

Dinámica de *Hyale nilssoni* (Rathke) (Amphipoda, Talitridae) en el horizonte de *Pelvetia canaliculata* de Bañugues (Asturias)

GREGORIO RICARDO GONZÁLEZ GONZÁLEZ
RICARDO ANADÓN ÁLVAREZ

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

INTRODUCCIÓN

Hyale nilssoni es una especie característica de los horizontes superiores de la zona intermareal (CHEVREUX & FAGE, 1925), que está bien adaptada a las condiciones ambientales que allí existen: soporta los embates del oleaje, variaciones grandes de salinidad (penetra hasta la isohalina del 17^o/oo), es resistente al déficit de O₂ y tolera el frío y la desecación (MOORE, 1977). Además, al ser una especie vágil, puede buscar refugio cuando las condiciones en el horizonte de *Pelvetia* son adversas, ya sea migrando a otros horizontes o resguardándose en conchas de gasterópodos (BRATTEGARD, 1963).

Aunque su distribución altitudinal en el intermareal es amplia, las densidades más elevadas se encuentran en los horizontes de fucáceas, donde es la especie animal más numerosa y constante, especialmente en el horizonte de *Pelvetia*.

Se estudia la dinámica de *H. nilssoni* en el horizonte macrofítico superior de la zona intermareal de la costa

rocosa asturiana (MIRANDA, 1931); como consecuencia de su situación altitudinal, este horizonte está sometido a fuertes variaciones ambientales, motivadas principalmente por el ritmo de las mareas, que provoca períodos de emergencia prolongados. La reducida diversidad del horizonte de *Pelvetia* (con una sola especie de macrófito importante) le confiere un particular interés para el conocimiento de la estabilidad de sistemas simples (MOORE, 1977).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los muestreos se han realizado en el horizonte de *Pelvetia canaliculata* de la ensenada de Bañugues, UTM: T 30 TP 7335 (fig. 1), mediante raspado total; se recogieron dos muestras mensuales (dic. 1976 a nov. 1977), en un mismo día y en puntos próximos entre sí, para evitar efectos de agregación.

La superficie de cada muestra fue de 30x30 cm², similar a las utilizadas por otros autores para horizontes del intermareal atlántico, tanto como área

mínima específica (GIBB, 1938; TRUE, 1965), como estructural (NIELL, 1976; FERNÁNDEZ, 1980).

La abundancia de *H. nilssoni* se expresa como densidad (número de individuos por unidad de superficie o por 100 g de *Pelvetia*), o como biomasa (peso seco por unidad de superficie). Al ser necesario conservar los ejemplares de *H. nilssoni*, se recurrió al uso del peso medio para cada clase de talla, calcula-

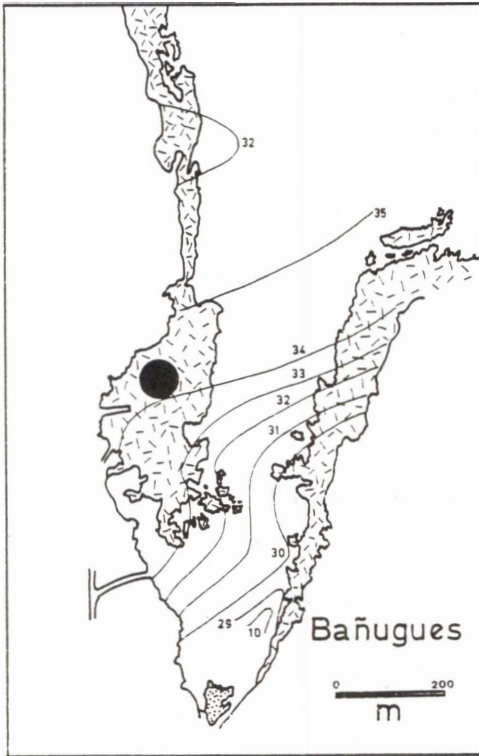


Fig. 1. Mapa de la ensenada de Bañugues con la localización de la estación muestreada (●). Se incluyen las isohalinas en pleamar (FLOR, 1979).

Fig. 1. Map of Bañugues inlet with location of sampled station (●). High tide isohalines are shown. (FLOR, 1979).

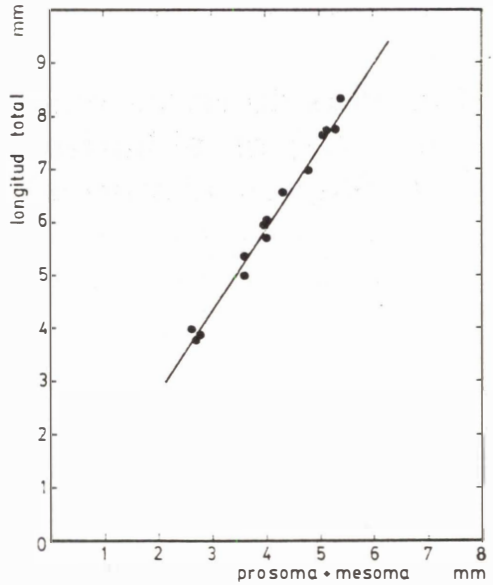


Fig. 2. Regresión entre la longitud del proso-mesoma y la longitud total en *H. nilssoni*. $Y = 1,574 X - 0,566$; $r = 0,996$.

Fig. 2. Regression between the proso-mesosome length and the whole length in *H. nilssoni*. $Y = 1,574 X - 0,566$; $r = 0,996$.

do a partir de individuos obtenidos en muestreos no cuantitativos.

Los ejemplares se midieron utilizando un ocular micrométrico en una lupa; el animal se mantenía extendido mediante alfileres entomológicos. Por efecto de la fijación (formaldehído al 4%), los ejemplares mantienen el metasoma y urosoma flexionados, lo que produce errores al medir el ejemplar completo; por ello se midió la longitud del proso-mesoma, que está linealmente relacionada con la longitud total (fig. 2).

Con las medidas de *H. nilssoni* se estableció un criterio para diferenciar los individuos adultos y los juveniles, ya que la forma y tamaño de los gnatópo-

dos y el grado de quitinización de los tegumentos son muy variables. CHEVREUX & FAGE (1925) dan como adultos de H. nilssoni a los machos mayores de 7 mm y a las hembras mayores de 5 mm. Nosotros hemos considerado como adultos aquellos individuos con talla superior a 5,45 mm, y además a las hembras que contuvieran en sus cámaras incubadoras huevos o embriones.

RESULTADOS

RIQUEZA DE ESPECIES EN EL HORIZONTE DE Pelvetia.

El horizonte de Pelvetia es pobre en especies (tabla I); en Bañugues, P. canaliculata es el único macrófito importante, y solamente han aparecido ocasionalmente Catenella caespitosa y Fucus spiralis. Se han encontrado de 5 a 13 especies cada mes (tabla II), de ellas 5 a 11 con biomasa apreciable (tabla III).

VARIACION ANUAL DE LA BIOMASA DE P. canaliculata.

La variación de la biomasa de Pelvetia durante un ciclo anual se muestra en la fig. 3. A lo largo de todo el ciclo, Pelvetia posee siempre más del 96 % de la biomasa total del horizonte.

PRESENCIA DE LAS ESPECIES ANIMALES EN EL HORIZONTE DE Pelvetia

H. nilssoni es la única especie animal presente en la totalidad de las muestras (fig. 4); las demás especies no se encuentran en todos los meses, y sus porcentajes de presencia son muy reducidos en la mayoría de ellas.

Tabla I - Relación taxonómica codificada de las especies encontradas en el horizonte de Pelvetia.

Table I - Codified taxonomic list of species found in the horizon of Pelvetia.

ALGAE

Pheophyceae

1. Pelvetia canaliculata (Linnaeus) Decaisne & Thuret
2. Fucus spiralis (Linnaeus)

Rodophyceae

3. Catenella caespitosa (Whith) Dixon & Irvine

MASTIGOPHORA

4. Globigerina sp.

CNIDARIA

5. Anemonia sulcata (Pennant)

ANNELIDA

6. Polichaeta

MOLLUSCA

Gastropoda

7. Patella intermedia Jeffreys
8. Littorina obtusata Linnaeus
9. Littorina neritoides Linnaeus
10. Littorina saxatilis Olivi
11. Gibbula sp.
12. Cingula cingillus (Montagu)
13. Bittium reticulatum Da Costa
14. Hydrobia ulvae (Pennant)

Lamellibranchiata

16. Mytilus edulis Linnaeus
16. Lasaea adansonii Gmelin

ARTHROPODA

Aracnida

17. Halacaridae

Crustacea

18. Copepoda

Cirripectida

19. Chthamalus stellatus (Poli)

Isopoda

20. Dynamene bidentata (Adams) Holdich

21. Jaera sp.

Amphipoda

22. Hyale nilssoni (Rathke)

Decapoda

23. Carcinus maenas Linnaeus

Insecta

24. Diptera (larvas)
-

TABLA II - Densidad (nº de individuos/1800 cm²) de las especies encontradas a lo largo del año. X, presencia no individualizada (codificación de las especies según la tabla I).

Table II - Density (individuals number/1800 cm²) of species found throughout the year. X, unindividualized presence. (Species codification as in the table I).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
B-XII	X	-	-	1	1	4	3	52	7	4	-	-	-	-	7	12	1	-	155	35	-	214	-	-
B-I	X	X	X	-	-	-	-	67	6	2	-	-	-	-	1	2	-	-	22	-	138	-	1	-
B-II	X	-	-	-	-	-	1	6	15	1	-	-	-	-	-	1	-	-	11	-	100	-	1	-
B-III	X	-	-	-	-	-	1	63	76	3	-	-	-	-	1	7	2	-	9	-	246	-	-	-
B-IV	X	-	-	-	-	-	-	25	149	5	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	155	-	-	-
B-V	X	-	-	-	-	-	-	8	56	8	-	-	1	-	-	-	-	-	8	-	48	-	-	-
B-VI	X	-	X	-	-	-	4	15	160	14	-	2	4	-	-	3	-	-	2	-	91	-	-	-
B-VII	X	-	-	-	-	-	-	8	136	2	-	1	-	-	-	-	3	-	-	-	286	-	-	-
B-VIII	X	X	X	-	-	-	-	31	36	8	1	-	-	-	1	2	6	4	-	-	1	781	-	-
B-IX	X	-	X	-	-	-	-	3	6	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	53	2	-	-
B-X	X	-	X	-	-	-	1	7	10	1	-	2	7	-	-	-	-	-	14	-	134	2	-	-
B-XI	X	-	-	-	-	-	-	9	6	7	-	-	-	1	-	-	-	-	3	-	200	-	-	-

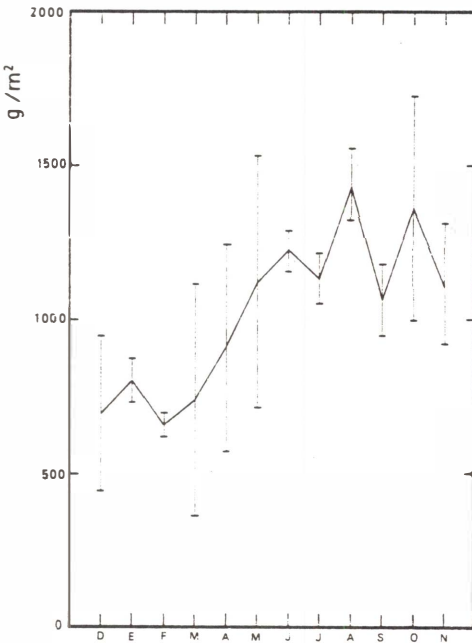


Fig. 3. Variación anual de la biomasa media y desviación típica de *Pelvetia canaliculata* en Bañugues.

Fig. 3. Annual variation of the average biomass and standard deviation of *Pelvetia canaliculata* in Bañugues.

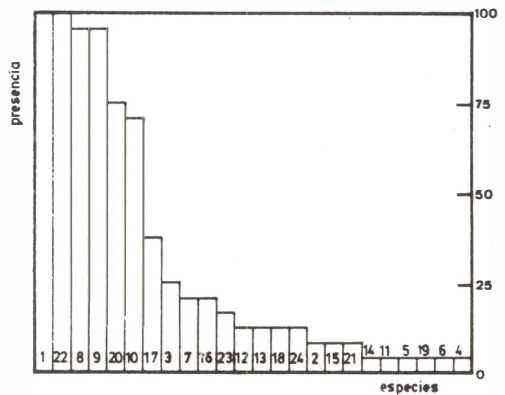


Fig. 4. Presencia de las especies encontradas en Bañugues, considerando las dos muestras mensuales conjuntamente (codificación de las especies según la tabla I).

Fig. 4. Presences of species found in Bañugues; two monthly samples have been considered together (species codified as in table I).

Tabla III - Densidad (mg/1800 cm²) de las especies encontradas a lo largo del año. X, valores inferiores a 1 mg. (Codificación de las especies según la tabla I).

Table III - Density (mg/1800 cm) of species found throughout the year. X, values less than 1 mg. (Species codification as in table I).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
B-XII	125499	-	-	X	182	26	1561	407	30	62	-	-	-	-	55	51	X	-	1427	82	-	70	-	-
B-I	144310	1221	41	-	-	-	-	524	25	31	-	-	-	-	-	4	X	-	-	38	-	58	-	X
B-II	118660	-	-	-	-	-	29	47	63	15	-	-	-	-	-	-	X	-	-	12	-	48	-	X
B-III	133134	-	-	-	-	-	217	493	321	46	-	-	-	-	-	4	X	X	-	13	-	103	-	-
B-IV	163593	-	-	-	-	-	-	196	630	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	-	100	-	-
B-V	202438	-	-	-	-	-	-	63	237	123	-	-	4	-	-	-	-	-	-	8	-	21	-	-
B-VI	220562	-	69	-	-	-	2081	116	380	289	-	8	17	-	-	13	-	-	-	5	-	59	-	-
B-VII	204571	-	-	-	-	-	-	63	405	31	-	4	-	-	-	-	X	-	-	-	-	138	-	-
B-VIII	259410	73	90	-	-	-	-	534	138	123	220	-	-	-	8	8	X	X	-	-	1	190	-	-
B-IX	191819	-	4	-	-	-	-	23	51	31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	29	68	-
R-X	245681	-	24	-	-	-	1778	602	42	15	-	8	30	-	-	-	-	-	-	24	-	70	148	-
B-XI	201159	-	-	-	-	-	-	314	25	666	-	-	-	4	-	-	-	-	-	6	-	86	-	-

DENSIDAD DE H. nilssoni EN EL HORIZONTE DE Pelvetia

La variación anual de la densidad de H. nilssoni en función de la superficie (fig. 5) muestra una gran uniformidad del ciclo de la especie, destacando solamente la elevada densidad en el mes de agosto (4339 indiv./m²); es seguida de un brusco descenso de la densidad en el mes de septiembre, con un valor próximo al mínimo absoluto. La densidad media es de 1128 indiv./m².

Al expresar la densidad de H. nilssoni en función de la biomasa de Pelvetia (fig. 6), la distribución resultante es semejante a la obtenida al expresarla en función de la superficie, si bien

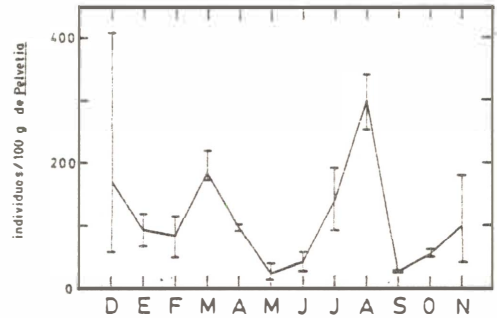


Fig. 6. Variación anual de la densidad de H. nilssoni en relación a la biomasa de Pelvetia, considerando las dos muestras mensuales conjuntamente y por separado.

Fig. 6. Annual variation of the density of H. nilssoni with respect to the biomass of Pelvetia; the two monthly samples have been considered together and separately.

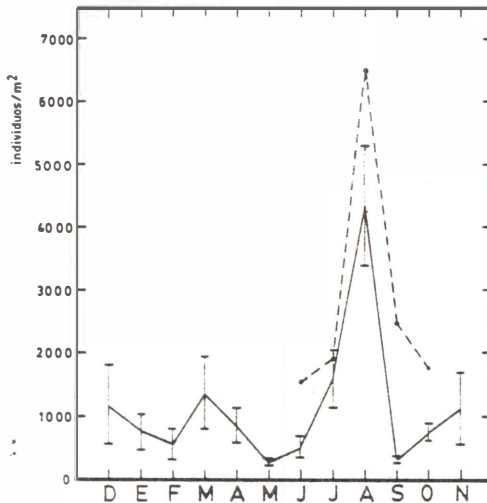


Fig. 5. Variación anual de la densidad media y desviación típica de H. nilssoni en Bañugues. —, densidad en Pelvetia canaliculata; - -, densidad en Fucus spiralis.

Fig. 5. Annual variation of the average density and standard deviation of H. nilssoni in Bañugues. —, density in Pelvetia canaliculata; - -, density in Fucus spiralis.

las fluctuaciones están atenuadas. La densidad se halla comprendida entre 24 y 302 indiv./100 g de Pelvetia, con un valor medio de 109 indiv./100 g de Pelvetia.

DENSIDAD DE ADULTOS DE H. nilssoni

La variación anual del número de adultos de H. nilssoni se refleja en la fig. 7. La máxima densidad se alcanza en julio (717 indiv./m²), y no se corresponde con la máxima densidad total de E. nilssoni (fig. 5).

PORCENTAJE DE ADULTOS

El porcentaje de adultos de H. nilssoni (fig. 8) se mantiene, salvo en junio, siempre por debajo del 50 % de la población total. Los máximos y mínimos que presenta se corresponden inversamente con los máximos y mínimos de la densidad total.

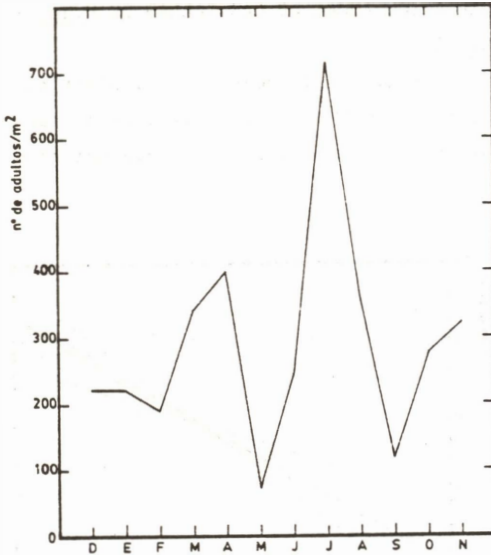


Fig. 7. Variación anual de la densidad media de adultos de H. nilssoni en Pelvetia.

Fig. 7. Annual variation of adults average density of H. nilssoni in Pelvetia.

PROPORCIÓN SEXUAL

Se observa durante los meses invernales un ligero predominio de los machos (fig. 9), dominando las hembras durante el resto del año; los valores siempre están cercanos a uno, por lo que no se puede hablar de variabilidad de este parámetro.

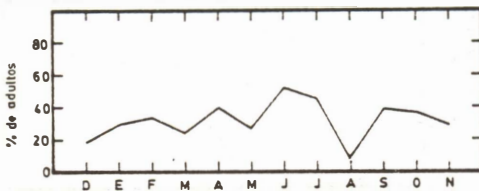


Fig. 8. Variación anual del porcentaje de adultos de H. nilssoni.

Fig. 8. Annual variation of adults percentage of H. nilssoni.

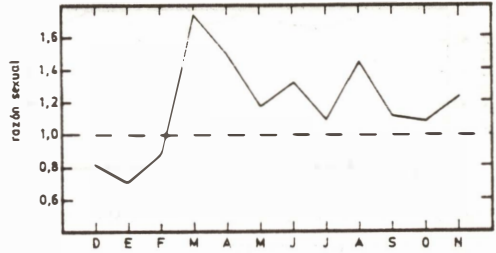


Fig. 9. Variación anual de la proporción sexual de H. nilssoni (♀♀/♂♂).

Fig. 9. Annual variation of sex ratio of H. nilssoni (♀♀/♂♂).

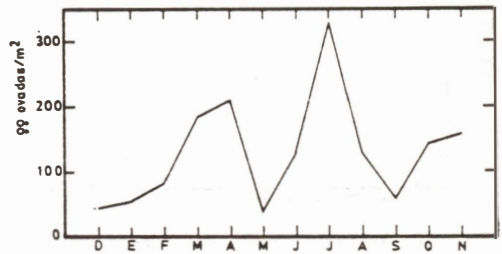


Fig. 10. Variación anual de la densidad media de hembras de H. nilssoni ovadas.

Fig. 10. Annual variation of average density of ovate females of H. nilssoni.

DENSIDAD DE HEMBRAS OVADAS

El ciclo anual de densidad de hembras ovadas (fig. 10) presenta tres máximos, con el valor más alto en julio, 328 hembras ovadas/m², que se corresponde con la máxima densidad de adultos.

Se observan hembras ovadas durante todo el año (fig. 11), con el porcentaje más bajo en diciembre; el resto del año los valores son muy elevados, llegando en algunos meses al 100 % de las hembras.

FECUNDIDAD EN H. nilssoni

El número medio de huevos por hembra ovada varía a lo largo del año entre

VARIACIÓN ANUAL DE LAS TALLAS DE H. nilssonii

La variación anual de la distribución de tallas (fig. 15) muestra una gradación continua, con solapamientos

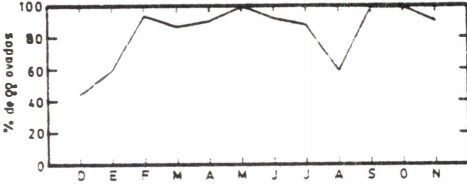


Fig. 11. Variación anual del porcentaje de hembras de H. nilssonii ovadas.

Fig. 11. Annual variation of ovate females percentage of H. nilssonii.

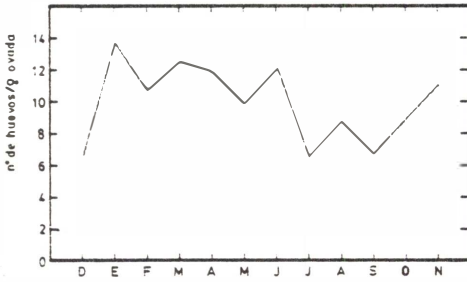


Fig. 12. Variación anual del número medio de huevos por hembra de H. nilssonii ovada.

Fig. 12. Annual variation of eggs mean per ovate female of H. nilssonii.

6 y 14 (fig. 12); no existe una relación precisa entre el número de huevos por hembra y la época del año.

Existe relación entre el tamaño de las hembras y el número de huevos que producen (fig. 13). Si se agrupan los valores por trimestres, los resultados son asimismo significativos, pero difieren las rectas de regresión obtenidas.

La densidad total de huevos a lo largo del año (fig. 14) es paralela a la densidad de hembras ovadas, aunque la más alta se alcanza en marzo-abril, época en que la producción individual es más elevada, siendo la densidad en abril de 2528 huevos/m².

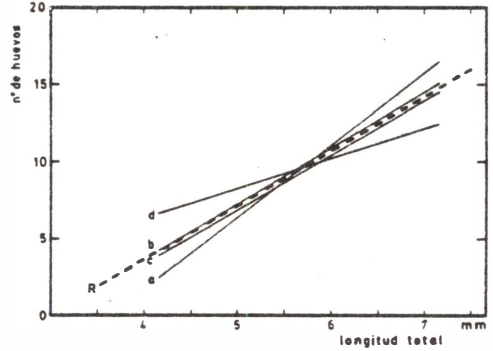


Fig. 13. Regresión entre el número de huevos y la longitud total de las hembras de H. nilssonii ovadas; globalmente (R), y trimestralmente (a: XII, I, II; b: III, IV, V; c: VI, VII, VIII; d: IX, X, XI).

R: $Y=4,17X-13,42$, $r=0,648$; a: $Y=4,79X-17,46$, $r=0,634$; b: $Y=3,64X-10,95$, $r=0,620$; c: $Y=3,56X-10,82$, $r=0,548$; d: $Y=1,93X-1,33$, $r=0,274$.

Fig. 13. Regression between eggs number and whole length of ovate females of H. nilssonii; overall (R), and quarterly (a: XII, I, II; b: III, IV, V; c: VI, VII, VIII; d: IX, X, XI).

R: $Y=4,17X-13,42$, $r=0,648$; a: $Y=4,79X-17,46$, $r=0,634$; b: $Y=3,64X-10,95$, $r=0,620$; c: $Y=3,56X-10,82$, $r=0,548$; d: $Y=1,93X-1,33$, $r=0,274$.

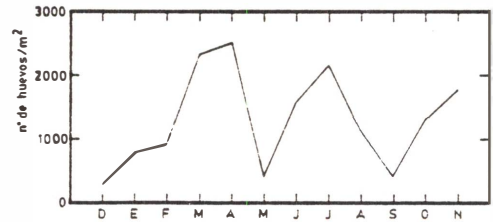


Fig. 14. Variación anual del número de huevos de H. nilssonii.

Fig. 14. Annual variation of eggs number of H. nilssonii.

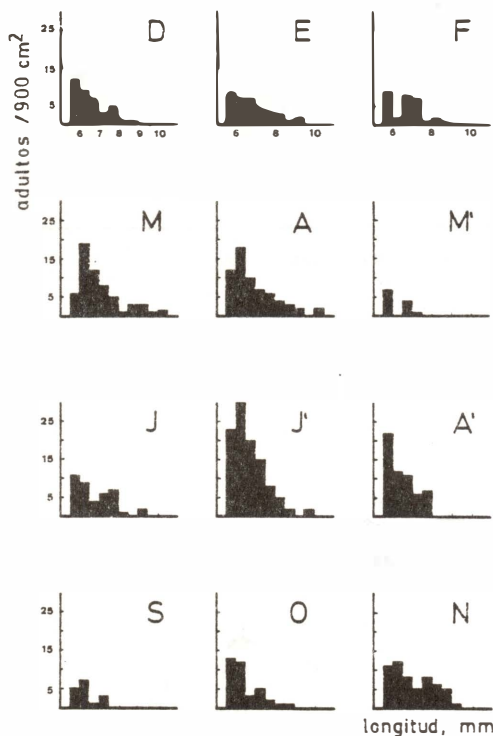


Fig. 15. Variación anual de la distribución de las tallas de los individuos adultos de *H. nilssonii*.

Fig. 15. Annual variation of sizes distribution of adult individuals of *H. nilssonii*.

entre las diferentes clases. La reproducción continua de esta especie motiva la aparición de juveniles durante todo el año, lo que impide la determinación clara de épocas de puesta preferenciales.

A pesar de la dificultad mencionada anteriormente, se sobreimpone a las distribuciones obtenidas la distribución teórica que se ajusta a las mismas de forma intuitiva, que se utiliza como un intento para la determinación de cohortes producidas en el ciclo anual (fig. 16). Es posible definir de esta

forma 11 cohortes en el año (tabla IV), reflejo de la puesta continuada, y que sirven de indicadores de la dinámica de la especie.

DISCUSIÓN

H. nilssonii parece distribuirse al azar en el horizonte de *Pelvetia*, puesto que las diferencias de densidad encontradas entre las dos muestras recogidas mensualmente es muy escasa, salvo en diciembre, en que los valores son netamente discordantes.

La densidad de *H. nilssonii* es semejante en las diferentes épocas del año,

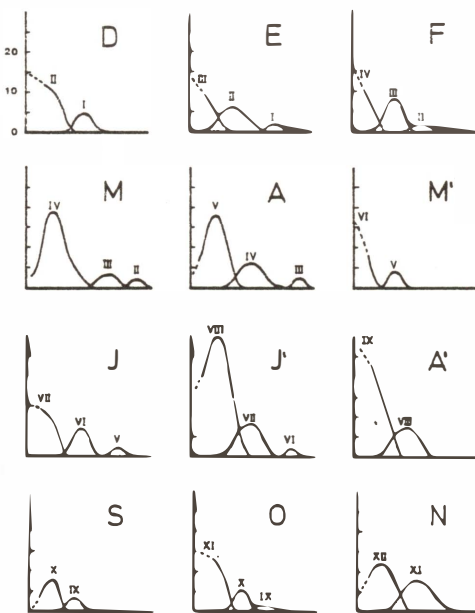


Fig. 16. Interpretación esquemática de las generaciones de *H. nilssonii*, obtenidas a partir de la fig. 15.

Fig. 16. Schematic interpretation of generations of *H. nilssonii* obtained from fig. 15.

Tabla IV - Evolución de las densidades (n° de individuos/1800 cm^2) de las cohortes de H. nilssonii encontradas en Bañugues. | |, densidad de embriones; (), densidad de juveniles; ☆, época en que la generación engloba con seguridad a gran número de juveniles (▲); *, época en que la generación engloba un número reducido de juveniles (↓).

Table IV - Densities evolution (individuals number/1800 cm^2) of the cohorts of H. nilssonii found in Bañugues. | |, embryos density; (), young density; ☆, period in which a big number of young are included with certainty in the generation (▲); *, period in which a small number of young are included in the generation (↓).

	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
I	9	3										
II	29☆ ▲	21	4	2								
III	(176)	14☆ ▲	16	8	2							
IV	52	(99)	10☆ ▲	50* ↓	19							
V		140	(70)	(186)	43* ↓	5	2					
VI			161	418	(90)	7 ▲	16	2				
VII					455	(36)	22☆ ▲	20				
VIII						70	(50)	83* ↓	15			
IX							280	(178)	43☆ ▲	3	2	
X							592	(719)	13* ↓	8		
XI								204	(37)	27☆ ▲	25	
XII=I									75	(96)	31* ↓	
XIII=II										234	(146)	
XIV=III												325

excepto en el mes de agosto, en que se produce un crecimiento explosivo. Estos resultados son similares a los obtenidos por MOORE (1977) en Escocia, aunque las desviaciones respecto a la media que observa este autor en determinados meses del año se producen en general como pérdidas de densidad de la especie.

El fuerte aumento de densidad de H. nilssonii en el horizonte de Fucus spiralis, que se produce en el mismo mes que en el de Pelvetia (fig. 5), contradice la opinión de MOORE (1977) sobre el significado que tendrían los diferentes horizontes de fucáceas como reguladores de la densidad total de H. nilssonii.

El tipo de sustrato, la diferente estructura y estratificación de la costa en ambas localidades y otros factores ambientales pueden ser los causantes de este comportamiento diferente.

Las diferencias en la composición algológica de las localidades puede explicar la segregación observada por MOORE (1977) entre juveniles y adultos de H. nilssonii, hecho no observado en Asturias.

La biomasa de Pelvetia puede desempeñar cierto papel regulador de la densidad de H. nilssonii, puesto que ésta, expresada en función del peso del alga (fig. 6), es menos variable que si se

expresa por unidad de superficie (fig. 5); sin embargo, las variaciones geográficas de densidad y la diferente estructura del ciclo anual de biomasa de *Pelvetia* y del de densidad de *Hyale*, sugieren que la biomasa del alga no es el principal factor regulador. Tal vez se relacionen ambas magnitudes a través de la cantidad de embriones de *P. canaliculata* o de *Fucus spiralis*, puesto que en cultivo *H. nilssoni* se alimentaba de embriones de *F. spiralis* (MOORE, 1977).

La población de *H. nilssoni* en Bañugues manifiesta, por los datos expuestos, una estructura poblacional en constante expansión, con dominancia de los elementos juveniles durante todo el año; la interpretación de la dinámica de la especie (tabla IV), muestra una elevada mortalidad (fig. 17), con una duración máxima de vida de 8 o 9 meses.

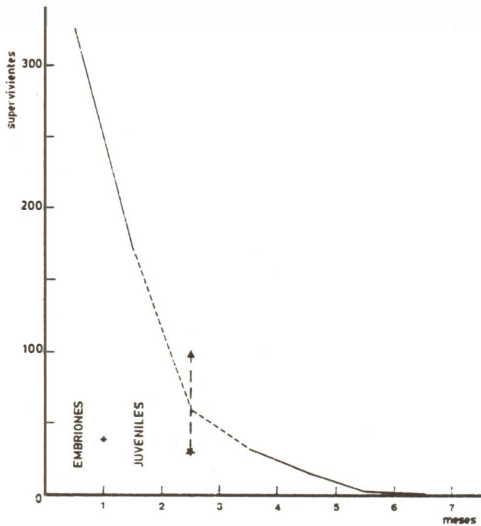


Fig. 17. Curva de supervivencia de la cohorte III, obtenida a partir de la tabla IV; ---, valores estimados.

Fig. 17. Survival curve of the cohort III, obtained from tabla IV; ---, estimated values.

Estos valores contradicen en gran medida la opinión de MOORE (1977) sobre la estabilidad de la población de esta especie, de la que se pueden derivar corolarios sobre la estabilidad de sistemas sencillos. Se manifiesta una contradicción entre la dinámica del macrofito dominante, *P. canaliculata*, y la de la especie animal más numerosa en este horizonte, *P. canaliculata* manifiesta a lo largo del ciclo anual una gran estabilidad, indicada por su bajo P:B con respecto a otros horizontes (NIELL, 1977; ANADÓN, 1979), lo que indica una baja producción relativa, posiblemente como adaptación a un medio desfavorable.

La reducida variabilidad de la densidad de *H. nilssoni* podría reflejar esta tendencia (MOORE, 1977); sin embargo, la elevada capacidad reproductora, la alta mortalidad y el rápido ciclo de esta especie reflejan una dinámica totalmente opuesta.

La estabilidad creciente hacia zonas con condiciones ambientales duras pero predecible, fundamentalmente en el intermareal, sugerida por LEWIS (1977), no podría sustentarse con *H. nilssoni*; la rapidez del ciclo de esta especie es opuesta a la duración de la vida de las especies que viven en estos sistemas, que actuarían como elementos reguladores de la variabilidad (LEWIS, 1964; PAINE, 1974). Las especies de ciclo corto desempeñan un papel muy activo en la dinámica del sistema, aunque siguiendo una estrategia diferente; el flujo energético que circularía por estas especies sería elevado en comparación a las de ciclo largo. De todas formas, la importancia de los consumidores

en este horizonte en Bañugues es muy pequeña (tabla III), y la regulación del sistema tiene que discurrir por otros circuitos.

Las condiciones climáticas y las relaciones biológicas serían las regula-

doras de la densidad de H. nilssoni; períodos cortos de desajuste provocarían los aumentos (fig. 5) o disminuciones bruscas (MOORE, 1977) que se producen en el ciclo.

SUMMARY

DYNAMICS OF *Hyale nilssoni* (RATHKE) (AMPHIPODA, TALITRIDAE) IN THE *Pelvetia canaliculata* BELT IN BAÑUGUES (ASTURIAS, SPAIN)

Population dynamics of Hyale nilssoni, which is the most abundant animal species throughout the annual cycle in the Pelvetia horizon, is studied. Some population parameters are analysed, being connected with the P. cana-

liculata cycle. H. nilssoni is a species with a high renewal rate, which can keep a more or less balanced density throughout the annual cycle, but with imbalanced periods. Ideas about single systems stability are discussed.

BIBLIOGRAFÍA

- ANADÓN, R., 1979. La vegetación del litoral rocoso asturiano: aspectos ecológicos de la distribución de las especies. Fundación J. March, Ser. Univ., 86:15-23.
- BRATTEGARD, T., 1963. Crustaceans sheltering under shells of Nucella. Sarsia, 11:1-3.
- CHEVREUX, E. & FAGE, L., 1925. Faune de France, 9: Amphipodes. Lechevalier. Paris.
- FERNÁNDEZ, C., 1980. Estudios estructurales y dinámica del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la región de Cabo Peñas, con especial atención a la biología de Saccorhiza polyschides (Le Jol.) Batt. Tesis doctoral. Univ. Oviedo.
- FLOR, G., 1978. Depósitos arenosos de las playas del litoral de la región de Cabo Peñas. Tesis doctoral. Univ. Oviedo.
- GIBB, D.C., 1938. The marine algal communities of Castletown Bay, Isle of Man. J. Ecol., 26:96-117.
- LEWIS, J.R., 1977. The role of physical and biological factors in the distribution and stability of rocky shore communities. In: Biology of Benthic Organisms (KEEGAN, B.F., CEIDIGH, P.O. & BOADEN, P.J.S., Eds.): 417-424. Pergamon Press. Oxford.
- MIRANDA, F., 1931. Sobre las algas y cianofíceas del Cantábrico, especialmente de Gijón. Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat., Ser. Bot., 25:1-116.
- MOORE, P.G., 1977. Organization in Simple Communities: Observations on The Natural History of Hyale nilssoni (Amphipoda) in High Littoral Seaweeds. In: Biology of Benthic Organisms (KEEGAN, B.F., CEIDIGH, P. O. & BOADEN, P.J.S., Eds.): 443-453. Pergamon Press. Oxford.
- NIELL, F.X., 1976. Estudios sobre la estructura, dinámica y producción del fitobentos intermareal (facies rocosa) de la Ría de Vigo. Tesis doctoral. Univ. Barcelona.
- NIELL, F.X., 1977. Rocky intertidal benthic systems in temperate seas: A synthesis of their functional performances. Helgol. Wiss. Meeresunters., 30:315-332.
- PAINE, R.T., 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. Oecologia, 15:93-120.
- TRUE-SCHLENZ, R., 1965. Données sur les peuplements à petites Phanérogames marines (Zostera nana Roth. et Cymodocea nodosa (Asc.) comparés à ceux des habitats voisins dépourvus de végétation (Côtes de Provence). Rec. Trav. St. Mar. End., 39-55: 97-125.