officinalis</i> L.	-	+	+	+
22 <i>Dermatolithon pustulatum</i> (Lamour) Fosl.	+	-	-	-
23 <i>Jania rubens</i> (L.) Lamour	+	+	+	+
24 <i>Lithophyllum incrustans</i> Phil.	+	+	+	+
25 <i>Mesophyllum lichenoides</i> (L.) Lemoine	+	+	-	-
26 <i>Callophyllis laciniata</i> (Huds.) Kütz	+	-	-	-
27 <i>Champia parvula</i> (C. Ag.) Harv.	-	-	+	-
28 <i>Chylocladia verticillata</i> (Lightf.) Bliding	+	-	-	-
29 <i>Gastroclonium ovatum</i> (Huds.) Papenf	+	+	-	-
30 <i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyngb.	+	+	-	-
31 <i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (Lamour.) Silva	+	-	-	-
32 <i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb	+	-	-	-
33 <i>Callithamnion tetragonum</i> (With.) S. F. Gray	+	-	-	-
34 <i>Callithamnion tetricum</i> (Dillw.) S. F. Gray	-	+	-	-
35 <i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth.	-	+	+	-
36 <i>Ceramium echinotum</i> J. Ag.	+	+	-	-
37 <i>Ceramium flabelligerum</i> J. Ag.	-	+	+	-
38 <i>Ceramium rubrum</i> (Huds.) C. Ag.	+	+	-	-
39 <i>Ceramium shuttleworthianum</i> (Kütz.) Rabenh.	+	-	-	-
40 <i>Pleonosporium borrieri</i> (Sm.) Näg ex Hauck	-	+	+	-
41 <i>Acrosorium reptans</i> (Crouan frat.) Kylin	+	-	-	-
42 <i>Acrosorium uncinatum</i> (Turn.) Kylin	-	-	-	-
43 <i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turn.) J. Ag.	+	-	-	-
44 <i>Cryptopleura ramosa</i> (Huds.) Kylin ex Newton	+	-	+	-
45 <i>Hypoglossum woodwardii</i> Kütz.	+	+	-	-
46 <i>Myriogramme heterocarpum</i> (Chauv. ex Duby) Ernst et J. Felm	+	-	-	-
47 <i>Chondria coerulescens</i> (J. Ag.) Falkenb	+	-	-	-
48 <i>Chondria dasyphylla</i> (Woodw.) C. Ag.	+	-	-	-

CUADRO I (Continuación)

	V	B	L	R
49 <i>Laurencia obtusa</i> (Huds.) Lamour.	+	-	+	-
50 <i>Laurencia pinnatifida</i> (Huds.) Lamour.	+	+	+	-
51 <i>Ophidocladus simplicusculus</i> (Crouan frat.) Falkenb	-	+	+	-
52 <i>Polysiphonia denudata</i> (Dillw.) Grev ex Harv in Hook	-	+	+	-
53 <i>Polysiphonia macrocarpa</i> Harv. in Mackay	+	-	-	-
54 <i>Polysiphonia martensiana</i> Kütz.	+	-	-	-
55 <i>Pterosiphonia complanata</i> (Clem.) Falkenb	-	+	+	+
56 <i>Pterosiphonia pennata</i> (C. Ag.) Falkenb.	-	+	+	+
57 <i>Pterosiphonia thuyoides</i> (Harv. in Mackay) Schmitz	+	-	+	-
58 <i>Porphyra umbilicalis</i> (L.) J. Ag.	+	-	-	-
<b>BACILLAROPHYTA</b>				
59 <i>Navicula</i> sp (forma <i>Schizonema</i> )	-	+	-	-
<b>PHÆOPHYTA</b>				
60 <i>Ectocarpus</i> spp Lyngb.	-	+	-	-
61 <i>Giffordia</i> spp. Batt.	-	+	-	-
62 <i>Pilayella littoralis</i> (L.) Kjellm.	+	-	-	-
63 <i>Leathesia difformis</i> (L.) Aresch.	-	+	-	-
64 <i>Cutleria</i> sp. Grev. en forma <i>Aglaozonia parvula</i>	-	+	-	-
65 <i>Laminaria ochroleuca</i> Pyl.	+	+	-	-
66 <i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightf.) Batt.	-	+	+	-
67 <i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth.) C. Ag.	+	-	-	-
68 <i>Sphacelaria fusca</i> (Huds.) S. F. Gray	-	-	+	-
69 <i>Halopteris scoparia</i> (L.) Sauv.	+	+	+	+
70 <i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C. Ag.	+	+	+	+
71 <i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour	+	+	+	-
72 <i>Taonia atomaria</i> (Woodw.) J. Ag.	-	-	+	-
73 <i>Fucus vesiculosus</i> L.	+	-	-	-
74 <i>Himanthalia elongata</i> (L.) S F. Gray	+	-	-	-
75 <i>Bifurcaria bifurcata</i> Ross	+	+	+	+
76 <i>Cystoseira baccata</i> (Gmel.) Silva	-	+	-	-
77 <i>Cystoseira tamariscifolia</i> (Huds.) Papenf.	-	-	-	+
<b>CHLOROPHYTA</b>				
78 <i>Enteromorpha compressa</i> (L.) Grev.	-	-	+	+
79 <i>Enteromorpha linza</i> (L.) J. Ag.	+	-	-	-
80 <i>Enteromorpha ramulosa</i> (Sm.) Hook.	+	+	+	-
81 <i>Ulva gigantea</i> (Kütz.) Bliding	+	-	-	-
82 <i>Ulva rigida</i> C. Ag.	-	+	+	+
83 <i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillw.) Kütz.	+	-	-	-
84 <i>Cladophora albida</i> (Huds.) Kütz.	-	+	+	-
85 <i>Cladophora sericea</i> (Huds.) Kütz.	+	+	+	+

\* *Gelidium attenuatum* sensu Feldman y Hamel 1936-37.

\*\* sensu Ardre 1978.

## CUADRO II

Número de especies encontradas en las localidades estudiadas y la composición en diferentes grupos

	Vigo	Bañugues	Luanco	Rodiles
Número de especies	71	44	38	18
Rhodophyta	57	29	26	10
Bacilliarophyta	0	1	0	0
Phaeophyta	9	10	7	5
Chlorophyta	5	4	5	3

en Vigo, aunque hay que puntualizar el carácter semiexpuesto de la localidad estudiada con respecto a las localidades asturianas.

La similitud florística de las comunidades en las diferentes localidades se muestra en la figura 2, estableciéndose un gradiente entre Vigo y Rodiles y ocurriendo la máxima similitud entre Bañugues y Luanco, que son las estaciones más próximas. Este gradiente estaría de acuerdo con los resultados obtenidos en un reciente estudio de la costa asturiana (ANADÓN y NIELL, 1981).

#### Abundancia de las especies

La abundancia mensual de las diferentes especies está expresada en los cuadros III, IV, V, VI y VII para cada una de las estaciones. La especie dominante es *B. bifurcata*, excepto en Vigo, donde *H. elongata* es dominante algunos meses del año (desde abril hasta agosto). *Corallina elongata* es abundante en todas las estaciones, manteniendo una biomasa importante excepto

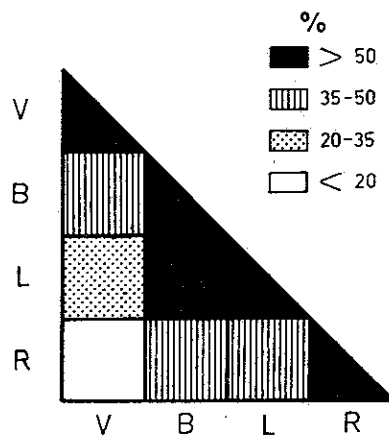


FIG. 2. — Similitud florística entre las cuatro estaciones muestradas, calculada por presencia-ausencia (SORENSEN, 1948). V, Vigo; B, Bañugues; L, Luanco; R, Rodiles. — *Floristic similarity among the four sampled localities, calculated by presence-absence (SORENSEN, 1948).*

## CUADRO III

Abundancia de las especies en Vigo. Peso en g m<sup>-2</sup>. De NIELL (1977).

	Enero	Febr.	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sept.	Oct.	Nov.	Dic.
3	—	—	—	—	—	—	—	0,50	6,58	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,59	—
6	—	—	—	—	0,72	—	—	—	—	—	—	—
8	0,50	—	—	—	—	1,55	2,31	2,67	2,51	3,70	1,02	0,98
11	—	—	—	1,67	0,02	0,03	0,41	0,27	0,72	3,79	0,02	—
12	—	—	—	—	—	—	—	0,54	—	—	—	—
13	—	—	—	7,09	3,50	2,09	0,08	1,26	1,83	9,25	1,51	3,72
15	34,89	27,18	33,98	22,08	13,60	—	—	—	—	65,93	48,10	4,07
16	0,05	8,34	5,59	100,17	21,80	13,44	0,77	27,42	8,34	32,56	53,84	38,61
17	—	—	—	—	—	0,37	—	—	—	0,56	—	—
18	3,89	—	9,85	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	—	3,03	—	—	—	—	—	—	5,62	0,84	—
20	32,28	206,52	129,77	103,97	89,35	60,58	179,42	113,40	75,76	32,81	67,42	59,79
22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	—
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,45	1,89
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	—	—
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	—
26	—	—	—	—	0,05	—	—	—	—	—	—	—
28	—	0,07	0,01	3,24	—	—	—	—	—	—	—	—
29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	—	—	0,87	0,78	0,60	4,77	0,08	0,51	—	—	0,16	0,20
31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	—	7,30
32	—	—	—	—	—	—	0,96	—	—	—	—	—
33	—	—	—	—	—	—	—	0,10	—	—	—	—
36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	—	—	6,70	21,80	0,40	0,83	0,36	0,03	1,94	0,06	—	—
39	—	—	—	—	—	—	0,04	—	—	—	1,34	—

CUADRO III (Continuación)

	Enero	Febr	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sept.	Oct.	Nov	Dic.
41	—	—	—	—	—	—	—	0,01	—	—	—	—
43	—	—	—	1,90	—	—	—	—	—	—	—	—
44	—	—	0,17	3,52	0,20	—	0,45	—	—	0,12	—	1,12
45	—	—	—	—	—	—	0,01	0,06	0,01	0,18	—	0,42
46	—	—	—	4,32	—	4,08	—	0,10	—	0,01	—	3,25
47	—	—	—	—	—	3,22	—	—	—	5,29	—	—
48	—	—	—	0,11	—	2,01	—	—	—	1,50	0,42	6,28
49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,18	5,63	1,54
50	3,11	3,49	1,74	11,90	2,20	2,22	0,98	0,06	0,35	0,01	—	12,98
53	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
54	0,38	0,30	0,87	—	0,25	—	2,54	—	0,67	—	11,68	—
57	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,50	0,01	0,40
58	—	0,30	0,93	0,11	0,08	0,25	—	—	—	—	—	—
62	—	0,22	1,80	—	—	—	—	—	—	—	21,05	—
65	—	—	—	—	—	—	0,18	—	—	—	—	—
67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69	—	—	—	—	—	—	—	—	0,45	0,01	—	—
70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,93	—	—
71	0,07	0,07	0,17	0,27	—	—	—	—	—	—	0,42	—
73	—	—	—	—	—	—	0,04	0,06	—	—	0,42	—
74	27,81	58,44	316,39	467,25	1025,95	860,67	551,24	195,11	3,02	—	—	—
75	425,56	201,36	244,97	297,55	178,20	179,33	334,47	258,00	158,65	42,12	59,96	23,25
79	—	—	—	—	—	—	—	—	246,51	152,62	230,56	546,20
80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,25	—	—
81	1,09	1,59	5,24	7,15	8,30	6,41	6,88	0,01	4,96	3,00	0,02	—
83	—	—	—	—	—	—	—	6,25	17,19	16,25	20,01	1,05
85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,01	—	—
N° de especies	11	12	17	18	16	16	19	19	17	26	24	18



## CUADRO IV

Abundancia mensual de las especies en Bafugues (año 1977). Peso en g m.<sup>-2</sup>

	Enero	Febr.	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sept	Oct.	Nov	Dic.
2	7,61	7,62	7,95	—	—	—	0,13	—	0,98	0,52	11,99	12,46
3	—	—	—	—	—	1,87	—	—	—	—	—	—
4	—	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—	0,46	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	2,82	1,77	1,41	—	—	—	—	—
13	0,69	—	1,40	—	1,64	5,16	4,96	2,10	12,06	—	2,36	0,42
15	—	12,84	7,30	0,04	—	5,77	—	—	—	—	2,37	9,80
20	4,62	3,97	3,49	45,44	77,56	66,26	15,81	19,68	13,18	11,02	8,09	2,16
23	0,86	—	—	—	—	1,86	1,82	—	—	—	—	—
25	0,40	—	—	2,04	6,74	0,45	—	—	—	0,35	—	—
29	0,55	—	0,90	—	0,20	—	—	—	—	0,07	0,96	0,01
30	—	—	—	—	—	—	0,13	—	—	—	—	—
35	—	—	—	—	—	—	7,00	—	—	—	—	—
37	—	—	—	—	2,30	—	—	—	—	—	—	—
45	—	—	—	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—
50	0,12	—	0,05	—	—	0,25	—	—	—	—	—	—
55	0,08	0,11	—	—	0,04	0,08	—	0,98	—	—	—	—
65	—	—	—	—	—	0,02	—	—	—	0,11	0,02	0,05
66	—	—	—	—	0,08	0,49	—	—	—	—	—	—
69	18,78	8,85	13,23	67,66	106,76	195,00	164,99	36,66	43,58	34,43	50,80	11,62
70	5,73	2,81	0,89	0,54	1,39	5,95	9,13	9,72	6,14	21,15	9,71	3,27
75	679,38	616,34	522,87	639,74	717,74	790,87	551,47	1134,52	1520,29	814,23	739,13	904,38
71	—	—	0,03	0,06	—	0,18	—	—	—	—	—	—
82	—	—	—	—	9,21	21,00	54,99	20,24	6,28	11,98	—	—
N.º de especies	11	8	10	8	12	16	12	7	7	9	9	9

## CUADRO V

Abundancia mensual de las especies en Bañugues (año 1978). Peso en  $g\ m^{-2}$ .

	Enero	Febr.	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sept.	Oct.	Nov.	Dic.
1	1,60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12,31	—
2	—	—	1,08	1,50	0,67	4,46	14,22	9,82	22,05	2,63	19,78	0,66
3	—	—	0,27	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	0,22	—	—	—	0,20	3,90	2,69	1,20	1,60	1,32
6	—	—	—	—	1,29	0,19	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	1,09	0,24	—	—	—	0,04	0,80	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,48	1,09
13	1,68	3,17	—	1,15	2,19	6,42	7,95	3,74	—	2,94	3,24	2,36
14	—	—	—	—	—	—	0,48	—	0,19	—	—	—
15	—	—	—	—	—	0,18	12,24	30,18	8,66	—	—	—
16	—	—	—	—	—	—	—	—	0,10	—	42,86	—
20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	12,24	—	18,96	7,93	58,85	75,80	17,78	0,51	10,73	99,03	18,34	7,27
21	—	—	—	—	2,29	—	—	—	—	—	0,81	—
23	—	—	4,51	7,81	—	10,94	—	—	1,62	1,69	—	—
29	—	—	0,37	—	0,97	—	—	0,11	—	—	0,64	—
30	—	—	—	0,28	—	—	—	—	—	0,11	—	—
34	—	—	—	—	0,18	—	—	—	—	—	—	—
35	—	—	—	—	—	—	5,73	1,60	0,89	0,12	—	0,66



## CUADRO VI

Abundancia mensual de las especies en Luanco. Peso en g m<sup>-2</sup>

	Enero	Febr.	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sept.	Oct.	Nov.	Dic.
2	49,92	0,46	0,29	7,21	33,19	31,28	41,10	13,14	15,89	2,35	34,57	1,64
3	1,11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	0,71	0,80	2,01	3,53	1,62	0,41	2,22	1,63
6	—	—	—	—	1,6	1,23	1,62	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—	—	2,22	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,47	—	—
13	4,00	0,85	1,33	3,75	8,47	5,16	0,78	—	—	0,50	2,75	1,68
15	—	—	—	—	8,37	9,63	—	—	3,56	—	50,33	5,82
16	1,45	—	—	—	0,13	1,77	—	—	0,06	—	—	—
20	9,40	43,92	—	29,67	29,17	61,52	30,40	51,61	22,94	47,09	9,01	28,70
21	—	—	—	28,73	24,23	—	—	22,98	19,78	9,71	—	—
23	—	10,18	—	—	—	—	—	2,65	5,67	—	—	6,03
27	—	—	—	0,34	0,31	—	—	—	—	0,07	—	—
35	—	—	—	—	—	11,56	—	—	0,27	0,39	0,33	—
37	—	—	—	0,67	0,92	0,54	7,24	—	—	—	1,11	—
40	—	—	—	—	—	—	0,71	—	—	—	—	—
42	—	—	—	—	0,51	—	—	—	—	—	—	—



## CUADRO VII

Abundancia mensual de las especies en Rodiles. Peso en g m<sup>-2</sup>.

	Enero	Febr.	Marzo	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Sept.	Oct	Nov.	Dic.
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14,43	8,58
2	—	—	—	—	—	—	—	—	0,80	—	—
3	—	0,47	0,48	2,91	—	4,10	—	—	—	—	—
20	—	3,66	7,59	—	0,25	2,40	2,39	0,51	4,56	0,04	0,62
21	0,50	—	—	1,24	0,96	—	—	—	0,80	0,02	—
23	—	—	—	—	0,04	—	0,16	—	—	—	—
45	—	—	—	—	—	0,18	—	—	—	—	—
50	—	0,13	0,02	—	—	—	—	—	—	—	—
55	—	—	—	—	0,01	—	—	—	—	—	—
56	—	0,22	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69	21,68	0,98	7,38	0,81	4,68	24,20	9,96	2,54	6,70	36,19	24,29
70	0,05	2,32	3,20	3,30	0,27	4,71	0,35	0,79	4,47	0,79	3,73
71	—	—	—	0,04	—	—	—	—	—	—	—
75	691,67	781,30	777,35	1376,94	1620,90	984,53	1227,57	1281,19	1289,38	676,76	947,42
77	—	—	—	—	—	—	0,90	—	—	—	—
78	—	—	—	—	—	6,51	—	—	—	—	—
82	—	—	—	—	—	—	—	0,28	—	—	—
Nº de especies	4	7	6	6	7	7	6	5	6	6	5

en Rodiles. *Halopteris scoparia* y *Cladostephus spongiosus* son abundantes en las localidades asturianas, mientras que en Vigo son abundantes *Chondrus crispus*, *Gigartina acicularis* y *Ulva gigantea*. *Ulva rigida* abunda en Bañugues y Luanco.

### Biomasa

La figura 3 representa los valores mensuales de biomasa del horizonte en las diferentes localidades, durante los ciclos estudiados.

En situaciones de codominancia de *B. bifurcata* e *H. elongata*, la variación de biomasa del horizonte (fig. 3 a) sigue el ciclo de *H. elongata*, ocurriendo dos máximos: uno, el mayor, en mayo, debido a *H. elongata*, y otro en diciembre, debido a *B. bifurcata*.

Cuando *B. bifurcata* es la especie dominante, la variación de biomasa del horizonte responde al ciclo de *B. bifurcata* (fig. 3 b, c, d). Rodiles (fig. 3 d) representa la situación de dominancia más acusada (98 % del total de la biomasa); el ciclo de horizonte responde al de la especie dominante en su totalidad y coincide con el descrito por ARDRE (1970) en Portugal, con tres épocas de máxima biomasa que en orden de importancia son: junio, octubre y diciembre. En Bañugues y Luanco, la dominancia de *B. bifurcata* es menor que en Rodiles, lo que permite el desarrollo de un estrato rastrero de especies acompañantes, que adquiere mayor importancia en situaciones de mayor exposición al oleaje (Luanco, fig. 3 c); las épocas de máxima biomasa ocurren en septiembre, junio y diciembre, siendo el máximo de septiembre el más acentuado.

En Vigo, la mayor abundancia de *B. bifurcata* se registra en invierno (diciembre), condicionado por la época desfavorable para *H. elongata*; en Bañugues y Luanco es la época final de verano (septiembre), y en Rodiles, la localidad más oriental, es al comienzo de verano (junio).

Las cantidades que se registran son similares en las localidades asturianas (fig. 3 b, c, d) —alrededor de  $1500 \text{ g m}^{-2}$  de biomasa máxima y  $500 \text{ g m}^{-2}$  de biomasa mínima—, mientras que en Vigo son muy inferiores — $550 \text{ g m}^{-2}$  de biomasa máxima y  $200 \text{ g m}^{-2}$  de biomasa mínima—.

### Diversidad

La figura 4 representa la variación anual de diversidad en las diferentes localidades. Los valores más bajos se obtienen en Rodiles, donde es mucho más acusada la dominancia de *B. bifurcata*, no llegando nunca a alcanzar valores superiores a 0,5 bits. En Bañugues y Luanco, los valores se mantienen bajos durante todo el año, con excepción del período que comprende la primavera y el comienzo del verano, alcanzándose al final de dicho período (julio) valores próximos a 1,5; este máximo de diversidad es consecuencia del adelanto en la época de máxima abundancia de las especies acompañantes. En

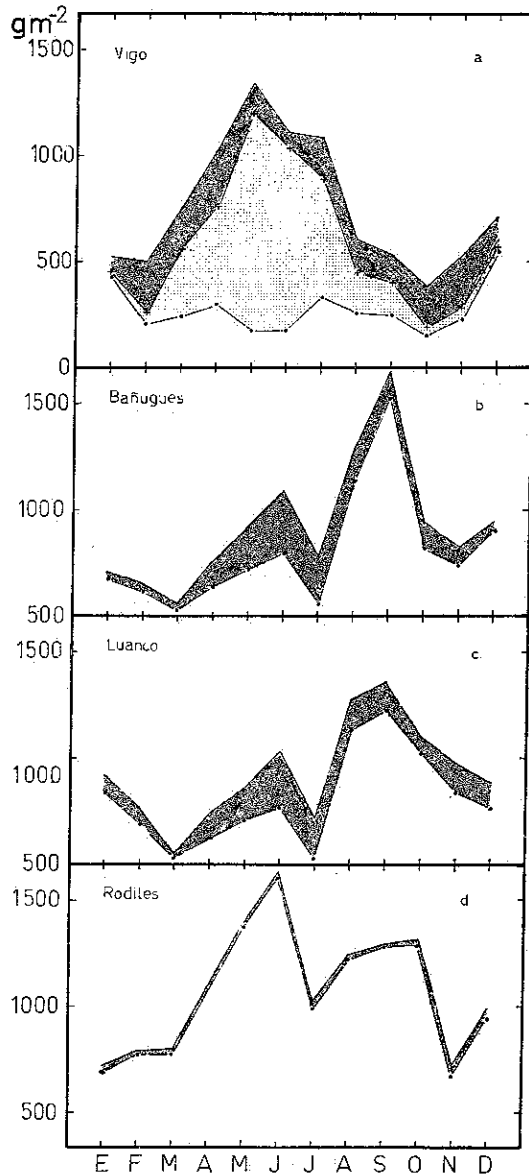


FIG. 3 — Ciclo anual de la biomasa del horizonte de *Himanthalia-Bifurcaria* (a, Vigo) y del horizonte de *Bifurcaria* (b, Bañugues; c, Luanco; d, Rodiles). En blanco, *B. bifurcata*; punteado, *H. elongata*; oscuro, resto de especies. — Annual cycle of biomass at the *Himanthalia-Bifurcaria* horizon (a, Vigo), and at *Bifurcaria* horizon (b, Bañugues; c, Luanco, d, Rodiles). White, *B. bifurcata*; points, *H. elongata*; dark, other species



Vigo se alcanzan los mayores valores (siempre superiores a 1,0), y se producen dos máximos, uno en primavera (2,2) justificado como el caso anterior, y otro, el más importante (2,8), en otoño, coincidiendo con el desprendimiento de *H. elongata*.

Cuando *H. elongata* se desprende, su espacio es ocupado por Rodofceas, fundamentalmente *G. acicularis* y *C. crispus*, que presenta en otoño una gran abundancia (NIELL, 1976). Sin embargo, en aquellas comunidades donde *H. elongata* no existe, *B. bifurcata*, por su carácter de talófito perenne, no desprende más que fracciones terminales, no dejando espacios vacíos donde puedan instalarse otras especies.

### Producción

El cuadro VIII contrasta los valores de producción total ( $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ). Las diferencias son notorias y se acentúan más en condiciones de codominancia, donde los valores se duplican.

*B. bifurcata* presenta unos valores de producción que aumentan en sentido O-E, con la excepción de Luanco (cuadro VIII). Son destacables los valores de Vigo ( $646 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) frente a los de Bañugues y Rodiles ( $1363$  y  $1508 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ), que ponen de manifiesto la diferencia que hay para la especie entre crecer con competencia o como dominante.

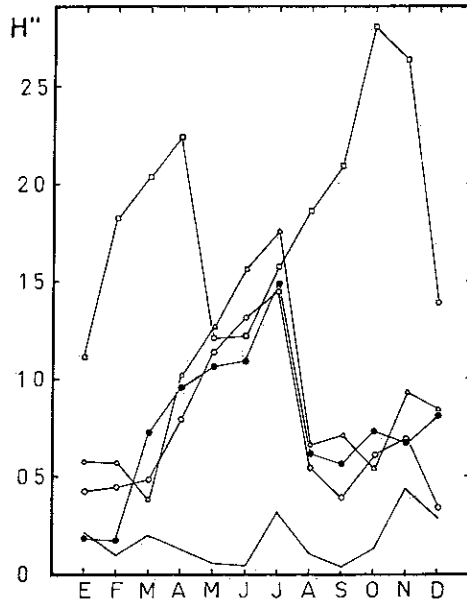


FIG. 4. — Ciclo anual de la diversidad en las cuatro localidades estudiadas □ Vigo; ○ ● Bañugues, ○ 1977, ● 1978; △ Luanco; — Rodiles. — Annual cycle of the diversity at the four localities studied □ Vigo; ○ ● Bañugues, ○ 1977, ● 1978; △ Luanco; — Rodiles.

## CUADRO VIII

Valores de producción anual ( $\text{g m}^{-2}$ ) del horizonte de *Bifurcaria* y de *H. elongata*, *B. bifurcata* y del resto de las especies en las cuatro localidades. En Bañugues son valores medios de los años 1977 y 1978.

	Vigo	Bañugues	Luanco	Rodiles
P horizonte	2137,04	1588,66	1306,17	1602,87
P <i>Bifurcaria</i>	646,04	1368,08	1023,64	1508,69
P <i>Himanthalia</i>	1020,54	—	—	—
P resto especies	470,46	225,58	282,53	94,18

## Cociente P/B

Para el conjunto del horizonte y para *B. bifurcata* (cuadro IX), los valores más elevados se alcanzan en Vigo y descienden a medida que se avanza hacia el golfo de Vizcaya, con la excepción de Luanco, que presenta el menor valor del cociente para *B. bifurcata*.

Se ha calculado este cociente para los tres períodos de crecimiento de la mencionada especie, unificando los valores de producción a 12 meses (cua-

## CUADRO IX

Valores de P/B anual del horizonte de *Bifurcaria* y de *B. bifurcata* en dicho horizonte, en las cuatro localidades estudiadas.

	Vigo	Bañugues	Luanco	Rodiles
P/B horizonte	5,59	3,10	2,38	2,25
P/B <i>Bifurcaria</i>	4,23	2,92	1,98	2,23

## CUADRO X

Valores del cociente P/B de los diferentes períodos de crecimiento de *B. bifurcata*, unificados a 12 meses. Entre paréntesis se indican los meses que dura cada período de crecimiento.

	1.º	2.º	3.º	4.º
Vigo	2,32 (2)	5,26 (2)	15,47 (2)	—
Bañugues { 1977	2,05 (3)	10,54 (2)	2,68 (1)	—
{ 1978	3,34 (3)	14,71 (1)	3,08 (1)	2,42 (1)
Luanco	1,90 (3)	8,25 (2)	1,07 (1)	—
Rodiles	3,22 (5)	1,23 (3)	4,80 (1)	—

1.º Primavera. 2.º Verano. 3.º y 4.º Invierno.

dro X). En Vigo, el período de mayor P/B es el invernal, en la costa central asturiana lo es el de otoño, y en Rodiles lo son los de invierno y primavera —en esta localidad se obtienen los valores más bajos de dicho cociente—. Los períodos de incremento de biomasa de *B. bifurcata* parecen mostrar un gradiente inverso, siendo más prolongados en la estación con menor P/B (cuadro X).

### DISCUSIÓN

Las situaciones de codominancia de *B. bifurcata* con *H. elongata*, que FELDMANN (1954), DE VALERA (1962) y ARDRE (1970) describen para las costas de Bretaña, Irlanda y Portugal, son frecuentes en las costas de Galicia (NIELL, 1977; ANADÓN *et al.*, en prensa) y típicos de aguas boreoatlánticas. Cuando no existe *H. elongata*, *B. bifurcata* es la especie dominante (FERNÁNDEZ y NIELL, 1982; ANADÓN, 1983); este fenómeno abarca desde la costa central asturiana hasta cabo Machichaco (GOROSTIAGA, 1981) y Zumaya (ANGULO, 1980), y por el sur hasta la costa atlántica de Marruecos (GAYRAL, 1958).

El cambio en la dominancia de *B. bifurcata* en las cuatro estaciones y las variaciones de biomasa, diversidad y producción observadas (cuadro XI) permiten considerar el papel de las especies acompañantes del horizonte. En Rodiles, las especies acompañantes no juegan ningún papel destacable por la acusada dominancia de *B. bifurcata* durante todo el año, siendo la diversidad muy baja y la producción de *B. bifurcata* la máxima registrada. En Bañugues y Luanco, la dominancia es menor, permitiendo el desarrollo de un substrato de acompañantes, que adquiere mayor importancia en situaciones de mayor exposición al oleaje (FERNÁNDEZ, 1980) por disminuir la importan-

### CUADRO XI

Cuadro resumen de los principales parámetros analizados.  
Biomasa en  $g\ m^{-2}$  y producción en  $g\ m^{-2}\ año^{-1}$ .

	Vigo	Bañugues	Luanco	Rodiles
% dominancia	36	88	86	98
Número de especies	71	44	38	18
Diversidad media	1,87	0,80	0,89	0,17
Biomasa media	752	930	947	1078
Producción horizonte	2137	1588	1306	1602
Producción <i>Bifurcaria</i>	646	1363	1023	1508
P/B horizonte	5,59	3,10	2,38	2,25
P/B <i>Bifurcaria</i>	4,23	2,92	1,98	2,23

cia de *B. bifurcata*. En situaciones de codominancia con *H. elongata*, como ocurre en Vigo, la importancia de las especies acompañantes aumenta, al disponer de un espacio vacío dejado por *H. elongata* cuando se desprende; por ello, la diversidad es la máxima que se alcanza y la producción de *B. bifurcata* la menor de las estaciones consideradas. Existe, también, un desfase en las épocas de producción de *B. bifurcata* de unas localidades a otras. En Vigo, la más productiva es la invernal; en la costa central de Asturias es el verano, y en Rodiles, la primavera.

El cuadro XI resume las variaciones de los principales parámetros analizados en este trabajo, del que pueden extraerse las siguientes consideraciones que clarifican ciertos fenómenos generales en el sistema intermareal.

El primero de ellos es de índole biogeográfica ya manifestados por diversos autores (FISCHER-PIETTE, 1958, 1963; ANADÓN y NIELL, 1981; ANADÓN, 1983), y es un gradiente O-E en la costa norte de España, que se manifiesta en las diferentes variables estudiadas.

El segundo se inserta en un contexto más amplio y teórico: cuando falta una Fucácea de gran porte, su papel dominante es asumido por otra Fucácea (caso de *Bifurcaria*), y si esta última posibilidad no existe, es una especie generalista de la propia comunidad la que se implanta (*G. latifolium*, *C. crispus*, *C. elongata*). El hecho comprobado por distintos autores se confirma en este trabajo (FERNÁNDEZ y NIELL, 1981, 1982; NIELL, 1980; ANADÓN, 1983).

En tercer lugar, el P/B es siempre mayor al oeste, en Vigo, situación forzada por las entradas energéticas en forma de nutrientes que hay en las rías gallegas occidentales (FRAGA, 1976).

Por último, es interesante que la diversidad estimada como en este trabajo no muestra correlación negativa con el flujo de energía, hecho destacado ya en anteriores trabajos (NIELL, 1974, 1977), que hace sospechar que la adaptación al medio se realiza por mecanismos endoespecíficos que no están claros y sobre los que existe abierta contradicción (NIELL, 1981).

De este estudio queda reforzado el papel de zona gradienta de la costa de Asturias y se abren nuevas hipótesis sobre las relaciones entre las distintas especies de macrófitos intermareales.

## BIBLIOGRAFÍA

- ANADÓN, R. — 1983 Zonación en la costa asturiana: variación longitudinal de las comunidades de macrófitos en diferentes niveles de marea. *Inv. Pesq.*, 47 (1): 125-141
- ANADÓN, R. y F. X. NIELL. — 1981. Distribución longitudinal de macrófitos en la costa asturiana (N de España). *Ibidem*, 45 (1): 143-156.
- ANADÓN, R. y C. FERNÁNDEZ. — En prensa. Algunas consideraciones sobre la estimación de la producción primaria en horizontes intermareales. *Cuad. Sem. Est. Galegos, Ar. Cien. Mar.*
- ANADÓN, R.; C. GILI, E. GUASCH, I. OLIVELLA, L. POLO y J. ROS. — En prensa. Distribución del poblamiento bentónico en una zona intermareal de la costa cantábrica gallega. *Act. I Simp. Ibérico Est. Bentos Mar. (II)*.
- ANGULO, R. — 1980. Sistemática de las algas marinas de la costa vasca. *Publ. Soc. Cultural Insub.*, 1, 53 pp.
- ARDRE, F. — 1970. Contribution à l'étude des Algues marines du Portugal. I. La flore. *Portugaliae Act. Biol. (B)*, 10 (1/4): 1-423.
- 1971. Contribution à l'étude des Algues marines du Portugal II. Écologie et chorologie. *Bull. Cent. Etude. Rech. Sci. Biarritz*, 8 (3): 359-574
- 1978. Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus crenulatus* (Turn.) J. Ag. et du *G. devoniensis* (Grev.) Schott (Gigartinales, Phyllophoracées) en culture. *Rev. Algol.*, NS, 13 (2): 151-176.
- FELDMANN, J. — 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. *Suppl. Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 6, 152 pp.
- FELDMANN, J. y G. HAMEL. — 1936-37. Floridées de France. Gelidiales. *Rev. Algol.*, 9 (1-2): 85-140
- FERNÁNDEZ, C. — 1980. *Estudios estructurales y dinámica del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la región de Cabo Peñas, con especial atención a la biología de Saccorhiza polyschides (Le Jol.) Batt*. Tesis Univ. Oviedo. 256 pp.
- FERNÁNDEZ, C. y F. X. NIELL. — 1981. Distribución espacial del fitobentos en los horizontes inferiores del sistema intermareal rocoso de Cabo Peñas (Asturias). *Inv. Pesq.*, 45 (2): 309-326.
- 1982. Zonación del fitobentos intermareal de la región de Cabo Peñas (Asturias). *Ibidem*, 46 (1): 121-141
- FISCHER-PIETTE, E. — 1958. Sur l'écologie intercotidale ouest-ibérique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 246: 1301-1303.
- 1963. La distribution des principaux organismes nord-ibériques en 1954-55. *Ann. Inst. Océanogr.*, 40 (3): 165-311.
- FRAGA, F. — 1976. Fotosíntesis en la ría de Vigo. *Inv. Pesq.*, 40 (1): 151-167.
- NIELL, F. X. — 1976. *Estudios sobre la estructura, dinámica y producción del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la ría de Vigo*. Tesis Doctoral Univ. Barcelona. 181 pp.
- 1977. Rocky intertidal benthic systems in temperate seas: A synthesis of their functional performances. *Helgol. wiss. Meeres*, 30: 315-332.
- 1980. Efectos de la destrucción del estrato de *Himantalia elongata* en la vegetación cespitosa del sistema intermareal de la ría de Vigo. *Inv. Pesq.*, 44 (2): 253-263
- 1981. Estructuras disipativas en la organización de los sistemas bentónicos. *Oecol. Aquat.*, 5: 239-245
- NIELL, F. X. y J. RUCABADO. — 1981. Structural heterogeneity in benthic algal populations. *VIII Int. Seaweed Symp.*, Bangor, 1974.
- PARKE, M. y P. S. DIXON. — 1976. Check-list of British marine algae. Third revision. *J. mar. biol. Ass. UK.*, 56: 527-594.
- SORENSEN, T. — 1948. A method of stabilising groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. *K. Danske Vidensk. Selsk.*, 5: 1-34
- VALERA, M. DE. — 1962. Some aspects of the problem of the distribution of *Bifurcaria bifurcata* (Valley) Ross on the shores of Ireland, north of the Shannon estuary. *Proc. Roy. Irish Acad.*, 68 (B-7): 77-99

FE DE ERRATAS (Vol. 47)

*Página 77, línea 22*

donde dice: **Halobrachus**

debería decir: **Halobatrachus**

*Página 85, línea 2*

donde dice: **subatlántica**

debería decir: **sudatlántica**

*Página 171, línea 40*

donde dice: **Relative growth and populations study from north Atlantic...**

debería decir: **Relative growth and population study of Thunnus thynnus (L) from north Atlantic...**

*Página 203, línea 2*

donde dice: **(Linnaeus, 1758)**

debería decir: **Linnaeus, 1758**

*Página 263, línea 17 y 271, línea 3*

donde dice: **(Nafpaktitis, 1975)**

debería decir: **Nafpaktitis, 1975**

*Página 285, línea 2*

donde dice: **(Navelle, 1933)**

debería decir: **Navelle, 1933**

donde dice: **(Day, 1954)**

debería decir: **Day, 1954**