

VARIACION ESTACIONAL DE LAS POBLACIONES DE  
MOLUSCOS Y CRUSTACEOS DEL HORIZONTE DE *Gelidium*  
*latifolium* (Grev.) Born. et Thur. DE LA COSTA CENTRAL DE  
ASTURIAS

E FERNANDEZ, C FERNANDEZ Y R. ANADON

Departamento de Biología de Organismos y Sistemas Unidad de Ecología Universidad de Oviedo  
33071 Oviedo España

*Rev. Biol. Univ Oviedo*, 8. 85-98 (1990)

Se estudia la estructura de determinadas taxocenosis animales a lo largo de un ciclo anual en el horizonte de *Gelidium latifolium*.

El macrófito dominante organiza el espacio tridimensional y heterogéneamente, lo que permite la coexistencia de un elevado número de especies

Se distinguen dos subsistemas dentro del horizonte: subsistema algas y subsistema sedimento, con características y dinámicas diferentes aunque relacionadas entre sí. Se analiza la variación temporal de la biomasa y diversidad de las macroalgas y la abundancia de los principales grupos de la macrofauna en relación con la estructura vertical del sistema.

Se discute en relación con los ciclos de abundancia de especies animales que utilizan como recurso a las algas o los detritus-sedimento y la organización tridimensional del talo de la especie de macroalga dominante, *G. latifolium*.

**Palabras clave:** Zona intermareal. Moluscos. Crustáceos. Variación estacional. *Gelidium latifolium*. Asturias.

SEASONAL VARIATIONS OF MOLLUSCAN AND CRUSTACEAN POPULATIONS  
INHABITING THE SEAWEED *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur  
ON THE CENTRAL CANTABRIAN COAST

The seasonal variations in abundance of the animal populations inhabiting the *Gelidium latifolium* belt revealed the coexistence of an important number of species as a consequence of the three-dimensional and heterogeneous structure of this system.

Two well-differentiated compartments are described in this system: fauna inhabiting algae and fauna related to the sediment. These compartments are characterized by a different seasonal dynamics, although they are interrelated.

Seasonal variations in algae biomass and diversity as well as the abundance the representative animal species inhabiting *G. latifolium* are discussed in relation to the trophic categories of the fauna and the spatial structure of the macroalgae community

**Key Words.** Intertidal zone. Mollusca. Crustacea. Seasonal Variations. *Gelidium latifolium*. Asturias.

## INTRODUCCION

El horizonte de *Gelidium latifolium* ocupa una franja del litoral inferior de la zona intermareal rocosa en la región del Cabo Peñas (Asturias), que ha sido objeto de varios trabajos referentes tanto al fitobentos (FERNÁNDEZ y NIELL 1981, FERNÁNDEZ y ANADÓN 1986, JUANES y FERNÁNDEZ 1988) como al zoobentos (ANADÓN 1980, FERNÁNDEZ et al. 1987, 1989).

El presente trabajo aborda el estudio del ciclo anual de las comunidades de moluscos y crustáceos como grupos más característicos de la fauna que habita en el horizonte, y se presta especial atención a las diferencias encontradas entre los compartimentos estudiados.

## MATERIAL Y METODOS

Se recogieron dos muestras mensuales en el horizonte de *G. latifolium* coincidiendo con las mareas vivas, durante un ciclo anual (julio 84-junio 85), en la ensenada de Bañugues (Asturias), de coordenadas UTM 30T UP 9624.

El área de muestreo empleada para cada una de ellas fue de 2025 cm<sup>2</sup>, área mínima de muestreo establecida para el zoobentos del horizonte de *Gelidium latifolium* por ARRONTES (1987).

Durante la recogida de muestras se diferenciaron dos fracciones: la fracción algas, constituida al arrancar manualmente los macrófitos de mayor talla, y una fracción sedimento, obtenida al raspar con una espátula los restos vegetales y el sedimento de la superficie muestreada.

Los valores expresados son la media de ambas muestras. En el caso de los moluscos y decápodos se utilizó como expresión de densidad el número de individuos m<sup>-2</sup>. La abundancia de los anfípodos se expresó según una escala arbitraria (ver figura 5). La diversidad se calculó mediante el índice de Shannon-Weaver (1963). Únicamente se ha tenido en cuenta la fracción del zoobentos retenida por una malla de 0,5 mm de lado.

## RESULTADOS

### *Composición específica*

En la Tabla I se presentan las abundancias a lo largo del año de las distintas especies en los dos estratos muestreados.

Se han encontrado 51 especies de moluscos y 31 de artrópodos (excluidos isópodos). De interés especial son las 18 especies de anfípodos encontradas, al ser ésta la primera aproximación al estudio de este grupo en el intermareal asturiano.

### **Tabla I (páginas siguientes)**

Número de individuos por metro cuadrado de cada una de las especies encontradas en las fracciones muestreadas. A) Fracción algas. S) Fracción sedimento.



<i>Zarharia trifasciata</i> (Adams)	586	108	269	49	701	86	350	153	1633	54	84	197	71	7	5	52	69	61	12	10	3	644	158	
<i>Skenopota planorbis</i> (Fabricius)	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Risocella glabra</i> (Brown)	0	123	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pittium reticulatum</i> (De Costa)	1047	1030	1138	1220	600	1847	143	1087	1884	75	385	54	752	22	118	296	2487	123	101	168	279	2311	2633	
<i>Pittium latrillei</i> (Paysondeau)	0	3	3	0	12	17	0	10	27	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trivina monacha</i> (De Costa)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ocinebrina aciculata</i> (Lamarck)	0	5	0	3	0	3	5	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ocinebrina edwardsi</i> (Paysondeau)	5	10	10	5	5	7	5	20	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ocenebra erinacea</i> (L.)	0	0	0	0	0	3	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mastaria incrasata</i> (Ström)	34	131	54	146	27	22	29	84	91	5	5	0	7	0	12	17	34	3	74	0	17	17	39	
<i>Cyphura castata</i> (Donovan)	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alastoria</i> sp.	69	59	0	12	0	7	0	27	44	0	0	0	10	0	0	3	10	7	3	10	3	67	39	
<i>Chrysalida</i> sp.	10	10	10	10	15	27	0	22	44	0	15	5	20	3	3	3	5	7	7	0	3	10	22	
<i>Turbonilla</i> sp.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Retusa truncatula</i> (Brugiere)	17	123	20	318	34	155	3	22	47	0	34	0	3	3	20	12	516	0	5	22	29	113	402	
<i>Daphnia minuta</i> (Brown)	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apfata punctata</i> (Güster)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
POLYPLACOPHORA																								
<i>Lepidochiton cinerea</i> (L.)	3	3	3	0	3	0	0	10	0	5	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthochiton fascicularis</i> (L.)	12	38	39	12	15	3	0	15	5	5	0	0	7	0	3	3	5	0	3	3	7	12	29	
APHRODITIDAE																								
PHYLLODOCIDAE																								
SYLLIDAE																								
NEREIDAE																								
SERPULIDAE																								
HEMERTHA																								
CIRRIPEDIA																								
<i>Chthamalus stellatus</i> (Panz)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TANAIACEA																								
AMPHIPODA																								
<i>Odius carinatus</i> (Bate)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Palaemon damonensis</i> (Stebbing)	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Metopa borealis</i> (Sars)	2	0	2	0	3	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	3	0	0



### Comunidad de moluscos

El número de especies de moluscos es máximo en verano y comienzos de otoño y mínimo en febrero. Esta variable presenta, en general, valores superiores en la fracción sedimento (Fig. 1).

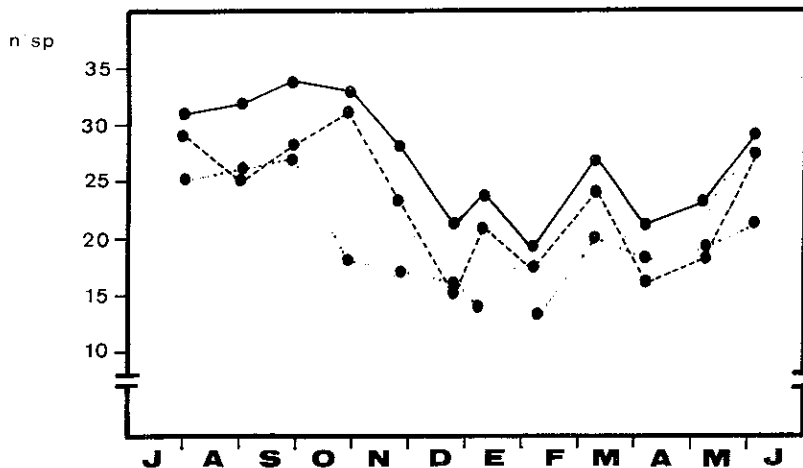


Figura 1.- Ciclo anual del número de especies de moluscos. Línea continua, total. Línea de trazos, fracción sedimento. Línea de puntos, fracción algal.

La densidad media mensual es elevada ( $4112 \text{ ind m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ ), y su ciclo anual (Fig. 2) presenta cuatro máximos relativos en agosto, noviembre, marzo y junio, siendo este último el máximo absoluto ( $11234 \text{ ind m}^{-2}$ ) y dos mínimos en abril-mayo y diciembre-febrero.

Las especies de moluscos más abundantes en el horizonte son los gasterópodos *Bittium reticulatum*, *Barleeia unifasciata*, *Rissoa parva*, *Tricolia pullus*, y el bivalvo *Musculus discors*.

En la misma figura 2 se representa el ciclo anual de densidad obtenido al restar del número total de individuos aquellos pertenecientes a la especie dominante *Bittium reticulatum*. Se aprecia que el máximo total de agosto es debido exclusivamente a un gran aumento de densidad de esta especie, mientras que los restantes máximos están motivados por la dinámica conjunta de las especies más abundantes de la comunidad.

Los valores de diversidad son elevados durante todo el año (Fig. 3), no descendiendo de  $2,35 \text{ bits ind}^{-1}$ . El máximo absoluto se alcanza en julio con  $3,49 \text{ bits ind}^{-1}$ . Se distinguen cuatro máximos relativos, uno en cada estación del año, y cuatro mínimos relativos en agosto, diciembre, marzo y julio.

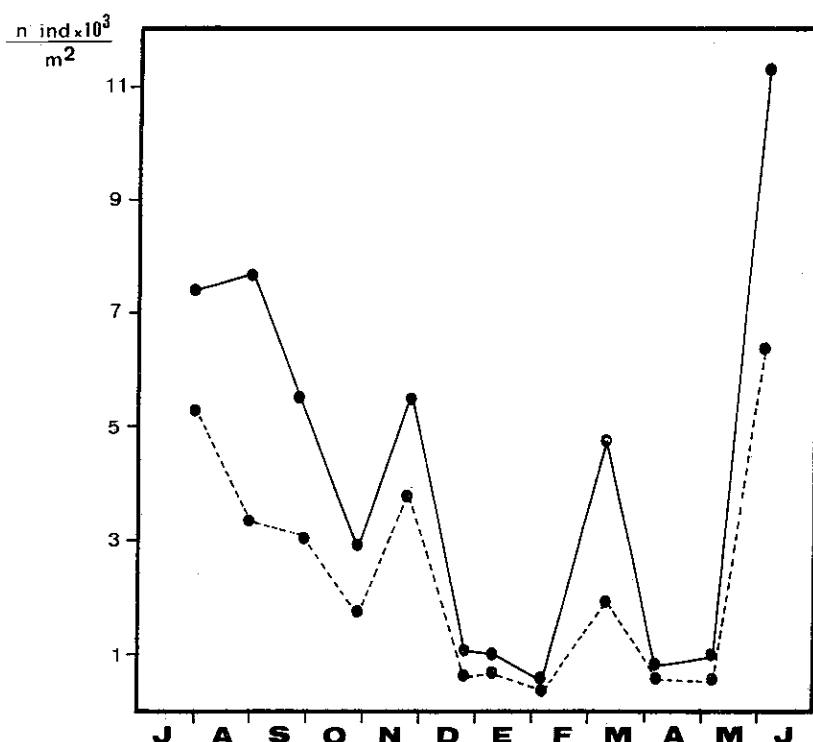


Figura 2.- Ciclo anual de la densidad de moluscos. Línea continua, total. Línea de trazos, total excepto *Bitium reticulatum*.

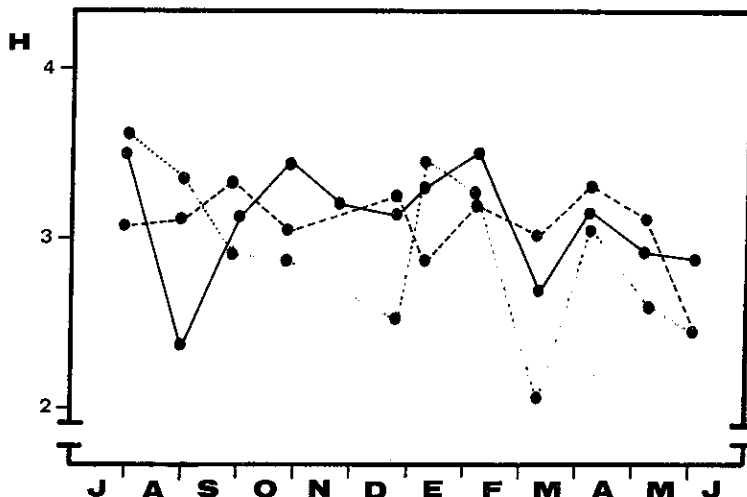
Al considerar la diversidad desglosada por estratos, se observa una alternancia que permite dividir el periodo anual en dos fases bien delimitadas. En verano e invierno la diversidad es más alta en la fracción sedimento, mientras que en otoño y primavera es la fracción algal la que mantiene valores más elevados.

En la figura 4 se representa el ciclo anual de densidad de las especies de moluscos más abundantes del horizonte. Se han diferenciado tres grupos correspondientes a estrategias demográficas diferentes.

Un primer grupo de cuatro especies que presentan tres máximos de densidad (*Rissoa parva*, *Tricolia pullus*, *Rissoa guerini* y *Nassarius incrassatus*) (Fig. 4A) uno de ellos común, en marzo, y los restantes variables según la especie.

Un segundo grupo de especies (Fig. 4B): *Bittium reticulatum*, *Retusa truncatula* y *Musculus discors*, presentan ciclos con cuatro máximos de densidad a lo largo del año, siendo tres de ellos comunes en noviembre, marzo y junio.

Un tercer grupo, constituido sólo por la especie *Barleeia unifasciata* (Fig. 4C), presenta un ciclo caracterizado por cinco máximos de densidad.



**Figura 3.-** Ciclo anual de diversidad de moluscos. Línea continua, total. Línea de trazos, fracción sedimento. Línea de puntos, fracción algal.

#### Comunidad de crustáceos

El número de especies de anfípodos (Fig. 5), varía entre el valor mínimo observado en abril (6 especies) y el máximo de octubre y noviembre (12 especies). El ciclo de densidad (Fig. 5) presenta tres máximos en agosto, noviembre y febrero. El máximo de noviembre se debe fundamentalmente a *Hyale schmidtii*, mientras que los restantes están originados por la elevada cantidad de adultos de *Apherusa jurinei*, *Amphitoe rubricata* y *Caprella linearis* (ver Tabla I). Los mínimos de abundancia ocurren en diciembre y mayo, siendo este último el mes en que se alcanza el mínimo absoluto.

El número de especies de decápodos es escaso (Fig. 6) en este horizonte, alcanzando un valor máximo de 6 en agosto y octubre, manteniéndose el resto del año muy bajo; durante seis meses sólo aparece una especie.

El ciclo de diversidad (Fig. 6) es paralelo al del número de especies. El mínimo relativo de septiembre se explica tanto por el descenso en el número de especies, como por la elevada densidad de *Pilumnus hirtellus*. La aparición de una sola especie durante seis meses da lugar a un valor de diversidad cero en los mismos.

**Figura 4.-** Ciclo anual de densidad de las especies más importantes de moluscos.

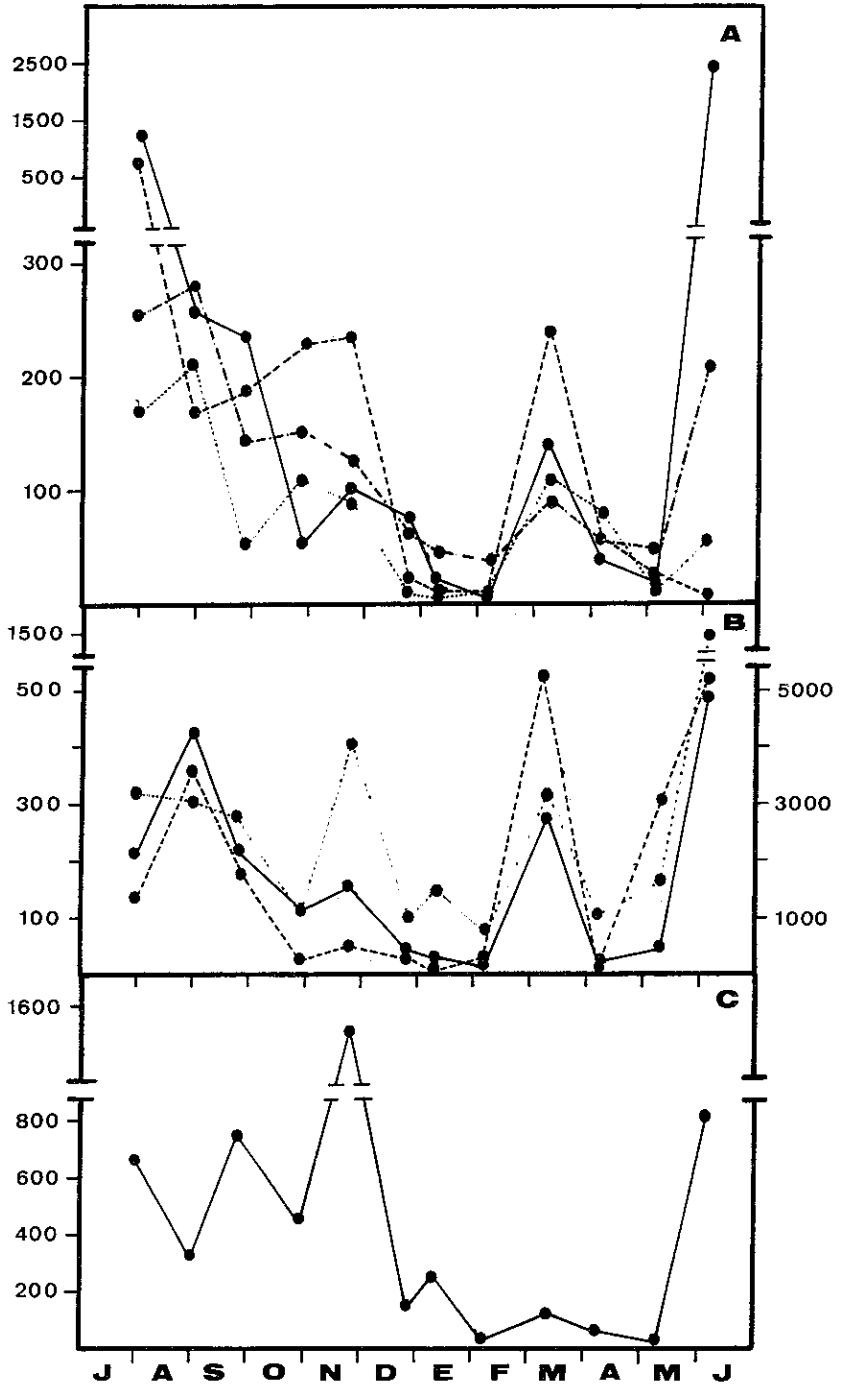
Figura 4A.- Línea continua, *Rissoa parva*; línea de trazos *Rissoa guerini*; línea de trazos y puntos, *Tricola pullus*; línea de puntos, *Nassarius incrassatus*

Figura 4B.- Línea continua, *Bittium reticulatum*; línea de puntos, *Musculus discors*, línea de trazos, *Retusa truncata*

Figura 4C.- *Barleeia unifasciata*



n ind/m<sup>2</sup>



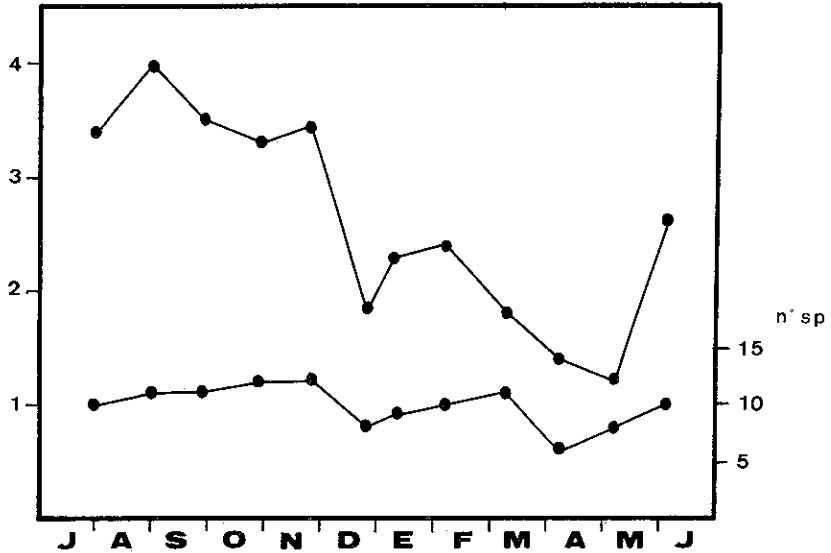


Figura 5.- Ciclo anual de densidad (línea superior) y número de especies (línea inferior) de anfípodos. La escala de la izquierda indica abundancia relativa: 1.- Poco abundante; 2.- Abundante; 3.- Bastante abundante; 4.- Muy abundante.

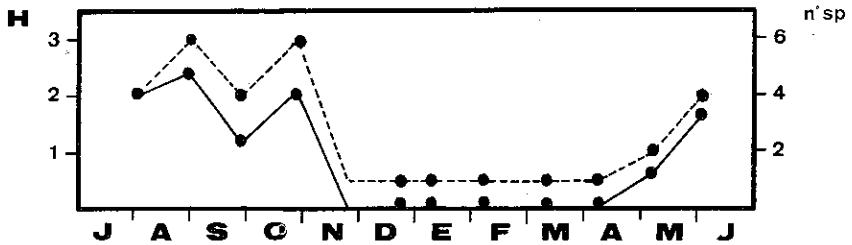


Figura 6.- Ciclo anual de la diversidad, línea continua, y número de especies, línea de trazos, de decápodos.

El ciclo anual de densidad (Fig. 7) presenta un sólo máximo en septiembre (79 ind.  $m^{-2}$ ), valor éste sustentado en su mayor parte por *Pilumnus hirtellus*, especie dominante en el horizonte, que alcanza en este mes hasta 61 ind.  $m^{-2}$ . A partir de enero se produce un aumento continuado hasta junio.

#### Relación con los macrófitos

El ciclo de biomasa vegetal (Fig. 8) coincide con el del macrófito dominante, *Gelidium latifolium*, excepto en noviembre, mes en el que aumenta notablemente la biomasa del resto de los macrófitos.

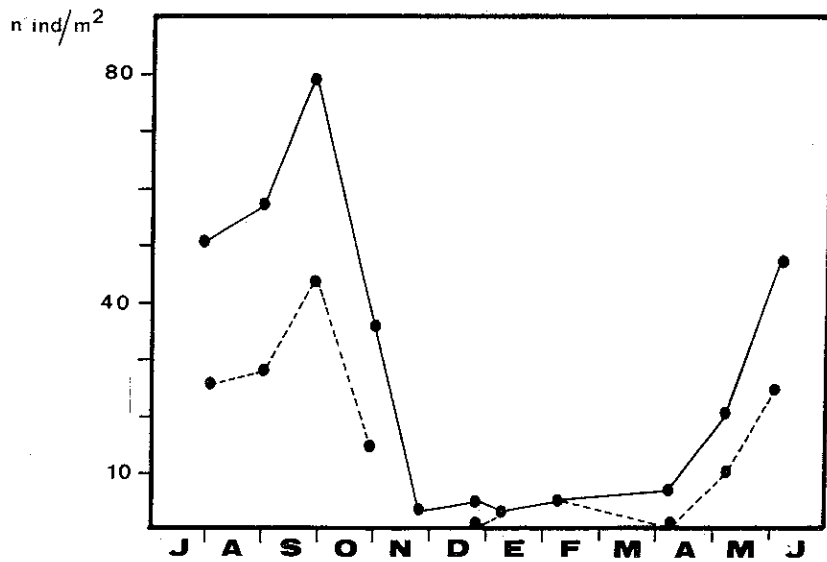


Figura 7.- Ciclo anual de densidad de decápodos, línea continua, total, línea de trazos, fracción algal.

La comunidad vegetal presenta tres máximos relativos de diversidad (Fig. 8) en octubre, marzo y junio. Los valores más bajos se observaron en septiembre, febrero y mayo.

Al comparar los ciclos de biomasa vegetal (Fig. 8) y de densidad de moluscos, se aprecia un máximo común en noviembre, sostenido fundamentalmente por dos especies que habitan preferentemente en la fracción algal: *Barleeia unifasciata* y *Musculus discors*, y un aumento paralelo en verano.

El ciclo de diversidad vegetal presenta ciertas similitudes estacionales con el ciclo de diversidad de los moluscos que habitan en la fracción algal. Sin embargo, existe un desacomplamiento entre el ciclo de diversidad vegetal y el correspondiente a la fracción sedimento.

Se aprecia un paralelismo entre la diversidad vegetal (Fig. 8) y el número de especies de anfípodos (Fig. 5), sin embargo éstos alcanzan los máximos de densidad con tres meses de adelanto con respecto a la biomasa de algas.

Los ciclos anuales de diversidad de algas y decápodos presentan notables semejanzas (Fig. 7 y 8) El ciclo de densidad de los decápodos sigue un patrón similar, aunque desfasado en el tiempo, respecto al de biomasa vegetal.

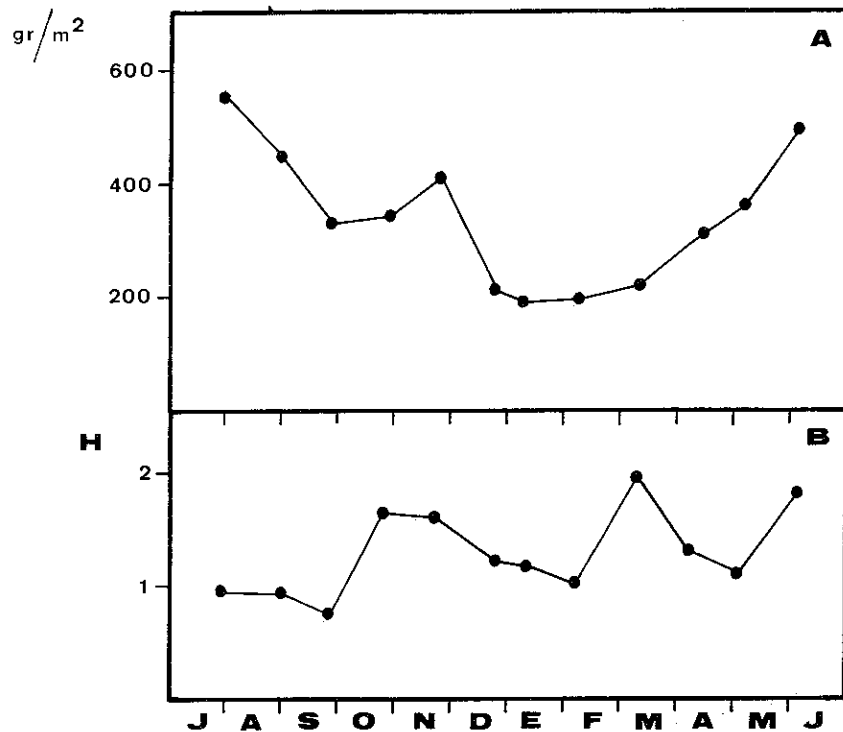


Figura 8.- Ciclo anual de biomasa (A) y diversidad (B) de la comunidad vegetal

## DISCUSION

Los horizontes dominados por macroalgas, en contra de la opinión de autores como MENGE y SUTHERLAND (1976) y BARNES y HUGUES (1982), se configuran tridimensionalmente por la propia estructura vertical de los macrófitos. Este hecho permite la segregación de nichos al diferenciarse subsistemas con características propias, que en el presente caso son el subsistema algas y el subsistema sedimento.

El horizonte de *Gelidium latifolium* permite la coexistencia de un elevado número de especies de moluscos. Este número es similar al encontrado por ANADÓN (1980) en este mismo horizonte y localidad. El mayor número de especies encontrado en la fracción sedimento se debe a la heterogeneidad espacial y relativa estabilidad de este medio, al contrario de lo que ocurre en la fracción algal, sometida a mayores fluctuaciones debido tanto a la marcada estacionalidad de los macrófitos como a los diferentes ciclos de vida de las algas epífitas, que lo convierten en un medio menos predecible para la fauna.

Tanto el ciclo del número de especies como la densidad, presentan patrones generales comunes, con un máximo en verano y un ligero aumento en invierno, épocas que coinciden con elevadas densidades de larvas velíferas en otras áreas del Golfo de Vizcaya (FRETTER y SHALE 1973). El máximo de biomasa observado en marzo es de especial importancia al no ser ésta una época habitual de aumento de efectivos en las poblaciones de moluscos de Asturias (ANADÓN 1980). Este máximo puede atribuirse tanto a la dinámica reproductora de las especies (se observa un elevado número de juveniles), como a una posible inmigración de individuos desde horizontes adyacentes, fenómeno ya descrito por GUNNILL (1983) para el horizonte de *Pelvetia fastigiata*. La coincidencia con el máximo de diversidad que presentan los macrófitos en esta época permitiría su establecimiento en un sistema más organizado (NIELL, 1974).

Los dos estratos muestreados presentan ciclos de diversidad que se alternan en el tiempo. En verano e invierno, la diversidad es mayor en la fracción sedimento, mientras que en primavera y otoño es la fracción algal la que destaca en diversidad. En verano, se producen pérdidas de biomasa de *Gelidium latifolium* (ANADÓN y FERNÁNDEZ 1986, JUANES y FERNÁNDEZ 1988), que ocasionan una paulatina desorganización del sistema; en esta época se produce también un descenso de diversidad animal. En invierno, las condiciones climáticas adversas y la baja biomasa de *Gelidium latifolium* producen un efecto similar al anterior. En otoño, *Gelidium latifolium* alcanza el máximo de talla, mientras que en primavera se alcanza el máximo de biomasa (JUANES y FERNÁNDEZ, 1988). Esto provoca una mayor estructuración espacial del horizonte, reflejada ésta en el aumento de diversidad vegetal que se observa en noviembre y marzo, hecho que facilitaría una mayor habitabilidad por los herbívoros-detritívoros y los filtradores que habitan en la fracción algas (más del 95% de la fauna encontrada).

Tanto el rango de variación en el número de especies de anfípodos como el ciclo de densidad de éstos concuerda en gran medida con los datos obtenidos por MUÑOZ-COBO (1981) en diferentes comunidades algales de la Ría de Vigo. En cuanto a los decápodos, *Pilumnus hirtellus* es la especie que define la dinámica de la comunidad. El patrón de variación en todas las variables analizadas concuerda con los obtenidos por ANADÓN (1980) en otros horizontes intermareales de la costa asturiana.

La relación zoobentos-macrófitos se ajusta más al ciclo de diversidad que al de biomasa vegetal. Dos son los factores responsables de este comportamiento. Por un lado, las especies que habitan en el sedimento presentan una dieta fundamentalmente detritívora, y en consecuencia independiente de la dinámica vegetal. Por otra parte, los herbívoros que habitan en las algas no están limitados por el alimento y por tanto los ciclos de densidad se constituyen a partir de la dinámica reproductora de cada especie y no como respuesta a las variaciones de biomasa de los macrófitos.

*Gelidium latifolium* constituye un ambiente espacialmente complejo para la fauna, tanto por su estructura como por la gran variabilidad morfológica de ésta (DIXON y IRVINE 1977). Este hecho permite la existencia de un elevado número de refugios, que conduce a las especies animales a la utilización de hábitats especializados, hecho éste ya descrito por MENGE y SUTHERLAND (1976). Además, el elevado número de epífitos (FERNÁNDEZ 1980, ARRONTES 1987) aumenta la complejidad estructural del subsistema.

Las poblaciones animales del horizonte presentan dinámicas bastante semejantes. Dos factores permiten la coexistencia de las mismas: la heterogeneidad del ambiente y la no limitación de los recursos (PIELOU 1975). La relación observada entre las comunidades animales y los macrófitos indican que el horizonte de *Gelidium latifolium* se comporta, en cuanto a la

relación planta-herbívoro, como un sistema no interactivo y no reactivo según la clasificación de MONRO (1967). Las especies animales que habitan en el horizonte parecen estar más controladas por la estructuración del sistema que por la biomasa de éste.

## BIBLIOGRAFIA

- Anadón, R. (1980).- *Estructura y dinámica del sistema intermareal rocoso de las costas de Asturias*. Mem. Policopiada Fund. J. March. 252 pp.
- Anadón, R. y C. Fernández (1986).- Comparación de tres comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. en la costa central de Asturias (N de España). *Inv Pesq*, 50: 353-366.
- Arrontes, J. (1987).- *Estrategias adaptativas de isópodos en la zona intermareal*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo. 501 pp.
- Barnes, R.S.K. y R.N. Hughes (1982).- *An introduction to marine Ecology*. Blackwell Sci. Publ. London. 369 pp.
- Dixon, P.S. y L.M. Irvine (1977).- *Seaweeds of the British Isles Vol 1 Rhodophyta*. British Museum. London. 252 pp.
- Fernández, C. (1980).- *Estudios estructurales y dinámica del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la región del Cabo Peñas, con especial atención a la biología de Saccorhiza polyschides, (Le Jol) Batt*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo. 256 pp.
- Fernández, C. y F.X. Niell (1981).- Distribución espacial del fitobentos en los horizontes inferiores del sistema intermareal rocoso del Cabo Peñas (Asturias). *Inv Pesq*, 45 (2): 309-326.
- Fernández, E.; R. Anadón y C. Fernández (1987).- Estructura espacial del horizonte de *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. en la costa central de Asturias (N de España). *Inv Pesq*, 51(2): 167-182.
- (1988).- Life histories and growth of *Bittium reticulatum* and *Barleeia unifasciata* (Mollusca: Gastropoda) inhabiting the seaweed *Gelidium latifolium*. *J. Moll. Stud.*, 54: 119-129.
- Fernández, E.; C. Fernández y R. Anadón (1988).- Biología de *Hyale schmidtii* (Heller) (Amphipoda, Gammaridea) en el horizonte de *Gelidium latifolium*. *Rev. Biol. Univ. Oviedo*, 7: 67-76.
- Fretter, v. y D. Shale (1973).- Seasonal changes in population density and vertical distribution of protozoan veligers in offshore plankton at Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 53: 471-492.
- Gunnill, F.C. (1983). Seasonal variations in the invertebrate faunas of *Pelvetia fastigiata* (Fucaceae). Effects of plant size and distribution. *Mar. Biol.*, 73: 115-130.
- Juanes, J. y C. Fernández (1988).- Ciclo anual y producción de *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur., en la región de Cabo Peñas (Asturias, N de España). *Inv Pesq*, 52(1): 109-122.
- Menge, B.A. y J.P. Sutherland (1976). Species diversity gradients. synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110: 351-369.
- Monro, J. (1967).- The exploitation and conservation of resources by populations of insects. *J. Anim. Ecol.* 36: 531-547.
- Muñoz-Cobo, A. (1981).- Estudios biológico y ecológico de las comunidades de anfípodos (Crustacea: peracarida) del macrofitobentos rocoso de la orilla sur de la Ría de Vigo (Pontevedra). Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid. 400 pp.
- Niell, F.X. (1974).- Les applications de l'index de Shannon a l'étude de la végétation intertidale. *Bull. Soc. Phycol. France*, 1: 238-254.
- Pielou, E.C. (1975).- *Ecological diversity*. Wiley & Sons. New York. 165 pp.
- Shannon, C.E. y W. Weaver (1963).- *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press. Urbana. 117 pp.