

Inv. Pesq.	50 (3)	págs. 353-366	Septiembre 1986
------------	--------	---------------	-----------------

Comparación de tres comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. en la costa de Asturias (N de España) *

R. ANADÓN y C. FERNÁNDEZ

Depto. de Zoología y Ecología. Facultad de Biología.
Universidad de Oviedo. 33005 Oviedo, (España)

Palabras clave. *Gelidium*, fitobentos intermareal, dinámica de comunidades, Norte de España, Asturias.

Key words: *Gelidium*, intertidal phytobenthos, community dynamics, North Spain, Asturias.

RESUMEN. El espacio intermareal rocoso comprendido entre 0,4 y 0,8 m, sobre el nivel cero de marea, está ocupado, en la costa central y oriental de Asturias, por horizontes con abundancia de *Gelidium latifolium*.

Se distinguen dos tipos de horizontes: 1) los dominados por *Gelidium latifolium*, típicos de la costa central, denominados horizontes de *G. latifolium*, y 2) horizontes con codominancia de *G. latifolium*, *G. sesquipedale*, *Corallina elongata* y *C. officinalis*, típicos de la costa oriental, y denominados horizontes de *Gelidium-Corallina*.

Se analizan una serie de variables. composición taxonómica, biomasa, diversidad, producción y tasa de renovación en tres localidades, dos en la costa central (Bañugues y Luanco) y una en la oriental (Rodiles). La composición taxonómica es similar en todas las localidades. La biomasa sostenida también es similar, pero el máximo se alcanza en épocas diferentes; en el centro, la época de máxima biomasa es el verano, y en el este, la primavera. La diversidad es más elevada en el este (por encima de 2 bits), mientras que las localidades del centro pocas veces superan 1 bit.

La producción es elevada en Rodiles (1699 g m⁻² año⁻¹, de los que 419 corresponden a *Gelidium latifolium*), mientras que, en el centro, los valores son menores (Bañugues: 792 g m⁻² año⁻¹; Luanco: 535 g m⁻² año⁻¹, correspondiendo a *G. latifolium* 528 y 423 g m⁻² año⁻¹, respectivamente). Igualmente, la tasa de renovación es más elevada en Rodiles (7,97) que en el resto (Bañugues: 4,15; Luanco: 1,64).

Se relacionan estas diferencias con estrategias de adaptación de *G. latifolium* a diferentes situaciones ambientales (exposición al oleaje y competencia por el espacio).

SUMMARY: COMPARISON OF THREE INTERTIDAL COMMUNITIES CHARACTERIZED BY ABUNDANCE OF *Gelidium latifolium* (GREV.) BORN ET THUR. AT THE COAST OF ASTURIAS (N SPAIN). — Two typical communities characterized by *Gelidium latifolium* appear at the central and eastern coast of Asturias. Both communities are located between 0.4 and 0.8 M.L.W.S. The dominant species of the central communities is *G. latifolium* (*G. latifolium* communities). The eastern communities are characterized by the codominance of *G. latifolium*, *G. sesquipedale*, *Corallina elongata* and *C. officinalis* (*Gelidium-Corallina* communities).

* Recibido el 6 de febrero de 1986. Aceptado el 25 de abril de 1986.

Realizado mediante becas de Formación Profesional Investigador del M.E.C. (Fernández) y de la Fundación Juan March (Anadón) Parte del Proyecto de Investigación número 2636/83 de la CAICYT.

Some parameters as floristic composition and similarity, biomass, diversity, primary net production and P/B ratio are studied in three localities, two at the central coast (Bañugues and Luanco) and one at the eastern coast (Rodiles). Floristic similarity is high. The values of maximum biomass are similar, but the maxima are reached in summer (Bañugues and Luanco) or spring (Rodiles). Diversity is maximal in Rodiles —over 2— and minimal in the central coast (1). Annual primary net production is $1699 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ (Rodiles), $792 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ (Bañugues) and $535 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ (Luanco), and *G. latifolium* produces 419, 528 and $423 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$ respectively. P/B ratio is maximal in Rodiles (7.97), minimal in Luanco (1.64) and intermediate in Bañugues (4.15). Adaptive strategies of *G. latifolium* depending on variable environmental conditions have been considered to explain the detected differences along the E to W gradient.

INTRODUCCION

En recientes trabajos (ANADÓN y NIELL, 1981; FERNÁNDEZ y NIELL, 1982; ANADÓN, 1983; FERNÁNDEZ y ANADÓN, en prensa) se han delimitado los cambios de distribución de las principales especies intermareales de la costa asturiana como consecuencia del influjo meridional del golfo de Vizcaya, ya señalado por FISCHER-PIETTE (1958, 1963). Uno de los fenómenos más notorios es la desaparición de *Himanthalia elongata* a partir de la costa central de Asturias; el espacio vacío dejado por esta especie —comprendido entre los 0,4 y 0,8 m sobre el nivel cero de marea— es ocupado por *Chondrus crispus* o *Gelidium latifolium*, que constituyen horizontes que se alternan de forma irregular a lo largo de la costa (ANADÓN, 1983).

Los horizontes caracterizados por *Gelidium latifolium* pueden agruparse en dos categorías: 1) horizontes dominados de forma absoluta por *G. latifolium*, que ocupa la totalidad del espacio disponible (FERNÁNDEZ y NIELL, 1981) y que son característicos de la costa central (región de cabo Peñas), y 2) horizontes caracterizados por codominancia con otras especies de *Gelidium*, concretamente *Gelidium sesquipedale* y *Corallina* (*Corallina officinalis* y *Corallina elongata*) y que son característicos de la costa oriental.

En el presente trabajo se analiza el comportamiento de estos horizontes a lo largo de la costa, siguiendo las directrices de un trabajo anterior (FERNÁNDEZ *et al.*, 1983).

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante un ciclo anual se recogieron muestras mensuales de 2500 cm^2 en tres localidades de la costa de Asturias, cuya localización y características se señalan en la figura 1.

Las técnicas de recolección, manipulación y expresión de resultados están contenidos en el trabajo de FERNÁNDEZ *et al.* (1983).

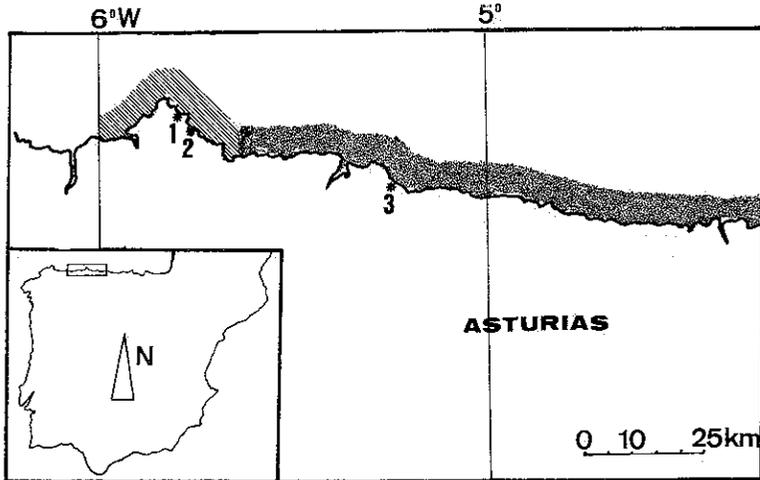


FIG. 1.—Situación geográfica de las localidades estudiadas: 1) Bañugues, 2) Luanco; 3) Rodiles. Zona rayada: dominancia de *Gelidium latifolium*; zona sombreada, codominancia de *G. latifolium*, *G. sesquipedale* y *Corallina* spp. (Geographic situation of the localities studied. 1) Bañugues, 2) Luanco, 3) Rodiles. Stripper zone: dominance of *Gelidium latifolium*; dotted zone: codominance of *G. latifolium*, *G. sesquipedale* and *Corallina* spp.)

RESULTADOS

COMPOSICIÓN ESPECÍFICA Y SIMILITUD FLORÍSTICA

Se han encontrado 49 especies con biomasa conspicua (superior a 0,01 g/m²) que se reparten como sigue: 35 Rodofíceas, 10 Feofíceas y 4 Clorofíceas. La composición específica es similar en las tres localidades (cuadro I), siendo el total de especies y su distribución en los diferentes grupos el que aparece en el cuadro II.

Los valores de similitud florística, calculados sobre los datos del cuadro I utilizando el índice de SORENSEN (1948), son elevados y bastante semejantes (Bañugues-Luanco: 76 %; Bañugues-Rodiles: 74 %; Luanco-Rodiles: 66 %), lo que indica una composición taxonómica homogénea.

ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

La abundancia mensual de las diferentes especies en las tres localidades está expresada en los cuadros III, IV y V.

Las localidades de la costa central (Bañugues y Luanco) se caracterizan por la gran dominancia que *Gelidium latifolium* ejerce sobre el resto de especies que componen el horizonte; en Bañugues representa el 82 por ciento de la

CUADRO I

Especies encontradas (se utiliza la nomenclatura de PARKE & DIXON, 1976) con biomasa conspicua (> 0,01 g) en cada una de las localidades estudiadas. B, Bañugues; L, Luanco; R, Rodiles.

	B	L	R
RHODOPHYTA			
1 * <i>Gelidium latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur.	+	+	+
2 <i>Gelidium pusillum</i> (Stackh.) Le Jol.	+	+	+
3 <i>Gelidium sesquipedale</i> (Clem.) Born. et Thur.	+	+	+
4 <i>Pterocladia capillacea</i> (S. G. Gmelin) Born. et Thur.	+	-	+
5 <i>Asparagopsis armata</i> Harv.	-	-	+
6 <i>Calliblepharis jubata</i> (Good et Woodw.) Kütz.	+	+	-
7 <i>Hypnea musciformis</i> (Wulf.) Lamour	+	-	+
8 <i>Plocamium cartilagineum</i> (L.) Dixon	+	+	+
9 ** <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turn.) J Ag	+	+	+
10 <i>Chondrus crispus</i> Stackh.	+	+	+
11 <i>Gigartina acicularis</i> (Wulf.) Lamour.	+	+	+
12 <i>Gigartina pistillata</i> (S. G. Gmelin) Stackh.	-	-	+
13 <i>Gigartina stellata</i> (Stackh. in With.) Batt.	+	-	-
14 <i>Gigartina teedi</i> (Roth.) Lamour.	-	-	+
15 <i>Corallina elongata</i> Ellis et Soland	+	+	+
16 <i>Corallina officinalis</i> L.	+	+	+
17 <i>Corallina squamata</i> Ellis	-	-	+
18 <i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.	+	+	+
19 <i>Dumontia incrassata</i> (O. F. Mull.) Lamour.	-	-	+
20 <i>Peyssonelia squamaria</i> (S. G. Gmelin) Decaisne	+	+	+
21 <i>Champia parvula</i> (C. Ag.) Harv	+	+	+
22 <i>Gastroclonium ovatum</i> (Huds.) Papenf.	+	+	+
23 <i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyngb	+	+	+
24 <i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (Lamour) Silva	+	+	+
25 <i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb.	-	+	-
26 <i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth.	+	+	-
27 <i>Ceramium echinotum</i> J. Ag	+	-	-
28 <i>Ceramium flabelligerum</i> J. Ag.	+	-	-
29 <i>Ceramium rubrum</i> (Huds.) C. Ag	+	+	-
30 <i>Halarus equisetifolius</i> (Lightf.) Kütz.	+	-	+
31 <i>Cryptopleura ramosa</i> (Huds.) Kylin ex Newton	-	-	+
32 <i>Chondria coerulescens</i> (J. Ag.) Falkenb	-	-	+
33 <i>Laurencia obtusa</i> (Huds.) Lamour	-	+	-
34 <i>Laurencia pinnatifida</i> (Huds.) Lamour	+	+	+
35 <i>Pterosiphonia complanata</i> (Clem.) Falkenb	+	+	+
PRAEOPHYTA			
36 <i>Ectocarpus</i> spp Lyngb.	-	-	+
37 <i>Laminaria ochroleuca</i> Pyl.	+	-	-
38 <i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightf.) Batt	+	-	+
39 <i>Halopteris scoparia</i> (L.) Sauv.	+	+	+
40 <i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C. Ag.	+	+	+
41 <i>Dictyopteris membranacea</i> (Stackh.) Batt	+	-	+
42 <i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour.	+	+	+
43 <i>Bifurcaria bifurcata</i> Ross	+	+	-
44 <i>Cystoseira baccata</i> (S. G. Gmelin) Silva	+	+	+
45 <i>Cystoseira tamariscifolia</i> (Huds.) Papenf.	+	-	+
CHLOROPHYTA			
46 <i>Ulva rigida</i> C Ag	+	+	+
47 <i>Chaetomorpha capillaris</i> (Kütz.) Børg.	-	+	-
48 <i>Cladophora prolifera</i> (Roth.) Kütz	-	+	-
49 <i>Codium tomentosum</i> Stackh.	-	-	+

* *Gelidium attenuatum* «sensu» FELMAN y HAMEL (1936-37)

** «Sensu» ARDRÉ (1978).

CUADRO II

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

	Bañugues	Luanco	Rodiles
Total	36	30	37
Rodofíceas	26	22	27
Feofíceas	9	5	8
Clorofíceas	1	3	2

biomasa media total, y en Luanco, el 93 por ciento. Del resto de especies merecen destacarse dos grupos: 1) pequeñas rodofíceas como *Gymnogongrus crenulatus*, *Corallina elongata* y *Pterosiphonia complanata*, así como otras desarrolladas sobre la base de los talos de *G. latifolium* (*Calliblepharis jubata*, *Hypnea musciformis*, *Gigartina acicularis* y *Gastroclonium ovatum*), y 2) especies de mayor talla, procedentes de niveles superiores (*Bifurcaria bifurcata*, *Halopteris scoparia*) o inferiores (*Gelidium sesquipedale*, *Pterocladia capillacea* y *Cystoseira tamariscifolia*).

En la costa oriental (Rodiles), se da una situación de codominancia de *Gelidium latifolium*, *Gelidium sesquipedale*, *Corallina elongata* y *Corallina officinalis*, representando *G. latifolium* sólo el 33 por ciento de la biomasa media total del horizonte. Esta repartición más equitativa del espacio y la alternancia de las épocas de abundancia de las especies codominantes, permite el desarrollo de otras especies, durante algunos meses, como *Saccorhiza polyschides*, *Halopteris scoparia* y *Cystoseira tamariscifolia*, que, aunque presentes en la costa central, no alcanzan los niveles de abundancia de Rodiles. Al igual que en la costa central, también son importantes las rodofíceas de pequeña talla, ya mencionadas.

BIOMASA

La figura 2 representa el ciclo anual de biomasa del horizonte en las diferentes localidades.

En situaciones de dominancia de *Gelidium latifolium*, la variación de biomasa del horizonte obedece al ciclo de esta especie (fig. 2 a y b), con dos máximos, el más importante en julio y otro secundario en septiembre, y un mínimo durante el invierno.

En situaciones de codominancia, también se observan dos máximos, en mayo y octubre (fig. 2 c). El primero de ellos coincide con el máximo de biomasa de *Gelidium sesquipedale* y el segundo con el de *Gelidium latifolium*.

CUADRO III

Abundancia mensual de las especies de Bañugues. Peso en g.m.⁻⁶

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
<i>Gelidium latifolium</i>	208,00	198,59	184,65	287,82	353,91	532,45	601,86	347,19	420,85	344,11	285,39	171,18
<i>Gelidium pusillum</i>	1,47	—	—	7,59	1,82	—	—	—	—	—	10,92	—
<i>Gelidium sesquipedale</i>	2,18	0,18	8,89	3,40	8,07	31,05	11,22	13,80	44,05	7,00	11,84	1,89
<i>Pterocladia capillacea</i>	—	—	2,78	—	5,46	14,47	26,43	12,75	39,00	20,79	—	—
<i>Calliblepharis jubata</i>	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hypnea musciformis</i>	0,30	0,19	1,41	5,12	0,12	4,93	16,74	13,44	4,50	9,35	12,41	0,63
<i>Plocamium cartilagineum</i>	—	—	0,01	0,18	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	1,77	0,49	2,79	2,34	0,31	1,25	5,95	3,41	4,33	5,02	2,59	3,74
<i>Chondrus crispus</i>	6,99	0,56	0,29	1,58	0,04	0,08	6,50	0,04	0,38	4,78	3,96	0,32
<i>Gigartina acicularis</i>	3,53	0,54	0,32	—	0,11	0,15	—	—	—	—	—	0,07
<i>Gigartina stellata</i>	—	2,30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corallina elongata</i>	0,72	0,41	1,22	1,61	0,07	0,30	5,44	2,09	3,14	3,03	7,82	1,56
<i>Corallina officinalis</i>	—	—	—	—	—	—	6,07	1,46	0,42	—	1,67	0,40
<i>Jania rubens</i>	—	—	0,33	1,54	—	—	—	0,67	—	—	1,79	—
<i>Peyssonnelia squamaria</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Champia parvula</i>	—	0,05	0,06	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gastroclonium ovatum</i>	0,27	0,46	0,16	0,68	0,74	0,57	0,81	—	—	2,94	0,20	0,40
<i>Rhodymenia pseudopalmaria</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,07	—
<i>Lomentaria articulata</i>	—	—	0,11	—	0,07	0,95	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium diaphanum</i>	0,14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,84
<i>Ceramium echinotum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceramium flabelligerum</i>	—	—	0,27	—	0,08	—	0,41	2,85	—	4,14	—	—
<i>Ceramium rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haliurus equisetifolius</i>	—	—	—	—	—	0,90	1,07	—	0,44	—	—	—
<i>Laurencia pinnatifida</i>	0,09	0,45	0,08	—	0,39	—	0,05	—	—	—	0,06	0,11
<i>Pterosiphonia complanata</i>	0,01	0,04	0,19	—	0,05	0,71	0,21	0,26	—	—	0,07	0,07
<i>Laminaria ochroleuca</i>	—	—	—	—	—	—	0,01	—	1,01	0,02	0,98	0,13
<i>Saccorhiza polyschides</i>	—	—	—	—	—	0,68	—	—	—	—	—	—
<i>Haliopsis scoparia</i>	0,06	3,11	14,36	2,04	0,30	—	0,59	0,06	0,22	2,29	3,60	4,88
<i>Cladostephus spongiosus</i>	0,28	0,03	0,06	—	—	—	—	0,05	—	0,50	—	0,64
<i>Dictyopteris membranacea</i>	—	—	—	0,52	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dyctiota dichotoma</i>	—	0,11	0,16	1,04	—	—	—	—	0,08	—	—	—
<i>Bifurcaria bifurcata</i>	0,78	5,62	0,25	0,82	7,85	—	5,46	60,74	—	27,65	—	—
<i>Cystoseira tamariscifolia</i>	—	—	—	—	0,18	—	131,87	—	27,73	0,16	—	—
<i>Ulva rigida</i>	0,64	—	—	—	—	—	1,62	—	0,91	—	0,12	0,39
Número de especies	17	16	21	14	18	14	19	15	15	14	14	17

CUADRO IV

Abundancia mensual de las especies en Luauco. Peso en g.m⁻²

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
<i>Gelidium latifolium</i>	323,15	306,55	319,68	450,57	494,86	548,77	712,32	438,04	450,49	345,34	318,09	321,05
<i>Gelidium pusillum</i>	—	—	3,31	4,35	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gelidium sesquipedale</i>	0,83	2,35	2,50	6,45	5,69	1,51	4,36	1,13	0,54	2,71	—	4,39
<i>Calliblepharis jubata</i>	—	—	—	2,21	2,33	5,83	10,13	0,14	2,86	3,58	—	—
<i>Plocamium cartilagineum</i>	—	—	0,03	1,02	0,15	0,25	—	—	—	—	0,01	—
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	0,19	—	—	1,32	1,12	1,08	3,96	3,85	1,70	1,96	0,45	0,19
<i>Chondrus crispus</i>	1,12	5,94	0,20	1,79	—	—	2,58	0,40	0,41	—	1,61	—
<i>Gigartina acicularis</i>	4,68	0,92	0,14	—	—	0,17	—	—	1,98	—	0,46	4,93
<i>Corallina elongata</i>	0,59	—	7,07	4,55	0,95	17,57	8,54	12,56	1,14	2,30	1,42	0,62
<i>Corallina officinalis</i>	—	—	—	—	—	5,07	4,22	—	—	—	0,24	0,17
<i>Iania rubens</i>	—	—	—	—	—	7,05	—	—	—	—	—	—
<i>Peyssonelia squamaria</i>	0,49	10,66	0,21	1,27	3,29	—	—	—	—	0,31	—	0,34
<i>Champia parvula</i>	—	—	—	—	—	0,38	—	—	—	—	—	—
<i>Gastroclonium ovatum</i>	—	—	—	0,45	0,54	0,84	2,77	0,38	—	—	2,10	0,05
<i>Lomentaria articulata</i>	0,01	—	—	—	0,04	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhododymenia pseudopalmata</i>	1,16	1,00	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,27
<i>Callithamnion corymbosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4,05	—	—	—
<i>Ceramium diaphanum</i>	—	—	—	—	—	2,35	1,09	—	—	—	—	—
<i>Ceramium rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,03	2,89
<i>Laurencia obtusa</i>	1,28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Laurencia pinnatifida</i>	0,82	0,04	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pterostophoma complanata</i>	—	—	—	—	—	0,38	—	—	—	—	—	—
<i>Halopteris scoparia</i>	1,82	5,19	3,10	—	0,31	2,31	—	0,43	—	—	0,13	—
<i>Cladostephus spongiosus</i>	0,90	—	—	—	—	0,04	—	—	—	—	—	—
<i>Dictyota dichotoma</i>	0,45	—	—	1,14	0,21	—	—	—	—	—	0,14	—
<i>Bifurcaria bifurcata</i>	0,34	4,92	3,30	—	21,02	—	66,93	0,36	—	—	0,85	3,03
<i>Cystoseira baccata</i>	—	—	—	7,13	—	0,08	—	0,06	—	—	—	—
<i>Ulva rigida</i>	0,04	—	0,11	—	0,07	0,81	1,12	—	1,95	2,28	0,35	0,09
<i>Cladophora prolifera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,23
Número de especies	16	9	11	12	14	17	11	10	9	7	14	13

CUADRO V

Abundancia mensual de las especies en Rodiles. Peso en g.m⁻²

	ENE	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
<i>Gelidium latifolium</i>	91,71	90,92	87,42	236,48	325,99	337,58	235,24	202,71	364,18	96,39	104,20
<i>Gelidium pusillum</i>	—	—	—	—	—	2,56	—	1,98	0,33	3,72	—
<i>Gelidium sesquipedale</i>	1,18	161,81	312,30	355,55	163,01	29,32	25,63	103,10	38,46	115,70	16,93
<i>Pterocladia capitata</i>	—	—	—	7,03	—	22,28	167,23	—	1,15	—	—
<i>Asparagopsis armata</i>	—	—	—	—	0,16	7,40	—	0,30	—	—	—
<i>Hypnea musciformis</i>	—	3,46	—	—	0,63	0,18	0,02	—	—	—	—
<i>Plocamium cartilagineum</i>	—	0,82	1,60	0,27	0,22	2,84	1,25	1,17	—	1,27	0,11
<i>Gymnogongrus crenulatus</i>	4,78	—	0,18	—	0,32	2,06	0,10	0,90	—	—	5,43
<i>Chondrus crispus</i>	—	—	1,17	1,06	2,08	9,86	20,09	76,35	7,23	—	5,52
<i>Gigartina acicularis</i>	17,91	—	—	—	0,36	21,19	—	11,04	1,68	12,32	13,69
<i>Gigartina pistillata</i>	1,37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gigartina teedi</i>	1,57	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corallina elongata</i>	7,83	76,70	70,11	25,25	55,01	39,84	154,08	152,63	73,66	11,48	1,68
<i>Corallina officinalis</i>	—	25,21	76,61	141,47	130,99	159,34	—	0,44	—	40,59	62,12
<i>Corallina squamata</i>	—	—	—	30,32	69,21	—	—	—	—	4,49	6,31
<i>Jania rubens</i>	0,04	18,68	1,36	50,13	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dumontia incrassata</i>	—	—	—	1,55	—	—	9,81	5,39	3,67	19,74	—
<i>Peyssonetia squamaria</i>	—	—	—	—	—	2,70	—	—	—	—	—
<i>Champia parvula</i>	—	—	—	2,13	0,17	—	—	—	—	—	—
<i>Gastroclonium ovatum</i>	0,36	0,72	0,49	0,79	0,64	0,26	0,06	0,26	0,32	—	0,93
<i>Lomentaria articulata</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,40	—	—	—
<i>Rhodomenia pseudopalmeta</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,40	—	—	—
<i>Halurua equisetifolius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,19	0,19
<i>Chondria coerulescens</i>	—	—	—	—	—	3,23	0,38	—	—	—	—
<i>Pterosiphonia complanata</i>	—	—	—	—	0,02	—	0,03	—	—	0,01	0,19
<i>Saccorhiza polyschides</i>	13,08	—	13,10	—	0,79	1,80	—	2,12	—	105,41	18,67
<i>Halopteris scoparia</i>	47,70	0,36	—	—	0,37	15,22	2,77	0,85	0,24	39,24	113,18
<i>Cladostephus spongiosus</i>	—	—	—	—	—	0,36	—	0,49	0,42	—	17,40
<i>Dictyopteris membranacea</i>	0,21	—	2,04	2,11	0,12	0,15	1,48	1,38	—	4,29	6,74
<i>Dictyota dichotoma</i>	1,20	0,40	0,28	—	0,60	6,40	—	—	—	—	—
<i>Cystoseira baccata</i>	—	0,48	—	—	0,44	—	—	0,04	—	—	—
<i>Cystoseira tamariscifolia</i>	—	115,24	17,92	79,25	5,72	—	—	—	—	—	—
<i>Ulva rigida</i>	—	—	—	—	—	1,37	—	—	0,20	0,07	2,87
<i>Codium tomentosum</i>	24,64	—	—	—	—	27,29	1,41	57,45	93,77	78,91	26,85
Número de especies	14	13	14	13	20	23	16	20	13	15	17

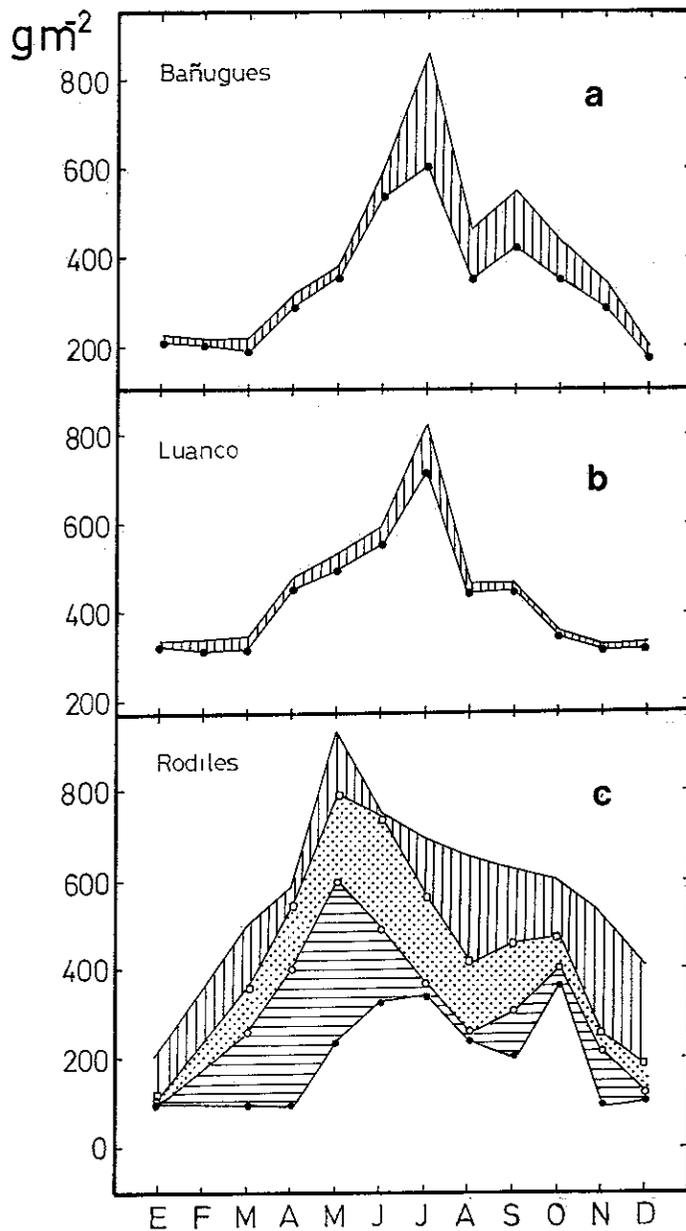


FIG. 2.—Ciclo anual de biomasa del horizonte de *Gelidium latifolium* (a, Bañugues; b, Luanco) y del horizonte de *Gelidium-Corallina* (c, Rodiles). Zona blanca, *G. latifolium*; rayado horizontal, *G. sesquipedale*; punteado, *Corallina* spp.; rayado vertical, resto de especies. (Annual cycle of biomass at the *Gelidium latifolium* community (a, Bañugues, b, Luanco) and at *Gelidium-Corallina* community (c, Rodiles). Unshaded zone, *G. latifolium*; horizontal striped zone, *G. sesquipedale*; dotted zone, *Corallina* spp.; vertical striped zone, other species.)

Es importante la contribución del resto de especies durante el período junio-octubre, época de desprendimiento de ambas especies de *Gelidium*. Una y otra presentan dos épocas claras de abundancia, que se suceden en el tiempo (fig. 2 c): *G. sesquipedale* alcanza en seguida su biomasa máxima (mayo) y, a partir de entonces, *G. latifolium* se constituye en dominante; mantiene los dos máximos como en la costa central, pero siendo ambos de igual magnitud.

La biomasa máxima del horizonte es similar en las tres localidades y se aproxima a los $800 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$.

DIVERSIDAD

La figura 3 representa el ciclo anual de diversidad en las tres localidades. Los valores más bajos se obtienen en Luanco, donde es más acusada la dominancia de *Gelidium latifolium*, no llegando a alcanzar el valor 1. Rodiles presenta los valores más elevados, entre 2 y 3 —excepto un mes—, con oscilaciones consecutivas a lo largo del año, si bien éstas no son importantes. Bañugues presenta valores intermedios, similares a los de Luanco, en invierno y primavera, mientras que, en verano y otoño, aumentan y se sitúan entre 1 y 1,5.

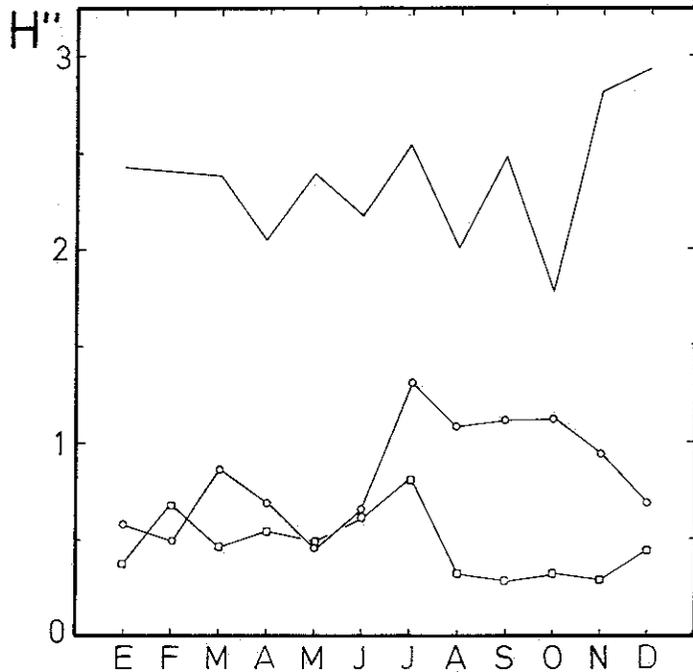


FIG. 3. — Ciclo anual de la diversidad en las tres localidades estudiadas. ○—○ Bañugues; □—□ Luanco; — Rodiles (Annual cycle of diversity at the three localities studied. ○—○ Bañugues; □—□ Luanco; — Rodiles.)

En Luanco y Bañugues se pueden reconocer dos máximos de diversidad, uno en invierno y otro en verano, aunque el primero no está bien definido. En Rodiles ocurre lo contrario, destacando el máximo de invierno. Todos estos valores máximos de diversidad coinciden con situaciones de disminución del efecto de dominancia, que, en unos casos, obedece a un mayor desarrollo de otras especies y, en otros, a una disminución de biomasa de la especie dominante.

PRODUCCIÓN

En horizontes con dominancia de *Gelidium latifolium* se distinguen tres épocas de producción, que se corresponden, en orden de importancia decreciente, con los períodos: 1.º, primavera-verano; 2.º, verano-otoño, y 3.º, invierno, y, entre ellos, se suceden otros tantos períodos de pérdida de biomasa, siendo el más importante el de verano (julio-agosto). Las épocas de producción del horizonte coinciden con las de la especie dominante, *Gelidium latifolium*.

En horizontes con codominancia de *Gelidium* spp. y *Corallina* spp. hay dos períodos bien definidos: una época de producción de enero a mayo y otra de desprendimientos o pérdidas, que ocupa el resto del año. Sin embargo, el comportamiento de *Gelidium latifolium* es idéntico al descrito para situaciones de dominancia.

En el cuadro VI se expresan los valores de producción anual neta del horizonte, las especies dominantes y el resto, en las tres localidades. Hay una relación inversa entre producción y dominancia, con máximos valores de producción en horizontes con especies codominantes (Rodiles: $1699 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$). A pesar de que las diferencias de producción son muy notorias, en las tres localidades, *Gelidium latifolium* presenta valores similares. Existen, sin embargo, notables diferencias si se estiman por separado las tres épocas de pro-

CUADRO VI

Valores de producción neta anual (g m^{-2}) del horizonte, especies dominantes y el resto de especies en las tres localidades.

	Bañugues	Luanco	Rodiles
P. horizonte	792	535	1699
P. <i>Gelidium latifolium</i>	528	423	419
P. <i>Gelidium sesquipedale</i>	—	—	509
P. <i>Corallina</i> spp.	—	—	271
P. resto	264	112	500

ducción de *G. latifolium* (cuadro VII). Así, Luanco y Rodiles presentan valores de producción anual semejantes (cuadro VI), pero, en la primera localidad, el 96 por ciento de la producción se logra en el primer período (6 meses), mientras que, en la segunda, ese porcentaje se logra en dos períodos de tres y uno meses.

CUADRO VII

Períodos de producción de *Gelidium latifolium*. Entre paréntesis se indican los meses de duración de cada período. 1.º: primavera-verano; 2.º: verano-otoño, y 3.º: invierno. Los valores se expresan en g m⁻².

	1.º	2.º	3.º
Bañugues	417,2 (5)	73,7 (1)	36,8 (1)
Luanco	405,8 (6)	12,4 (1)	5,1 (2)
Rodiles	250,2 (3)	161,5 (1)	7,8 (1)

COCIENTE P/B

Sigue la misma pauta que anteriores variables, con máximos valores en Rodiles, intermedios en Bañugues y mínimos en Luanco (cuadro VIII). Destaca la gran diferencia entre esta última localidad y Rodiles, marcada por el distinto comportamiento de *Gelidium latifolium*; en Luanco, la tasa de renovación es muy baja, tendiendo a mantener una biomasa sin grandes fluctuaciones; en Rodiles, la tendencia es opuesta, con una tasa de renovación casi ocho veces mayor.

Las mismas deducciones resultan al analizar los valores de la tasa de renovación de *Gelidium latifolium* para cada período de producción (cuadro IX). Las diferencias entre localidades se acentúan aún más.

CUADRO VIII

Valores del índice P/B anual del horizonte y de *Gelidium latifolium* en las tres localidades.

	Bañugues	Luanco	Rodiles
Horizonte	4,15	1,64	7,97
<i>Gelidium latifolium</i>	3,08	0,72	5,61

CUADRO IX

Valores del cociente P/B (unificados a 12 meses) de los tres períodos de producción de *Gelidium latifolium*. 1.º: primavera-verano; 2.º: verano-otoño, y 3.º: invierno.

	1.º	2.º	3.º
Bañugues	5,42	2,55	2,58
Luanco	0,38	0,34	0,09
Rodiles	11,45	9,56	1,03

DISCUSIÓN

En la costa central asturiana, *Gelidium latifolium* es el macrófito dominante, pero, al avanzar hacia el Este, *Gelidium sesquipedale* empieza a ser un serio competidor, propiciado, quizá, por la naturaleza acantilada de la costa. De esta competencia por el espacio se benefician, en primer lugar, especies del género *Corallina*, que, con una amplia distribución en los niveles inferiores del intermareal (FERNÁNDEZ y NIELL, 1982), aprovechan cualquier oportunidad para desarrollarse ampliamente, gracias a su capacidad de crecimiento y regeneración (SIERRA y FERNÁNDEZ, 1984). El resto de especies, cuya importancia en la costa central es insignificante en términos de biomasa, alcanza valores considerables que ocasionan una elevada diversidad durante todo el año.

Es destacable que los valores de producción de *G. latifolium*, así como la biomasa máxima sostenida y las épocas de producción y desprendimientos, sean similares a lo largo de la costa asturiana, aunque, en la parte oriental, por efecto de competencia espacial, disponga de menos espacio para desarrollarse. En este sentido, hay una coincidencia plena con un trabajo anterior (FERNÁNDEZ *et al.*, 1983) en el que se evidenciaba que horizontes caracterizados por una determinada especie son menos productivos, en términos de producción neta anual y tasa de renovación, cuando hay una fuerte dominancia frente a situaciones de codominancia más productivas.

La desigual ocupación del espacio en las costas central y oriental define la dinámica de los horizontes, sin que la «meridionalización» hacia el interior del golfo de Vizcaya tenga un papel decisivo como en otras situaciones gradientales a lo largo de la costa de Asturias (ANADÓN y NIELL, 1981; ANADÓN, 1983; FERNÁNDEZ *et al.*, *op. cit.*; FERNÁNDEZ y ANADÓN, en prensa).

Las diferencias observadas entre las localidades muestreadas parecen ocasionadas por mecanismos de adaptación de las especies al medio, ya apuntadas en el trabajo de FERNÁNDEZ *et al.* (*op. cit.*). Estos mecanismos de adaptación

o, dicho de otra forma, la plasticidad de la especie y su capacidad para acomodarse a cada ambiente, serían los responsables de los resultados encontrados

Así, las diferencias de producción y tasa de renovación entre dos localidades próximas (Bañugues y Luanco) obedecería a las estrategias de adaptación de *Gelidium latifolium* a un mayor grado de exposición al oleaje (Luanco), que minimizaría el flujo de energía que circula por la comunidad. Por otro lado, las diferencias entre localidades del centro y Este serían debidas a estrategias de adaptación de *G. latifolium* a situaciones de competencia. La competencia por el espacio representaría, para cada especie codominante, un medio no determinista o previsible y provocaría un aumento de la disipación energética de la comunidad, en el sentido de CONRAD (1983). Esta situación se refleja en las mayores cifras de producción y tasa de renovación, ya comentados, y coincide con la observada en horizontes caracterizados por abundancia de *Bifurcaria bifurcata* (FERNÁNDEZ *et al.*, 1983) en un gradiente inverso al encontrado en este trabajo.

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.
- ARRÉ, F. — 1978. Sur les cycles morphologiques du *Gymnogongrus crenulatus* (Thurn.) J. Ag. et du *G. devoniensis* (Grev.) Schott. (Gigartinales, Phylloporacées) en culture. *Rev. Algol. N.S.*, 13 (2): 151-176.
- CONRAD, M. — 1983 *Adaptability. The significance of variability from Molecule to Ecosystem.* Plenum Press, New York & London, 383 pp.
- FELDMANN, J. y G. HAMEL. — 1936-37. Floridés de France Gelidiales. *Rev. Algol.*, 9 (1-2): 85-140.
- FERNÁNDEZ, C. y R. ANADÓN. — (En prensa.) Ecología del litoral asturiano. En: *Fauna y Flora de la Península Ibérica*. Haranburu ed., San Sebastián.
- 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.
- FERNÁNDEZ, C., F. X. NIELL y R. ANADÓN. — 1983. Comparación de dos comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Bifurcaria bifurcata* Ros en las costas N y NO de España. *Ibidem*, 47 (3): 435-455.
- FISCHER-PIETTE, É. — 1958. Sur l'écologie intercotidale ouest-ibérique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 246: 1301-1303.
- 1963. La distribution des principaux organismes nord-ibériques en 1954-55. *Ann. Inst. Océanogr.*, 40 (3): 165-311.
- PARKE, M. y P. S. DIXON. — 1976. Check-list of British marine algae. Third revision. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 56: 527-594.
- SIERRA, F. y C. FERNÁNDEZ. — 1984. El horizonte de *Corallina elongata* Ellis et Soland en la costa central de Asturias (N de España) II. Dinámica de un ciclo anual. *Rev. Biol. Univ. Oviedo*, 2: 131-141.
- SORENSEN, T. — 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. *K. Danske Vidensk. Selsk.*, 5: 1-34.