

Inv. Pesq.	41 (2)	Págs. 509-521	junio 1977
------------	--------	---------------	------------

Método de recolección y área mínima de muestreo en estudios estructurales del macrofitobentos rocoso intermareal de la Ría de Vigo*

por

F. X. NIELL **

INTRODUCCIÓN

El estudio cuantitativo de los sistemas bentónicos ha presentado desde siempre problemas metodológicos que en buena parte aún no están resueltos.

En un tratado especialmente dedicado al referido tema, ROUND y HICKMANN (in HOLME y MCINTYRE, 1971) hacen una crítica de los métodos de muestreo del macrofitobentos enfocando la metodología hacia la obtención de datos que puedan expresar correctamente la producción primaria.

Los estudios que hemos llevado a cabo en la Ría de Vigo (NIELL, 1976) iban encaminados a estudiar el funcionamiento del sistema intermareal a través del conocimiento detallado del eslabón trófico más aparente y, por lo tanto, más fácilmente estudiable: el macrofitobentos.

Hemos pretendido, mediante la medida de la composición, abundancia y diversidad específica, biomasa y contenido en pigmentos fotosintéticos liposolubles de las comunidades, obtener valores de parámetros dinámicos, como producción, cambios de diversidad, y relación entre

* Recibido el 26 de abril de 1976. Este trabajo es parte de una Tesis Doctoral presentada en la Facultad de Biología de la Universidad de Barcelona el 10 de marzo de 1976.

** Instituto de Investigaciones Pesqueras, Laboratorio de Vigo. Muelle de Bouzas. Vigo.

producción/biomasa, para lograr una expresión funcional de las comunidades fitobentónicas de macrofitos.

Por otra parte, se llevaron a cabo superpuestos a este muestreo otros destinados a comprender la microestructura (*patchiness*) de las poblaciones intermareales (NIELL y RUCABADO, en prensa) y al estudio de la sucesión primaria y secundaria en dichas comunidades.

1. MÉTODO DE RECOGIDA DE MUESTRAS

Las muestras se recogían mediante denudación completa del sustrato; las precauciones a tomar en esta operación están explicadas en diversos trabajos y tratados (véase BELLAN-SANTINI, 1964; TRUE, 1964; y BOUDOURESQUE, 1971, entre otros).

El material, así recogido, se llevaba al laboratorio y se triaba inmediatamente. Por una parte, se separaban las especies más frágiles, cuyos caracteres anatómicos pueden resultar perjudicados por la fijación, y por otra, las que al poco tiempo de su recolección pierden sustancias diversas (alginatos, etc.); estas últimas se preparaban inmediatamente para la obtención del peso seco.

En las muestras pequeñas, una vez fijadas, se llevaba a cabo el trabajo de separación de especies, que es complicado y largo, sobre todo en comunidades cespitosas; luego se procedía al secado a 110-115° C durante 24 horas y, después de secas las muestras, se pesaban, tomando las debidas precauciones.

Este método de recogida total tiene varias ventajas al recolectar el material, todas ellas señaladas en trabajos anteriores (BOUDOURESQUE, 1971).

La expresión de la abundancia de las especies a partir del peso seco es, por una parte, más ventajosa que la expresión por recubrimiento (que hemos usado en comunidades cespitosas en las que es difícil la separación específica) y, por otra, que la expresión por número de individuos, puesto que estructuralmente no todos los individuos representan el mismo papel en la comunidad (variaciones inter e intraespecíficas de talla, volumen, peso, sexo, etc.) y, además, en las comunidades de algas bentónicas el concepto de individuo no es suficientemente claro en todas las especies. En un trabajo anterior (NIELL, 1974) ya hicimos ver la conveniencia de la utilización de medidas de peso como expresión unitaria en los estudios de comunidades de macrófitos.

2. AREA MÍNIMA DE MUESTREO

El área mínima nace de la necesidad de tomar muestras con la extensión suficiente para que en ellas estén representadas todas las especies consideradas *importantes* en la comunidad.

En la definición anterior, el término importancia se presta a diversas interpretaciones que dan lugar a dos amplios criterios para hallar el área mínima: *área mínima cualitativa* y *área mínima cuantitativa o estructural* (BOUDOURESQUE, 1971).

2.1. ÁREA MÍNIMA CUALITATIVA

Este criterio para obtener el área mínima nace del estudio de la curva *área-especies* contemplada ya en diversas comunidades de plantas por muchos autores (ver GOODALL, 1952) y que continúa planteando problemas de interpretación que no se han resuelto de modo total, como bien manifiestan GREIG-SMITH (1964) y, más recientemente, BOUDOURESQUE (1971 y 1974).

El área mínima específica vendría definida según BOUDOURESQUE (1971) como «*l'aire sur laquelle la presque totalité des espèces de la communauté est représentée*».

Uno de los problemas que se presentan es decidir cuando está representada la totalidad de las especies de la comunidad puesto que el número de especies aumenta continuamente con el aumento del área de muestreo. CAIN y CASTRO (1959) admiten que se alcanza el área mínima cuando a un aumento del 10 % del área, corresponde un aumento menor del 10 % del número de especies; otros criterios, como el de GUINOCHET que dice que se alcanza el área mínima cuando el número de especies se normaliza, han sido rebatidos (BOUDOURESQUE, 1971) porque la normalidad se alcanza a veces en superficies mucho más pequeñas; el mismo autor lamenta en un trabajo posterior (BOUDOURESQUE, 1974) que, sobre todo en el medio marino, la mayor parte de los fitosociólogos adoptan un área mínima sobre bases subjetivas y que se han dado pocas justificaciones teóricas de esta elección.

Otro problema es la utilización de las submuestras (*quadrats* = cuadrados) que componen la totalidad de la muestra (*relevé* = muestra) en la obtención de los valores de área mínima. Este problema deriva de que la distribución en el espacio de las especies es contagiosa (GREIG-SMITH, 1964), hecho que se demuestra en el fitobentos (BOUDOURESQUE y LÜCK, 1972; NIELL y RUCABADO, en prensa). Esta distribución tiene como consecuencia que si en los primeros cuadrados se recoge una especie rara ésta influirá en todo el trazo de la curva área-especies. El tamaño del área se suele aumentar con cuadrados contiguos a los previamente considerados, pero algunos autores, como GOODALL (1952) y GREIG-SMITH son partidarios de hacerlo mediante grupos de cuadrados que se eligen al azar en la muestra total.

Son diversas las tentativas de ajustar la curva área-especies a una recta en coordenadas semi-logarítmicas (GLEASON, 1922; GOUNOT y CALLEJA, 1969; TUXEN, 1970), pero el método no tiene en cuenta la distri-

bución espacial de las especies y se basa en la consideración de una distribución excesivamente simple (GODRON, 1970 y 1971).

GOUNOT y CALLEJA (1962) y GOUNOT (1969) utilizan el coeficiente de similitud de SÖRENSEN (1948)* entre grupos de cuadrados que componen una muestra. BOUDOURESQUE (1974), que ha utilizado este método en el fitobentos, se ve obligado a interpretar las variaciones de dicho coeficiente de modo distinto a como lo hacen los autores citados, puesto que al fijar el umbral de estabilización del coeficiente de SÖRENSEN en una curva área-coeficiente ésta es asintótica a partir de valores de $S = 0,65$, mientras que en la vegetación terrestre se eligen valores de $S = 0,80$ (GOUNOT y CALLEJA, 1962). En un tipo de vegetación, como el que hemos estudiado, las diferencias entre cuadrados son más bien de abundancia de cada especie que de composición florística, puesto que la agregación de la biomasa es más intensa que la de las frecuencias (NIELL y RUCABADO, en prensa y NIELL, 1976).

Cualesquiera que sean los métodos que se empleen para obtener el criterio de área mínima cualitativa, es cierto que ésta varía para cada tipo de vegetación, dependiendo de su facetado (*patchiness*).

2.2. ÁREA MÍNIMA CUANTITATIVA O ESTRUCTURAL

El área mínima estructural es, según BOUDOURESQUE (1971) «*el área en la que se da la estabilización relativa del recubrimiento o de la frecuencia, o de su variancia*». En un trabajo posterior el mismo autor (BOUDOURESQUE, 1974) define el área mínima cualitativa como «*la plus petite surface qui puisse donner une idée satisfaisante de la communauté*», definición que se aproxima más al concepto de área mínima estructural que al de área mínima cualitativa, por lo que es mejor que las anteriores, siempre que haya ciertas especificaciones concernientes al significado de *idea satisfactoria* de la comunidad.

GOODALL (1954) basa el proceso metodológico de la obtención del área mínima en lograr una homogeneidad de valores de una medida cuantitativa en una muestra repetida en la comunidad. Nos parece importante que la medida cuantitativa esté ligada al máximo con la estructura funcional del sistema, y, si tomamos el modelo de ecosistema de ODUM (1958), la biomasa es el término que expresa la abundancia de las especies en un sentido más propio.

La biomasa no se distribuye homogéneamente en el espacio, ni a pequeña, ni a gran escala, a causa de la acción de factores ambientales que actúan sobre amplias zonas y de otros que contribuyen a crear micro-

$$* S = \frac{2 C_{pq}}{n_p + n_q}$$

C_{pq} es el número de especies comunes a dos cuadrados p y q; n_p y n_q el número total de especies.

diferencias, que facilitan la existencia de una u otra especie (BAARDSETH, 1957). La distribución de las distintas especies y su abundancia donde se encuentren son los dos factores a tener en cuenta en un análisis estructural de la comunidad; en otras palabras, no hay que tener en cuenta tan sólo el número de especies sino, además, cómo se distribuyen los efectivos totales entre ellas. Este criterio nos lleva a la medida de la complejidad estructural de las comunidades mediante el criterio de diversidad (MARGALEF, 1957 y 1974; LLOYD y GHELARDI, 1964; y PIELOU, 1966).

Redefiniremos el concepto de área mínima estructural como *el área más pequeña que refleja la complejidad estructural de una comunidad*, y mediremos la complejidad estructural por la diversidad obtenida a partir de la biomasa (WILHM, 1968; y NIELL, 1974).

3. TAMAÑO DE ÁREA MÍNIMA EN EL FITOBENTOS INTERMAREAL ATLÁNTICO

Los estudios fitobentónicos se han desarrollado siempre al amparo de los métodos utilizados en botánica terrestre; esto ha condicionado que el tamaño del área mínima haya rondado algunas veces la exageración, imposibilitando la exploración consecuente de un sistema determinado (como recopilación ver BOUDOURESQUE, 1974).

Si el área mínima es muy pequeña puede ocurrir o, bien, que el tamaño de dicha área no represente la complejidad estructural de la población o, por el contrario, que el área adoptada sea adecuada debido a las particularidades de disposición espacial del sistema.

Los valores utilizados como área mínima se nos antojan insuficientes no sólo como *área mínima estructural*, sino incluso como *área mínima cualitativa* (figs. 1, 2 y 3) para el estudio de las comunidades intermareales.

3.1. MATERIAL Y MÉTODOS

Hemos realizado muestreos para determinar el área mínima en tres poblaciones de algas atlánticas intermareales. Las diferencias entre ellas radicaban en la homogeneidad del facetado (*patchiness*), y las características generales de las mismas eran las siguientes:

Muestra R.1: En Roscoff (Bretaña francesa) se tomó una muestra en noviembre, sobre sustrato de grava y roca, en el horizonte de *Fucus serratus* en el nivel inferior del mismo, cerca de donde empieza el horizonte de *Himanthalia elongata*. Las dimensiones de la muestra eran de 6000 cm² divididas en cuadrados de 30 × 10 cm. Un diagrama de la disposición de la vegetación en este transecto, así como algunas peculiaridades del ambiente, fueron publicadas anteriormente (NIELL, 1974).

Muestra C.1: Muestra tomada en Canido (Ría de Vigo), sobre facies rocosa en el horizonte de *Himanthalia elongata* en el mes de abril. Es una muestra de 7200 cm² dividida en cuadrados de 30 × 10 cm, y hay en ella un faceteado muy acusado (NIELL, 1974; NIELL y RUCABADO, en prensa).

Al lado de la primera muestra se tomó otra (C.2) en el mes de enero siguiente, de las mismas dimensiones y bajo las mismas condiciones, para ver las variaciones del área mínima en épocas de distinta diversidad.

Muestra C.3: Muestra sobre facies rocosa tomada en Canido (Ría de Vigo), de una gran homogeneidad aparente; fue dividida en 29 cuadrados de 10 × 10 cm, y rodeada periféricamente por un cuadrado de 20 × 10 cm, y de otros cuatro de 30 × 10 cm. Su superficie total era de 4000 cm². Esta última muestra se tomó porque a simple vista recordaba mucho la fisionomía de algunas poblaciones bentónicas mediterráneas (algas cespitosas pequeñas, sin grandes fucales).

Se obtuvo la curva área-especies en las tres muestras por dos procedimientos: partiendo de cuadrados iniciales no marginales y cuadrados contiguos, o al azar, según señala GREIG-SMITH (1964) (figs. 1, 2 y 3).

Por otra parte, se obtuvo el área mínima estructural, según el método descrito en un trabajo anterior (NIELL, 1974), para las muestras C.1 y C.2 (fig. 4).

RESULTADOS

El área mínima cualitativa obtenida en R.1 se estabiliza, utilizando las dos metodologías citadas, en superficies mayores de 1200 cm². Este valor es mucho mayor que 400 cm² (20 × 20 cm), utilizado por GIBB (1938) en Inglaterra y BELLAN-SANTINI (1961, 1964 y 1969) en Bretaña.

Si el área aumenta mediante muestras al azar (figs. 1, 2 y 3) parece que la estabilización es más prematura; utilizando el criterio de CAIN y CASTRO (1959), el área mínima está más allá de los 1500 cm² y varía, según el orden como se tomen las muestras, hasta más de 2500 cm² (fig. 2).

El mismo efecto, diferencia entre la curva obtenida aumentando al área con muestras al azar y la curva obtenida por contigüidad, se aprecia en la muestra C.3. La curva área-especies se estabiliza para un área entre 1200 y 1500 cm², superficie algo menor que para el caso de las muestras R.1 y C.1 a causa de su mayor heterogeneidad (fig. 3).

El área mínima estructural en la muestra R.1 (fig. 4) se obtuvo partiendo de cuatro muestras de muy distinta diversidad. En todas las curvas obtenidas se advierte una estabilización sobre los 2500 cm² o para

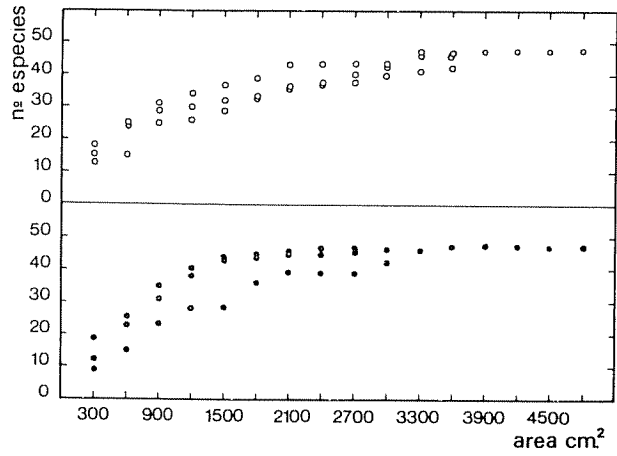


FIG. 1. Curva área-especies en la muestra R.1; en círculos blancos se representan los valores obtenidos uniendo cuadrados continuos y en círculos negros cuadrados al azar.

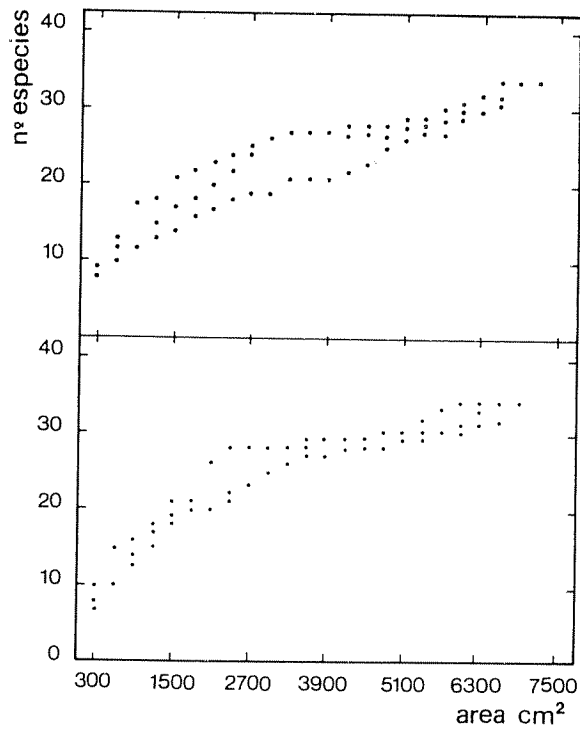


FIG. 2. Curva área-especies en la muestra C.1; los símbolos tienen el mismo significado que en la figura 1.

superficies algo menores cuando la vegetación se distribuye homogéneamente (C.3 en fig. 4). El máximo que se da en muestras de pequeña superficie obedece a la mezcla de las facetas que bajo nuestro punto de vista (NIELL y RUCABADO, en prensa) no son entidades de vegetación estable. El descenso después del primer máximo se debe a la constancia de las proporciones de abundancia de las distintas especies dominantes

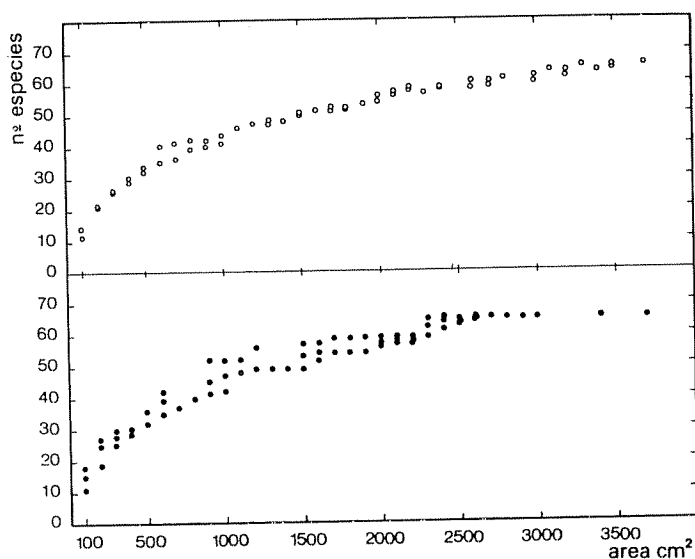


FIG. 3. Curva área-especies en la muestra C.3; los símbolos tienen el mismo significado que en la figura 1.

en cada cuadrado añadido; recordamos que la muestra R.1 es la más heterogénea (facetada) de las tres, puesto que está tomada sobre roca, sobre grava y sobre guijarros y piedras, y además el hecho de estar en el límite entre horizontes aumenta la heterogeneidad de la vegetación (NIELL, 1974).

Sobre las muestras C.1 y C.2 (fig. 4) se realizaron los comentarios en un trabajo anterior (NIELL, 1974). Es importante remarcar la inexistencia de una heterogeneidad entre cuadrados tan grande como en la muestra R.1, hecho claramente perceptible porque no hay un máximo en la mezcla de muestras pequeñas. El gradiente de diferencias entre los cuadrados de las muestras C.1 y C.2 es menor porque el sustrato, aunque inclinado, era uniforme en su mayor parte (NIELL, 1974). El área mínima se señala en 2500 cm².

La muestra C.3 es homogénea, no habiendo variaciones de sustrato ni de exposición o nivel. Debido a su gran homogeneidad obtenemos un

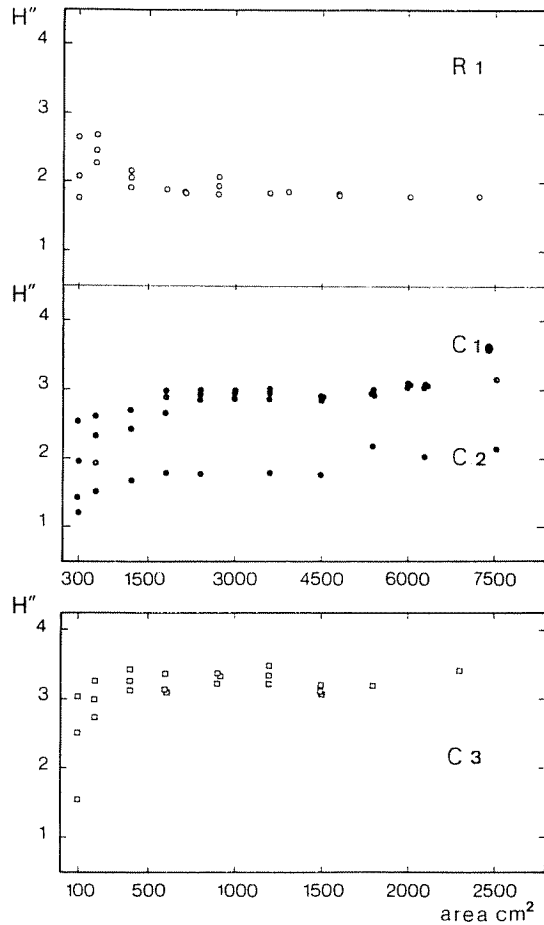


Fig. 4. Variación de diversidad (H'') cuando aumenta el área de muestreo en las muestras indicadas (R.1, C.1, C.2 y C.3) en el texto.

área mínima pequeña, entre 400 y 500 cm² (fig. 4), que también es mayor que la obtenida por GIBB (1938) y BELLAN-SANTINI (1963, 1964 y 1969) para comunidades atlánticas.

DISCUSIÓN

Al obtener los anteriores resultados surgen ciertas dudas:

— ¿Qué ocurriría si se tomase en C.3 el área mínima de 2500 cm² obtenida en los sistemas anteriores (R.1, C.1 y C.2)? Aumentando el área (fig. 4) se deduce que simplemente habría una información redundante

(MARGALEF, 1957) lo cual haría más engorroso el trabajo de triado en el laboratorio pero no sería causa de error en el estudio estructural.

— ¿Por qué el área mínima estructural es menor que el área mínima cualitativa en la muestra C.3? La causa es la existencia de especies raras que tienen poca importancia en biomasa y que están distribuidas contagiosamente (NIELL, 1976); dichas especies en la curva área-especies son tan importantes como otra cualquiera, mientras que en la curva hallada mediante la diversidad su presencia relativa es mínima, de modo que la estructura de la comunidad se establece prácticamente sin su contribución; en resumen, no son «importantes» en el sentido de WHITTAKER (1965).

Parece evidente que no se pueden tomar muestras de un tamaño que no se hayan justificado previamente. Tampoco es nuestra intención proponer un tamaño de área mínima en este trabajo sino, por el contrario, poner en evidencia que en *cada tipo particular de estudio se debe realizar, como paso previo a la toma de datos, una valoración de cuál es el área mínima de muestreo más adecuada*. Se nos ocurre que en algunos estudios realizados en sistemas más maduros, como el Mediterráneo o las comunidades de profundidad del Atlántico, que ya no tienen grandes macrófitos, es posible poder reducir el tamaño del área mínima estructural a causa de que el facetado no fluctúa en el tiempo tan sensiblemente como en las comunidades intermareales, y a que, en realidad, hay una mayor uniformidad en el espacio y se gana complejidad en estratificación, epifitismo, parasitismo, etc. Otro tipo de sistemas que no precisan de áreas mínimas estructurales muy grandes en su estudio son los que soportan un «stress» que reduce su riqueza en especies, como ocurre en los sistemas de los niveles altos del sistema intermareal, en los afectados por un régimen estuárico o por contaminantes, etc. Así, en otro trabajo (NIELL y BUELA, 1976) para realizar muestreos en una zona contaminada utilizábamos una superficie de 30×30 cm, que daba casi siempre información redundante. En los sistemas de este tipo hay que prestar más atención a la distribución de la biomasa en el espacio, como aconseja BAARDSETH (1957), porque la riqueza en especies disminuye sobre todo a causa del «stress» general, pero las diferencias microclimáticas actúan igualmente sobre las especies resistentes, y su distribución no es, por tanto, homogénea aunque las comunidades sean prácticamente uni-específicas.

CONCLUSIONES

1. La descripción de las técnicas de recogida total de material deben de estar expresadas con claridad en los trabajos que pretendan ser comparativos.

Para el conocimiento de los sistemas fitobentónicos es importante no sólo estudiar la composición específica de los mismos sino también dar una expresión de la abundancia.

La mejor expresión de abundancia en los sistemas fitobentónicos es la biomasa porque es la que está más de acuerdo con el funcionamiento general de los ecosistemas, anula las diferencias individuales y es muy adecuada en sistemas donde el concepto de individuo es poco claro y, por tanto, el recuento es más difícil.

2. El área mínima cualitativa no expresa las propiedades estructurales del sistema; para esto es mejor un área mínima cuantitativa o estructural obtenida mediante el acúmulo de información (diversidad) al aumentar el área de muestreo.

3. En los sistemas estudiados, el área mínima más adecuada resultó ser la de 2500 cm².

4. El área mínima cualitativa y la estructural utilizadas aquí, son mayores que las utilizadas por otros autores en sistemas parecidos.

5. Las dimensiones de un área mínima obtenidas en un estudio determinado no son necesariamente aplicables a otros. Cada estudio estructural necesita, previamente al muestreo, la deducción empírica del área mínima adecuada.

6. Los valores del área mínima son mayores para vegetaciones heterogéneas y menores para poblaciones muy homogéneas.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. M. GÓMEZ LARRAÑETA por la crítica del trabajo y al Sr. J. RUCABADO por la discusión y ayuda en el proceso de algunos datos.

SUMMARY

SAMPLING METHOD AND AREA MINIMA FOR STRUCTURAL STUDIES OF ROCKY INTERTIDAL MACROPHYTOBENTHOS IN THE RÍA OF VIGO. — The goodness of two comparative methods to determine the area minima of sampling was carried out in three different communities of intertidal Atlantic macroalgae.

The sampling-size is not always deduced experimentally in phycological studies, and many workers take the same size of sample in studies made in different communities. In many papers the area minima is obtained empirically starting from the species-area curve. This method, being correct, gives excessive importance to the rare species and does not reflect the structure of the community.

A method based on the utilization of diversity as a measure of structure is suggested in this paper for «area minima evaluations».

Diversity is obtained by means of the Shannon's index calculated from abundance, expressed in dry matter.

Diversity takes account, moreover, the number of individuals per species, the equitability, and if expressed from biomass units agrees with the classical model of ecosystem. In the other hand diversity avoids the excessive values taken by rare species in other methods.

Structural area minima has taken values of 2500 cm² (Fig. 4), this surface being greater than other used in bionomical and structural studies. The area-species curve suggested also the necessity to take greater sampling areas in intertidal studies (Fig. 1, 2 and 3).

In future studies will be advisable the evaluation of the area minima dimensions, which can be different for each community related to its spatial patchiness and heterogeneity.

BIBLIOGRAFÍA

- BAARDSETH, E. — 1955. A statistical study of the structure of the *Ascophyllum* zone. *Norsk. Inst. tang. tareforsk.*, 11: 1-34.
- BELLAN-SANTINI, D. — 1963. Comparaison sommaire de quelques peuplements rocheux de l'infralittoral supérieur en Manche et en Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 30 (45): 43-75.
- 1964. Étude qualitative et quantitative du peuplement à *Cystoseira crinita* Bory. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 34 (50): 249-261.
- 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux (étude qualitative et quantitative de la frange supérieure). *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 47 (63): 1-294.
- BOUDOURESQUE, CH. F. — 1971. Méthodes d'étude qualitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys*, 3 (1): 79-104.
- 1974. Aire minima et peuplements algaux marins. *Soc. Phycol. de France, Bull.*, 19: 141-157.
- BOUDOURESQUE, CH. F., y H. B. LÜCK. — 1972. Recherches de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 8 (2): 133-144.
- CAIN, S. A., y G. M. CASTRO. — 1959. *Manual of vegetation analysis*. Harper, New York, 325 pp.
- GIBB, D. C. — 1938. The marine algal communities of Castletown Bay, Isle of Man. *J. Ecol.*, 26: 96-117.
- GLEASON, H. A. — 1922. On the relation between species and area. *Ecology*, 3: 158-162.

- GODRON, M. — 1970. Un «modèle» pour la courbe aire-espèces. *Nat. Can.*, 97 pp.
— 1971. Comparaison d'une courbe aire-espèces et de son modèle. *Oecol. plant.*, 6: 189-196.
- GOODALL, D. W. — 1952. Quantitative aspects of plants distribution. *Biol. Rev.*, 27: 194-245.
— 1954. Minimal area: a new approach. *VII^o Congr. int. Bot., Paris, Rapp. Comm. Sect. 7 et 8*, 19-21.
- GOUNOT, M. — 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris, 314 pp.
- GOUNOT, M., y M. CALLEJA. — 1962. Coefficient de communauté, homogénéité et aire minimale. *Bull. Serv. Carte phytogéogr., Sér. B*, 7 (2): 181-200.
- GREIG-SMITH, P. — 1964. *Quantitative plant ecology*. Butterworths, London, 256 pp.
- GUINOCHET, M. — 1955. *Logique et dynamique du peuplement végétal*. Masson, Paris, 143 pp.
- HOLME, N. A., y A. D. MCINTYRE. — 1971. *Methodes for the study of marine benthos*. I.B.P. Handbook, 16: 334 pp. Oxford, London, Edinburg.
- LLOYD, M., y R. J. GHELARDI. — 1964. A table for calculating the «equitability» component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33: 217-225.
- LÜCK, H. B., y CH. F. BOUDOURESQUE. — 1972. Recherches de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 8 (2): 133-144.
- MARGALEF, R. — 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. R. Acad. Cienc., Barcelona*, 32 (13): 373-449.
— 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona, 955 pp.
- NIELL, F. X. — 1974. Les applications de l'index de Shannon à l'étude de la végétation intertidale. *Soc. Phycol. de France, Bull.*, 19: 238-254.
— 1976. Estudios sobre la estructura, dinámica y producción del fitobentos intermareal (Facies rocosa) de la Ría de Vigo. *Tesis Universidad de Barcelona*, 180 pp.
- NIELL, F. X., y J. BUELA. — 1976. Incidencia de vertidos industriales en la estructura de poblaciones intermareales. I Distribución y abundancia de Fucáceas características. *Inv. Pesq.*, 40 (1): 137-149.
- NIELL, F. X., y J. RUCABADO. — (En prensa). Structural heterogeneity in benthic algal populations. *VIIIth International Seaweed Symposium, Bangor*, 1974.
- ODUM, H. T. — 1958. *Fundamentals of ecology*. W. B. Sanders Company, London London and Philadelphia.
- PIELOU, E. C. — 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.*, 10: 370-383.
- SÖRENSEN, T. — 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.*, 5 (4): 1-34.
- TRUE, M. A. — 1964. Dispositif pour récolte totale du peuplement sur substrat dur. *Comm. Intern. Explor. Sci. mer Méditer. coll. Comm. Benthos*, nov. 1963, 25-27.
- TUXEN, R. — 1970. Bibliographie zur Problem der minimalareals und der Artareal-kurve. *Excerpta Botanica*, B, 10 (4): 29-314.
- WHITTAKER, R. H. — 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147: 250-260.
- WILHM, J. L. — 1968. Use of Biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, 49 (1): 153-156.