

Aplicación de métodos numéricos al estudio de la distribución de los organismos bentónicos del intermareal rocoso de Vizcaya

ÁNGEL BORJA
JOSÉ A. FERNÁNDEZ
EMMA ORIVE

Laboratorio de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad del País Vasco

INTRODUCCIÓN

El estudio de la composición, abundancia y distribución de las asociaciones bióticas sésiles y/o poco móviles de la zona intermareal aporta una gran información sobre la zonación y sus condicionantes, a la vez que sirve como control y vigilancia de las alteraciones que pueda sufrir este sistema.

Los trabajos sobre el intermareal rocoso del País Vasco se refieren casi en su totalidad a la zona de Iparralde (VAN DEN HOEK & DONZE, 1966). FISCHER-PIETTE (1953, 1956, 1966), buscando el límite al carácter de meridionalidad que encontró en el fondo del golfo de Vizcaya, se desplazó en sus investigaciones por el norte de la península ibérica, haciendo algunas recogidas esporádicas en la costa de Vizcaya, que si bien fueron de sumo interés por tratar de los límites de distribución horizontal principalmente de cirrípedos, moluscos y de algunas poblaciones algales, no hacen referencia a la distribución **vertical de las asociaciones intermareales**.

Con este trabajo se pretende conocer la composición de las principales asociaciones responsables de la zonación en el litoral rocoso situado en las inmediaciones de la desembocadura del Nervión, aplicando métodos objetivos para delimitar los grupos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los muestreos se han llevado a cabo en cuatro transectos de la zona eulitoral comprendida entre los niveles de marea de 0,00 y 3,70 m. Según la terminología de LEWIS (1964), se ha dividido esta zona en franja supralitoral, medio-litoral e infralitoral.

Los cuatro transectos (fig. 1) se han situado uno al oeste de la ría de Bilbao, en la rasa de La Arena (I), y los otros tres (II, III y IV), al este, en las rasas de Arrigúnaga, Sopelana y Meñacoz, respectivamente, todas ellas semiprotegidas y las tres últimas alejadas sucesivamente de la influencia de los vertidos de la ría que derivan preferentemente en esta dirección.

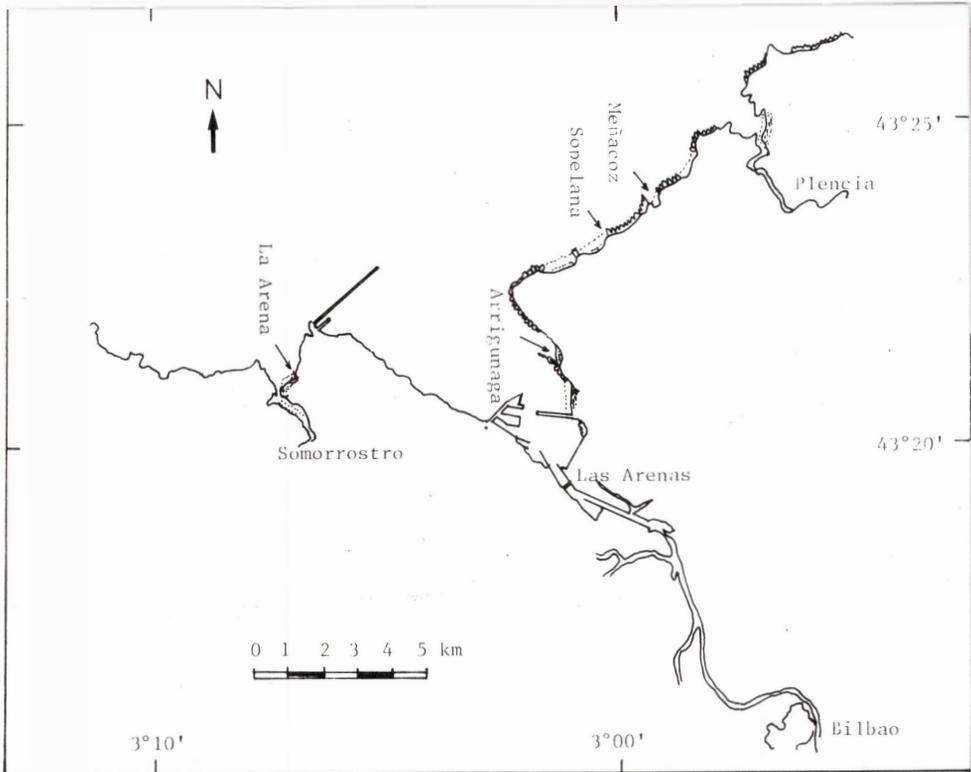


Fig. 1. Situación de las estaciones de muestreo.

Las muestras se obtenían al azar en el transecto, delimitándose el área mínima mediante el punto Molinier (BOUDOURESQUE, 1979), para lo que se disponían rejillas metálicas superpuestas de 25, 100, 225, 400 y 625 cm², cuyo interior se raspaba conservándose luego en formol al 5 % neutralizado con bórax.

Por este procedimiento se recogieron un total de 61 muestras de 29 zonas correspondientes a las cuatro rasas.

A partir de datos de presencia-ausencia y teniendo en cuenta las especies recogidas en más del 20 % de las muestras, se ha construido una matriz de

afinidad entre especies mediante el índice de Czechanowski (CLIFFORD & WILLIAMS, 1976):

$$2a/(2a+b+c)$$

El resultado de esta matriz se transformó en un dendrograma con grupos de especies ordenadas según el procedimiento recomendado por LANCE & WILLIAMS (1976), con $\beta = -0,25$.

Para la construcción del dendrograma se han considerado sólo aspectos cualitativos, ya que para su elaboración a partir de datos cuantitativos se han de tener en cuenta cambios estacionales y anuales en la densidad de las pobla-

ciones, que serán objeto de otro trabajo posterior. Sin embargo, algunas poblaciones se han cuantificado cuando así lo requería la interpretación de algún resultado.

RESULTADOS

MACROINVERTEBRADOS

Se han identificado 65 especies de invertebrados cuya distribución por transectos aparece representada en la tabla I.

De las tres especies de cirrípedos encontradas, Verruca stroemia sólo ha aparecido en la franja infralitoral de Meñacoz. Entre Chthamalus stellatus y Balanus perforatus se observa la típica segregación espacial ya citada para otras costas, ocupando el primero la franja supralitoral y el segundo los niveles más bajos hasta LW, a excepción de la rasa de Arrigúnaga, la más polucionada, donde no ha aparecido ningún individuo de esta especie.

El más abundante de los poliplacóforos ha sido Acanthochiton fascicularis, del que se han encontrado hasta 1700 indiv./m² en Sopelana. Este ha sido el más ubicuo, llegando hasta niveles relativamente altos (HWNT), si bien su densidad máxima se da en cubetas de niveles medios. Las demás especies, Acanthochiton communis, Lepidochiton cinereus, Lepidochiton cancellatus y Callochiton laevis, están restringidas a niveles más bajos, con máximos de densidad en las cubetas. No ha aparecido ningún poliplacóforo en Arrigúnaga, encontrándose la máxima densidad de algunos de ellos en Sopelana y la máxima diversidad en Meñacoz.

Entre los bivalvos aparece una gran proporción de perforantes o bien animales que, sin serlo, aprovechan las grietas practicadas por los otros con los cuales viven asociados. Esto parece ser debido a la estructura geológica blanda de la roca (caliza margosa en su mayoría). De entre estos, el grupo formado por Hiatella arctica, Petricola lithophaga y Tellina pusilla mantiene una elevada densidad en la franja infralitoral, con apariciones esporádicas en niveles más altos. El otro grupo lo forman Irus irus, Kellia suborbicularis, Lithophaga caudigera y Rocellaria dubia, que aparecen siempre en escaso número por debajo de LWST. De Pholas dactylus se han encontrado sólo las valvas, siendo especialmente abundantes sus orificios en la rasa de Arrigúnaga.

La familia Mytilidae está representada por Mytilus edulis y Mytilaster minimus, ambas especies muy abundantes, la primera en los niveles medio y alto y la segunda en los niveles más bajos y en las cubetas de los niveles altos.

De entre los bivalvos merece destacar además por su elevada densidad a Lasaea rubra (hasta 1.200 indiv./m² en Sopelana), que ha aparecido entre Chthamalus y dentro de sus placas vacías, y a Ostrea edulis, especie muy abundante en Meñacoz.

De todos los prosobranquios, Cingulopsis fulgida, Bittium reticulatum y Turboella interrupta han aparecido con regularidad en la franja infralitoral de las cuatro rasas. Skeneopsis planorbis se ha encontrado entre masas de Corallina officinalis en todas las rasas menos en la de Arrigúnaga. Otro prosobranquio muy abundante ha sido Littorina

neritoides, sobre todo en la franja supralitoral, junto a Chthamalus stellatus.

Se han identificado tres especies de Patella: P. aspera, P. vulgata y P. intermedia, para lo que se han tenido en cuenta caracteres de la concha, relación longitud rádula/longitud concha y forma de los dientes de la rádula (EVANS, 1953; FISCHER-PIETTE, 1935). P. aspera aparece en las franjas infra- y mediolitoral y P. vulgata desde la mediolitoral hasta HW (3,7 m). De P. intermedia sólo se ha encontrado un ejemplar en Meñacoz.

En la rasa de La Arena, en lo que parece ser su límite de distribución oriental en el Cantábrico, han aparecido individuos de Nucella lapillus por encima de HWNT.

MACRÓFITOS

De las 38 especies de algas identificadas, las más abundantes han sido las Rodofíceas, con 28 especies (tabla II).

Por lo que respecta a la zonación se pueden establecer dos tipos de rasas. En la de Sopelana dominan las rodofíceas calcáreas y en especial Corallina officinalis. Esta especie presenta como epífito más abundante a Pterosiphonia pennata, en mayor proporción a medida que nos acercamos al LWST. En las cubetas tiene como epífitos a Ceramium rubrum y C. diaphanum, cuya densidad aumenta al ascender de nivel en la rasa. Otros epífitos que aparecen además en todo el área de distribución de Corallina officinalis son Ulva sp. y Gastroclonium ovatum. Cuanto más nos acercamos a la línea inferior de marea viva (LWST) se

observa un claro predominio de la rodofícea calcárea Jania rubens sobre C. officinalis.

El otro tipo de rasa es la representada por La Arena y Meñacoz, en las que Gigartina acicularis y G. teedii dominan en la franja infralitoral. En Meñacoz, además de estas dos especies aparece G. pistillata. Sobre este cinturón aparece una agrupación de Blidingia minima y Ulva sp., encontrándose C. officinalis en las cubetas con los epífitos antes mencionados.

En la franja supralitoral de ambos tipos de rasas domina Blidingia marginata.

La playa de Arrigúnaga constituye un caso especial en el que han desaparecido los cinturones mencionados en las franjas eu- e infralitoral, siendo sustituidos por Isthmoplea sphaerophora. En la franja supralitoral de esta rasa sigue dominando Blidingia marginata.

AFINIDAD INTERESPECÍFICA

En la figura 2 aparece representada la matriz de similitud generada por las 39 especies de invertebrados y algas. Se observan tres agrupaciones principales que, una vez constituido el dendrograma (fig. 3), dan lugar a seis grupos de especies. De cada grupo se han seleccionado, teniendo en cuenta la cobertura, las especies más características: Corallina officinalis y Mytilaster minimus para el grupo A; Jania rubens, Petricola lithophaga y Balanus perforatus para el B; Gigartina para el C y Chthamalus stellatus y Patella para el E. El F está constituido por la especie Blidingia marginata, mientras que el

Tabla I - Catálogo de invertebrados bentónicos de las rasas de La Arena (I), Arrigúnaga (II), Sopelana (III) y Meñacoz (IV).

	I	II	III	IV
CIRRIPIEDIA				
<i>Balanus perforatus</i> Brug.	+	-	+	+
<i>Chthamalus stellatus</i> Poli	+	+	+	+
<i>Verruca stroemia</i> Müller	-	-	-	+
CNIDARIA				
<i>Actinia equina</i> L.	+	+	+	+
POLYPLACOPHORA				
<i>Acanthochiton communis</i> Risso	+	-	+	+
<i>Acanthochiton fascicularis</i> L.	+	-	+	+
<i>Lepidochiton cinereus</i> L.	+	-	+	+
<i>Lepidopleurus cancellatus</i> Sowerby	+	-	+	+
<i>Callochiton laevis</i> Montagu	-	-	-	+
BIVALVOS				
<i>Mytilus edulis</i> (L.)	+	+	+	+
<i>Mytilaster minimus</i> (Poli)	+	+	+	+
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck)	-	-	+	-
<i>Modiolus barbatus</i> (L.)	+	-	-	-
<i>Petricola lithophaga</i> (Retzius)	+	-	+	+
<i>Hiatella arctica</i> (L.)	+	-	+	+
<i>Tellina pusilla</i> (Philippi)	+	-	+	+
<i>Musculus discors</i> (L.)	+	-	+	+
<i>Irus irus</i> (L.)	-	-	+	+
<i>Lasaea rubra</i> (Gmelin)	+	-	+	+
<i>Ostrea edulis</i> (L.)	-	-	+	+
<i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu)	+	-	+	-
<i>Striarca lactea</i> (L.)	+	-	+	-
<i>Lithophaga caudigera</i> (Lamarck)	-	-	-	+
<i>Pholas dactylus</i> (L.)	-	+	-	+
<i>Rocellaria dubia</i> (Pennant)	-	-	-	+
PROSOBRANCHIA				
<i>Littorina neritoides</i> (L.)	+	+	+	+
<i>Littorina obtusata</i> (L.)	-	-	+	-
<i>Patella aspera</i>	+	-	+	+
<i>Patella vulgata</i> (L.)	+	-	+	+
<i>Patella intermedia</i> (Jeffreys)	-	-	-	+
<i>Cingulopsis micrometrica</i> (Seguenza)	-	-	+	-
<i>Cingulopsis fulgida</i> (J. Adams)	+	+	+	+
<i>Turboella interrupta</i> (Adams)	+	+	+	+
<i>Turboella parva</i> (Da Costa)	+	-	-	+
<i>Turboella radiata</i> (Philippi)	+	-	+	-
<i>Turboella pulchella</i> (Philippi)	+	-	-	-

	I	II	III	IV
<i>Rissoella opalina</i> (Jeffreys)	+	-	+	-
<i>Rissoella globularis</i> (Jeffreys)	+	-	+	-
<i>Rissoella diaphana</i> (Alder)	+	-	-	+
<i>Triphora perversa</i> (L.)	-	-	+	-
<i>Triphora obesula</i> (Locard)	+	-	-	-
<i>Rissoa rufilabrum</i> (Leach)	-	-	+	-
<i>Rissoa albella</i> (Lovén)	-	-	-	+
<i>Nassarius costulatus</i> (Renieri)	+	-	+	+
<i>Nassarius varicosus</i> (Turton)	-	-	+	-
<i>Nassarius reticulatus</i> (L.)	-	-	+	+
<i>Nassarius incrassatus</i> (Strøm)	-	-	+	-
<i>Cerithiopsis minima</i> (Brusina)	-	-	+	-
<i>Cerithiopsis clarki</i> (Forbes-Hanley)	-	-	-	+
<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu)	-	-	-	+
<i>Cingula cinguillus</i> (Montagu)	-	-	+	-
<i>Cingula semistriata</i> (Montagu)	-	-	-	+
<i>Skeneopsis planorbis</i> (Fabricius)	+	-	+	+
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa)	+	+	+	+
<i>Raphitoma purpurea</i> (Montagu)	+	-	+	-
<i>Barleeia rubra</i> (A. Adams)	+	-	+	+
<i>Calliostoma zizyphinus</i> (L.)	+	-	+	-
<i>Acmaea virginea</i> (Müller)	+	-	+	+
<i>Alvania crassa</i> (Kammacher)	+	-	+	-
<i>Tricolia pullus</i> (L.)	+	-	+	+
<i>Circulus striatus</i> (Philippi)	+	-	-	+
<i>Cirsotrema commutata</i> (Monterosato)	-	-	-	+
<i>Clathromangelia granum</i> (Philippi)	+	-	-	-
<i>Cythara bertrandi</i> (Payraudeau)	+	-	-	-
<i>Nucella lapillus</i> (L.)	+	-	-	-

D incluye especies ubicuas, no caracterizándolo ninguna de ellas.

DISCUSIÓN

Las agrupaciones delimitadas mediante el dendrograma se corresponden con asociaciones de especies ocupantes preferentemente de un determinado nivel intermareal. También se han observado

diferencias por lo que respecta a las estaciones, ya que los vertidos del Nervión afectan principalmente a Arrigúnaga y Sopelana, llegando más diluidos a Meñacoz y sin afectar en apariencia a la rasa de La Arena, que queda al oeste de su desembocadura.

El grupo A es característico de la franja infralitoral (LWEST a LW) y tiene como especies fundamentales a Co-

Tabla II - Distribución de los macrófitos en los cuatro transectos de La Arena (I), Arrigúnaga (II), Sopelana (III) y Meñacoz (IV).

	I	II	III	IV
CHLOROPHYTA				
<i>Cladophora rupestris</i> (L.) Kutz.	+	+	+	+
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillw.) Kutz.	+	-	+	+
<i>Blidingia minima</i> Kylin	+	+	+	+
<i>Blidingia marginata</i> (J.Ag.) P. Dang.	+	+	-	+
<i>Ulva</i> sp. (L.)	+	+	+	+
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) C. Ag.	-	-	+	+
<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Link.	+	-	-	-
<i>Codium tomentosum</i> (Stackh.)	-	-	+	-
PHAEOPHYTA				
<i>Fucus spiralis</i> var. <i>nanus</i> (L.)	+	-	-	+
<i>Cladostephus spongiosus</i> (Huds.) C.Ag.	+	-	+	+
<i>Petalonia fascia</i> (O.F. Müll.) O. Kuntze.	+	-	+	-
RHODOPHYTA				
<i>Corallina officinalis</i> L.	+	-	+	+
<i>Antithamnion spirographidis</i> Schiffner.	-	-	+	+
<i>Antithamnion plumula</i> (Ellis) Thur. in Le Jol.	-	-	-	+
<i>Dudresnaya verticillata</i> (With.) Le Jol.	-	-	-	+
<i>Gigartina pistillata</i> (S.G. Gmel.) Stackh.	-	-	-	+
<i>Gigartina acicularis</i> (Wulf.) Lamour.	+	-	-	+
<i>Gigartina teedii</i> (Roth.) Lamour.	+	-	+	+
<i>Champia parvula</i> (C. Ag.) Harv.	-	-	-	+
<i>Isthmoplea sphaerophora</i> Kjellm.	-	+	+	+
<i>Gastroclonium ovatum</i> Papenf.	+	-	+	+
<i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis.) Ducluz.	-	-	-	+
<i>Ceramium rubrum</i> (Huds.) C. Ag.	+	-	+	+
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightf.) Roth.	+	-	+	+
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.	-	-	+	+
<i>Callithamnion granulatum</i> (Ducluz.) C.Ag.	-	-	-	+
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i> (Thurn.) Mart.	+	-	-	+
<i>Pterosiphonia complanata</i> (Clem.) Falk.	+	-	+	+
<i>Pterosiphonia pennata</i> (C. Ag.) Falk.	+	-	+	+
<i>Palmaria palmata</i> (L.) O. Kuntze.	-	-	+	+
<i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyng.	-	-	-	+
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Turn.) Gaill.	-	-	+	-
<i>Polysiphonia macrocarpa</i> Harv. in Mackay	+	-	-	+
<i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodw.) Kutz.	-	-	-	+
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackh.) Grev.	-	-	-	+
<i>Porphyra linearis</i> Grev.	+	-	+	+
<i>Gelidium sesquipedale</i> (Clem.) Born. et Thur.	+	-	-	-
<i>Laurencia pinnatifida</i> Lamour	-	-	+	-

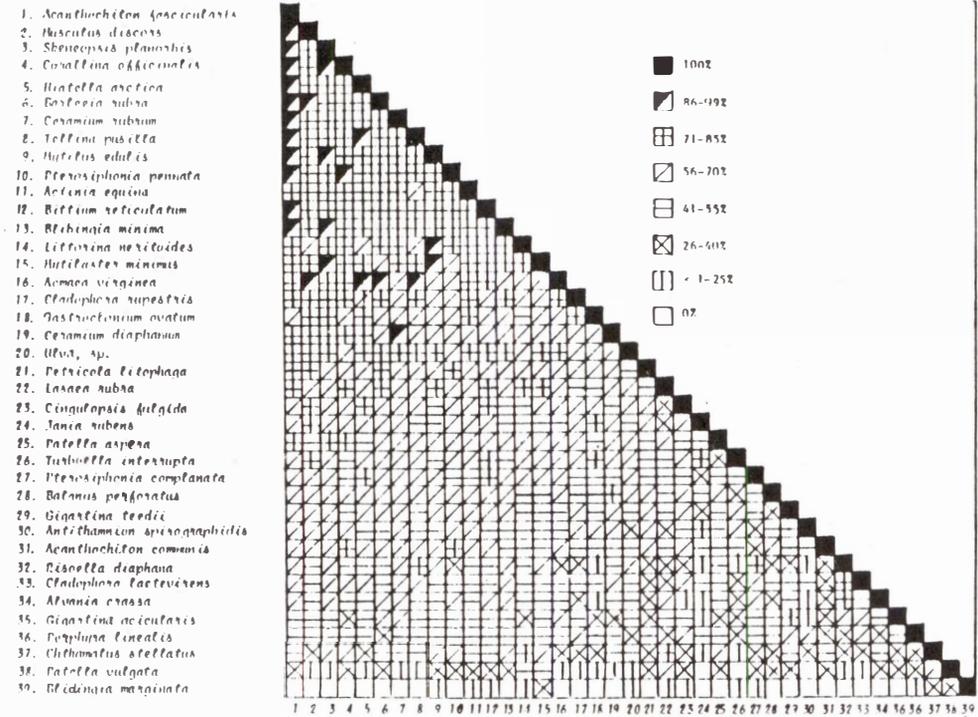


Fig. 2. Matriz de afinidad interespecífica para las especies más significativas.

rallina officinalis y *Mytilaster minimus*. *Corallina officinalis* actúa como soporte de los epífitos *Blidingia minima*, *Ulva* sp. y *Pterosiphonia pennata*, situados especialmente en las últimas ramificaciones del fronde, donde la disponibilidad de luz es máxima. Según DAYTON (1975) este factor condiciona en gran medida la disposición de las algas en esta zona. *Blidingia minima* y *Ulva* sp., por representar los primeros estadios de una sucesión en la zona intermareal (SOUSA, 1979, 1980) aparecen también como epizosos sobre conchas de moluscos y como epilíticos en claros de *C. officinalis*. En la base calcárea de *C. officinalis* aparece el perforante *Hiatella*

arctica con *Tellina pusilla* aprovechando sus oquedades y agrupaciones de *Skeneopsis planorbis*, *Acanthochiton fascicularis*, *Mytilus edulis*, *Mytilaster minimus*, *Musculus discors*, *Acmaea virginea* y *Barleeia rubra*.

Esta asociación también aparece en las cubetas hasta el nivel mediolitoral (HWNT), donde se encuentran además *Actinia equina* y *Bittium reticulatum*. En la franja mediolitoral, *M. edulis* se da junto a *M. minimus*, pero con mayor biomasa, apareciendo además en extensos tapices sin *C. officinalis*.

No se discute la presencia de *Littorina neritoides* en este grupo, ya que se considera más característica del

nivel de *Chthamalus* donde aparece con densidades de hasta 122.000 indiv./m² (Sopelana), mientras que en la franja infralitoral su aparición es esporádica (16 indiv./m²). El hecho de utilizar datos cualitativos ha situado a esta especie junto a las de distribución más amplia.

En este grupo se observa una gran diversidad de moluscos que tienen como hábitat a *C. officinalis*. Esta asociación es típica de costas rocosas semiexpuestas, mientras que en zonas muy batidas hay menos algas y los moluscos acompañantes son especies más protegidas

y filtradores así como detritívoros en su mayoría. La diversidad faunística es, en general, mayor entre los macrofitos por lo que respecta a las poblaciones de moluscos (SMITH, 1979).

El grupo B aparece definido por la rodofícea calcárea *Jania rubens*, especie muy parecida a *C. officinalis*, con la particularidad de que nunca aparece en las cubetas.

En esta asociación encontramos epífitos tales como *Antithamnion spirographidis*, *Gastroclonium ovatum*, *Ceramium rubrum*, *C. diaphanum* y *Cladophora rupestris*. Podemos decir que tanto *A. spiro-*

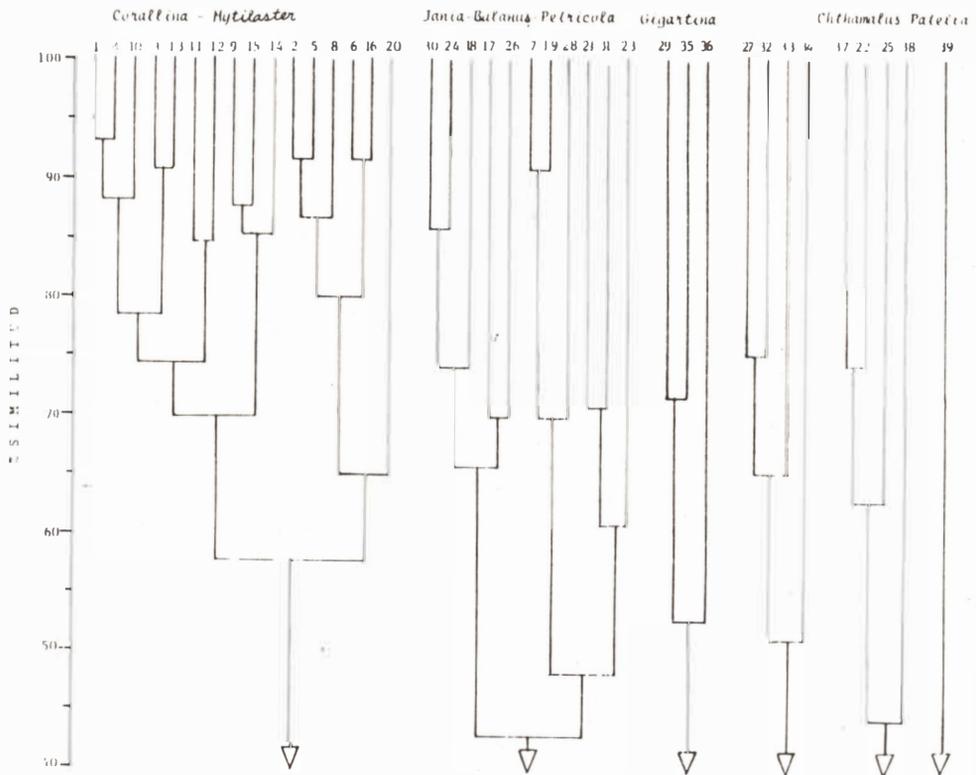


Fig. 3. Dendrogramas de similitud mostrando los seis grupos formados a partir de la matriz de afinidad.

graphidis como C. rupestris son epífitos característicos de la franja infralitoral, no sólo sobre Jania rubens sino también sobre C. officinalis. Tanto G. ovatum como C. rubrum y C. diaphanum se encuentran siguiendo la misma distribución que el grupo A, con la salvedad de que su mayor densidad está en la franja infralitoral, lo que explica su inclusión en este grupo. Ceramium rubrum y C. diaphanum se encuentran como principales epífitos de C. officinalis en las cubetas y conforme se asciende de nivel. Su aparición en el grupo B se explicaría debido a que en la franja infralitoral presentan su densidad máxima como epífitos Jania rubens y C. officinalis, apareciendo también sobre las dos especies de Gigartina, si bien en menor proporción, además de epizoos, particularmente C. diaphanum, y en ocasiones también como epilíticos. Entre la fauna acompañante encontramos densidades relativamente altas de Balanus perforatus, Cingulopsis fulgida y Acanthochiton communis. En esta franja infralitoral el perforante de roca caliza Petricola lithophaga aparece mostrando altas densidades, sobre todo en rocas de tipo margocaliza (Sopelana y La Arena, principalmente), decayendo su número en playas con componente arenisca (Meñacoz).

El grupo C corresponde a la asociación de las dos rasas menos influidas por el vertido del Nervión, La Arena y Meñacoz. Según SOUSA (1979), tanto

Gigartina acicularis como G. teedii son características de las últimas etapas de la sucesión. Estas especies presentan como epífito en la rasa de Meñacoz a Porphyra linearis que DAYTON (1975) define como una especie pionera.

El grupo D está integrado por Pterosiphonia complanata, Rissoella diaphana, Cladophora laetevirens y Alvania crassa. Se distribuyen desde la franja infralitoral a la mediolitoral, apareciendo también en las cubetas.

El grupo E es característico de la franja supralitoral. La base del grupo la constituye el extenso cinturón de Chthamalus stellatus asociado a Lasaea rubra que ocupa sus placas vacías. Aparecen, además, Patella vulgata y P. aspera.

La especie Blidingia marginata (grupo F) se encuentra bajo el nivel de Chthamalus, solapándose ligeramente con él.

Desde el punto de vista comparativo, el aspecto más notable parece ser la ausencia de Fucus serratus y Laminaria, que forman cinturones muy característicos en otras áreas del Atlántico (SOUTHWARD, 1958). Corallina officinalis, Cladophora y Jania rubens reemplazan a Fucus serratus en la franja infralitoral.

La zonación, en su conjunto, se asemeja más a la que presentan las áreas templado-cálidas, si bien tiene características intermedias entre éstas y las más frías del Atlántico norte.

SUMMARY

APPLICATION OF NUMERICAL METHODS TO THE STUDY OF THE BENTHIC ORGANISMS DISTRIBUTION IN THE ROCKY INTERTIDAL OF VIZCAYA (SPAIN)

The distribution of benthic organisms has been compared at four transects on the rocky intertidal zone of the Nervión river estuary. 103 species have been determined which showed pronounced vertical zonation patterns. Faunal and algal affinity analysis, using presence-absence data, have been used to define major

biotic assemblages. Dominant species in each major species-group were Corallina officinalis and Mytilaster minimus (Group A); Jania rubens, Petricola litophaga and Balanus perforatus (Group B); and Chthamalus stellatus and Patella spp. (Group E).

BIBLIOGRAFIA

- BOUDOURESQUE, C.F., 1979. Le peuplement algal du port de Port-Vendres: Recherches sur l'aire minimale qualitative. Cah. Biol. Mar., XX:259-269.
- CLIFFORD, H.T. & WILLIAMS, W.T., 1976. Similarity Measures. (Ed. W.T. Williams) C.S.I. R.O./Elsevier Scientific Publishing Co. London.
- DAYTON, P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. Ecological Monographs, 45:137-159.
- EVANS, R.G., 1953. Studies on the biology of British limpets - The genus Patella on the South Coast of England. Proc. Zool. Soc. London, 123:357-376.
- FISCHER-PIETTE, E., 1935. Systématique et biogéographie. Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord. Journ. Conchyl., LXXIX: 5-66.
- FISCHER-PIETTE, E., 1953. Répartition de quelques Mollusques intercotidaux communs le long des côtes septentrionales de l'Espagne. Journ. Conchyl., XCIII(II):39-73.
- FISCHER-PIETTE, E., 1956. Distribution des Cirripèdes intercotidaux d'Espagne Septentrionale. Bull. C.E.R.S. Biarritz, 7-19.
- LANCE, G.N. & WILLIAMS, W.T., 1967. A general Theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. Computer Journal, 9:373-380.
- LEWIS, J.R., 1964. The ecology of rocky shores. Hodder and Stoughton. London.
- SMITH, S.M., 1979. Mollusca of rocky shores: Lewis and Harris, Outer Hebrides. Proc. Roy. Soc. Edinburg, 77B:173-187.
- SOUSA, W.P., 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. Ecology, 60(6):1225-1239.
- SOUSA, W.P., 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. Ecological Monographs, 49(3):227-254.
- SOUTHWARD, A.J., 1958. The zonation of plants and animals on rocky sea shores. Biol. Rev., 33:137-177.
- VAN DEN HOEK, C. & DONZE, M., 1966. The algal vegetation of the rocky Côte Basque (SW France). Bull. C.E.R.S. Biarritz, 6(2): 289-319.

