

|         |         |         |  |                |
|---------|---------|---------|--|----------------|
| VIERAEA | Vol. 33 | 323-333 | Santa Cruz de Tenerife, diciembre 2005 | ISSN 0210-945X |
|---------|---------|---------|--|----------------|

## **Comunidades de algas esciáfilas en charcos eulitorales (La Palma, islas Canarias)**

CARLOS SANGIL, MARTA SANSÓN & JULIO AFONSO-CARRILLO

*Departamento de Biología Vegetal (Botánica),  
Universidad de La Laguna.*

*La Laguna E-38071, islas Canarias. casangil@eresmas.com*

SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2005). Sciaphilous algae communities in eulittoral pools (La Palma, Canary Islands). *VIERAEA* 33: 323-333.

**ABSTRACT:** The floristic composition of scarcely illuminated habitats of upper, middle and lower eulittoral pools containing permanent vegetation is described from four localities at the east and northeast of La Palma. There were identified 107 species, mostly (78%) Rhodophyta. 39 were common to the three levels, whereas 15 were exclusive from the upper eulittoral, 12 from the middle eulittoral and 17 from the lower eulittoral, most of them with low mean cover values. The identified species belong to seven functional groups, with filamentous, corticated macrophytes and articulated species showed relatively high frequencies in the three levels. Total mean cover increased significantly from upper eulittoral to lower eulittoral. Both species composition and functional groups allowed to distinguish two different types of sciaphilous communities in eulittoral pools: one restricted to upper eulittoral and other common to middle and lower eulittoral.

**Key words:** Marine algae, eulittoral pools, sciaphilous species, Canary Islands, zonation.

**RESUMEN:** Se describe la composición florística de ambientes escasamente iluminados en charcos del eulitoral superior, medio e inferior con vegetación permanente, en cuatro localidades del este y nordeste de La Palma. Se identificaron 107 especies, la mayoría (78%) Rhodophyta. De ellas, 39 fueron comunes a los tres niveles, mientras que 15 fueron exclusivas del eulitoral superior, 12 del eulitoral medio y 17 del eulitoral inferior, presentando la mayoría valores medios de coberturas bajas. Las especies identificadas pertenecen a siete grupos funcionales, de los que las filamentosas, los macrófitos corticados y las articuladas presentaron frecuencias relativamente altas en los tres niveles. La cobertura media total aumentó significativamente desde el eulitoral superior al eulitoral inferior. Tanto la composición de especies como los grupos funcionales permitieron distinguir dos tipos de comunidades diferentes en los ambientes poco iluminados de los charcos: una restringida al eulitoral superior y otra que es común al eulitoral medio e inferior. Palabras clave: Algas marinas, charcos, especies esciáfilas, islas Canarias, zonación.

## INTRODUCCIÓN

Los charcos que se forman en el litoral al descender la marea son ambientes singulares no sometidos al estrés de la emersión, y permiten el desarrollo de una abundante vegetación. Sin embargo, los charcos son afectados por numerosas variables (Norton, 1985; Lünning, 1990; Lobban & Harrison, 1994). La temperatura y la salinidad del agua son generalmente los factores ambientales que condicionan el desarrollo de las algas que ocupan estos hábitats. Ambos parámetros se incrementan con la altura en la que está situado el charco con respecto al nivel de bajamar, o lo que es lo mismo, el tiempo que permanece el charco aislado del mar abierto. Los charcos situados en los niveles superiores del eulitoral presentan valores extremos, mientras que los charcos de los niveles inferiores exhiben condiciones de temperatura y salinidad similares a las del mar abierto (Gustavsson, 1972; Femino & Mathieson, 1980; Sze, 1980, 1982; Dethier, 1982, 1984; Underwood & Jernakoff, 1984; Hugget & Griffiths, 1986; Wolfe & Harlini, 1988; Kooistra *et al.*, 1989). La altura en la que está el charco también condiciona otros factores como la exposición al oleaje, la presión de los herbívoros o el pH del agua (Lubchenco, 1982; Norton, 1985; Chapman, 1990; Lünning, 1990, Lobban & Harrison, 1994). Resultado de la combinación de estas variables es una variación en la composición de las comunidades algales que permite distinguir en los charcos patrones de distribución vertical (zonación) como ocurre en los ambientes litorales sometidos a un régimen de emersiones periódicas.

La riqueza y la diversidad florística de los charcos de las costas de las islas Canarias han sido destacadas en diversos trabajos (Gil-Rodríguez & Wildpret, 1980; Gil-Rodríguez *et al.*, 1991; Sansón *et al.*, 2001), y en numerosos estudios se han documentado las especies que dominan en esos ambientes (Afonso-Carrillo *et al.*, 1979; Afonso-Carrillo, 1980; Gil-Rodríguez & Wildpret, 1980; López-Hernández & Gil-Rodríguez, 1982; Gil-Rodríguez *et al.*, 1991; Elejabeitia & Afonso-Carrillo, 1994; Pinedo & Afonso-Carrillo, 1994; Guadalupe *et al.*, 1995; Sangil *et al.*, 2004). En algunos de estos estudios (Elejabeitia & Afonso-Carrillo, 1994; Pinedo & Afonso-Carrillo, 1994; González-Ruiz *et al.*, 1995) se ha hecho referencia a la existencia dentro de los charcos de ambientes protegidos de la luz en los que se asentaban comunidades esciáfilas, pero hasta el presente, ni la composición florística ni la distribución vertical (zonación) de estas comunidades ha sido examinada. El presente trabajo tiene como objetivo conocer la composición florística de los ambientes escasamente iluminados de charcos con vegetación permanente del eulitoral y determinar si hay variación en estas comunidades en diferentes niveles del litoral, siendo posible establecer un patrón de zonación.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los muestreos se desarrollaron entre diciembre de 2000 y junio de 2001 en cuatro localidades situadas en el este y nordeste de la isla de La Palma: La Fajana, Punta Cumplida, Puerto Trigo y Los Cancajos caracterizadas por presentar pequeñas plataformas rocosas litorales expuestas al oleaje. En cada una de estas localidades se tomaron muestras en charcos situados en los distintos niveles del eulitoral (Lewis, 1964). Los charcos del eulitoral superior fueron identificados por presentar poblaciones de *Cystoseira humilis*

Kützing, los del eulitoral medio por el desarrollo de comunidades cespitosas y los del eulitoral inferior por presentar los elementos dominantes en los primeros metros del sublitoral, como *Cystoseira abies-marina* (Gmelin) C. Agardh, *Gelidium arbuscula* Børgesen o *G. canariense* (Grunow) Haroun, Gil-Rodríguez, Prud'homme van Reine & Díaz de Castro. En total se recolectaron muestras en 10 charcos del eulitoral superior, 9 del eulitoral medio, y 12 del eulitoral inferior.

En cada uno de los charcos se raspó una superficie de 100 cm<sup>2</sup> situada en las paredes orientadas al norte que no recibían la incidencia directa de la luz. Las muestras fueron introducidas en bolsas plásticas y fijadas en formalina al 4% en agua de mar. Las coralináceas costrosas, cianofíceas y pequeños epífitos no fueron considerados en este estudio. Las especies fueron identificadas siguiendo a Afonso-Carrillo & Sansón (1999).

Para cada especie, se calculó su frecuencia en los charcos de los tres niveles estudiados, así como su cobertura empleando el método de proyección horizontal y expresando los valores en porcentaje (Boudouresque, 1971). La cobertura total fue calculada mediante la suma de los porcentajes de cada una de las especies presentes en cada nivel. Las especies de macroalgas fueron clasificadas en grupos funcionales de acuerdo con Steneck & Dethier (1994).

Para cada una de las muestras se calculó la diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) (Shannon & Weaver, 1949) y la equitabilidad de Pielou ( $J$ ) (Pielou, 1969). Las diferencias en los porcentajes de cobertura de los distintos grupos funcionales en los tres niveles del eulitoral, fueron comprobadas mediante el análisis de la varianza de una vía. Para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad, los datos fueron transformados en  $\ln(x+1)$  (Sokal & Rohlf 1981). Diferencias entre medias de los distintos niveles se establecieron con el test SNK (Student-Newman-Keuls) (Underwood, 1997). El análisis de una vía de similaridad (ANOSIM) fue utilizado para comprobar las diferencias entre los distintos niveles del eulitoral, tanto para el conjunto de las especies como para los distintos grupos funcionales (Clarke & Green, 1988). Los porcentajes de similaridad (SIMPER) han sido utilizados para comprobar en qué medida las especies y grupos funcionales contribuyen a las diferencias entre pares de niveles (Clarke, 1993).

## RESULTADOS

En las paredes escasamente iluminadas de los charcos examinados en este estudio fueron identificadas 107 especies de macroalgas (78 Rhodophyta, 12 Phaeophyta y 17 Chlorophyta) (Tabla 1). En los charcos del nivel superior 63 especies (45 Rhodophyta, 6 Phaeophyta y 12 Chlorophyta); en el eulitoral medio 69 especies (48 Rhodophyta, 9 Phaeophyta y 12 Chlorophyta); y en eulitoral inferior 77 especies (57 Rhodophyta, 8 Phaeophyta y 12 Chlorophyta). Entre las especies identificadas, 39 (36,4%) estuvieron presentes en todos los niveles del eulitoral, 3 (2,8%) se reconocieron en los niveles superior y medio y 15 (14%) en los niveles medio e inferior. 15 especies (14%) resultaron exclusivas del nivel superior, 12 (11,2%) del nivel medio y 17 (15,9%) del nivel inferior. Finalmente, 6 especies no fueron identificadas en el nivel medio. No se encontraron diferencias significativas en el número medio de especies entre los tres niveles: eulitoral superior ( $20,3 \pm 5,69$  especies), eulitoral medio ( $15,37 \pm 8,38$  especies) y eulitoral inferior ( $17,08 \pm 8,45$  especies).

**Tabla 1.** Grupo funcional (ar: articulada; co: costra; fc: foliosa corticada; fi: filamentosa; fo: foliosa; mc: macrófito corticado; mcr: macrófito correoso), cobertura media (M), desviación estándar (SD) y frecuencia (Fr) de las especies identificadas.

| ESPECIES  | Grupo funcional | Eulitoral superior |        |     | Eulitoral medio |        |      | Eulitoral inferior |        |      |
|---|-----------------|--------------------|--------|-----|-----------------|--------|------|--------------------|--------|------|
|   |                 | M                  | SD     | Fr  | M               | SD     | Fr   | M                  | SD     | Fr   |
| <b>Rhodophyta</b>   |                 |                    |        |     |                 |        |      |                    |        |      |
| <i>Acrosorium venulosum</i> (Zanardini) Kylin                     | fo              | --                 | --     | --  | 0,080           | 0,158  | 0,22 | 0,341              | 0,876  | 0,25 |
| <i>Aglaothamnion cordatum</i> (Børgesen) Feldmann-Mazoyer         | fi              | 0,002              | 0,004  | 0,1 | 0,140           | 0,397  | 0,33 | 1,600              | 4,49   | 0,33 |
| <i>Amphiroa</i> spp.  | ar              | 0,015              | 0,047  | 0,1 | 0,355           | 0,993  | 0,22 | 0,458              | 1,437  | 0,16 |
| <i>Anotrichium furcellatum</i> (J. Agardh) Baldoek                | fi              | 0,011              | 0,031  | 0,2 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli                       | fi              | 0,181              | 0,304  | 0,6 | 0,001           | 0,003  | 0,11 | 0,014              | 0,033  | 0,16 |
| <i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh                  | fo              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,170              | 0,518  | 0,16 |
| <i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan                  | fi              | 0,023              | 0,04   | 0,5 | 0,013           | 0,032  | 0,33 | 0,009              | 0,028  | 0,16 |
| <i>Børgesenella fruticulosa</i> (Wulfen) Feldmann                 | fi              | 0,19               | 0,061  | 0,1 | 0,056           | 0,0166 | 0,11 | 0,012              | 0,043  | 0,08 |
| <i>Botryocladia botryoides</i> (Wulfen) Feldmann                  | mc              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 1,633              | 2,991  | 0,25 |
| <i>Botryocladia canariensis</i> Afonso-Carrillo et Sobrino        | mc              | --                 | --     | --  | 0,100           | 0,316  | 0,11 | 0,071              | 0,152  | 0,33 |
| <i>Botryocladia chifasana</i> (Meneghini) Kylin                   | mc              | --                 | --     | --  | 0,056           | 0,170  | 0,11 | 0,016              | 0,057  | 0,08 |
| <i>Callithamnion corymbosum</i> (Smith) Lyngbye                   | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,0008             | 0,002  | 0,08 |
| <i>Caulacanthus ustulatus</i> (Mertens) Kützing                   | mc              | 0,023              | 0,049  | 0,2 | 0,044           | 0,115  | 0,22 | 0,0417             | 0,116  | 0,16 |
| <i>Centroceras elvolutum</i> (C. Agardh) Montagne                 | fi              | 0,060              | 0,110  | 0,4 | 0,001           | 0,003  | 0,11 | 0,0008             | 0,002  | 0,08 |
| <i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau                        | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,0208             | 0,072  | 0,08 |
| <i>Ceramium codii</i> (Richards) Mazoyer                          | fi              | --                 | --     | --  | 0,011           | 0,033  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Ceramium diaplanum</i> (Lightfoot) Roth                        | fi              | 0,026              | 0,041  | 0,4 | 0,001           | 0,003  | 0,11 | 0,008              | 0,028  | 0,08 |
| <i>Ceramium echinotum</i> J. Agardh                               | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,0008             | 0,002  | 0,08 |
| <i>Ceramium flaccidum</i> (Kützing) Ardissonne                    | fi              | 0,010              | 0,031  | 0,1 | --              | --     | --   | 0,0175             | 0,0386 | 0,25 |
| <i>Cottoniella filamentosa</i> (Howe) Børgesen                    | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,0008             | 0,002  | 0,08 |
| <i>Corallina elongata</i> Ellis et Solander                       | ar              | 0,155              | 0,212  | 0,5 | 9,183           | 17,418 | 0,44 | 2,2083             | 7,19   | 0,16 |
| <i>Champia parvula</i> (C. Agardh) J. Agardh                      | mc              | --                 | --     | --  | 0,363           | 1,027  | 0,22 | --                 | --     | --   |
| <i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq                 | mc              | 0,699              | 1,793  | 0,5 | 0,011           | 0,033  | 0,11 | 0,320              | 1,025  | 0,25 |
| <i>Chondria coerulescens</i> (J. Agardh) Falkenberg               | mc              | 0,100              | 0,316  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh                   | mc              | --                 | --     | --  | 0,277           | 0,833  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Chondrophycus corallopsis</i> (Montagne) Nam                   | mc              | 0,736              | 2,190  | 0,2 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Chondrophycus perforata</i> (Bory) Nam                         | mc              | 0,045              | 0,142  | 0,1 | --              | --     | --   | 0,387              | 0,769  | 0,25 |
| <i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh                   | fi              | --                 | --     | --  | 0,011           | 0,033  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Drachiella minuta</i> (Kyllin) Maggs et Hommersand             | fo              | 0,034              | 0,107  | 0,1 | 0,722           | 1,598  | 0,33 | 0,310              | 0,620  | 0,33 |
| <i>Dasya ocellata</i> (Gratoloup) Harvey in Hooker                | fi              | --                 | --     | --  | 0,003           | 0,010  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Dasya rigidula</i> (Kützing) Ardissonne                        | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,033              | 0,080  | 0,16 |
| <i>Dipterosiphonia rigens</i> (Schousboe) Falkenberg              | fi              | 0,011              | 0,314  | 0,2 | 0,055           | 0,133  | 0,22 | 0,008              | 0,028  | 0,08 |
| <i>Gelidiella</i> sp.   | mc              | 4,870              | 7,351  | 0,5 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Gelidiopsis intricata</i> (C. Agardh) Vickers                  | mc              | 1,480              | 1,567  | 0,8 | 1,234           | 2,47   | 0,66 | 0,53               | 0,945  | 0,5  |
| <i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis                    | mc              | 0,177              | 0,225  | 0,7 | 0,098           | 0,204  | 0,44 | 0,32               | 0,591  | 0,58 |
| <i>Gelidiella tiniferensis</i> Seoane-Camba                       | mc              | --                 | --     | --  | 0,033           | 0,100  | 0,11 | 0,033              | 0,088  | 0,16 |
| <i>Gloiocladia atlantica</i> (Searles) Norris                     | mc              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,112              | 0,259  | 0,25 |
| <i>Gratoloupa</i> sp.   | mc              | 5,605              | 17,724 | 0,1 | 2,520           | 6,044  | 0,22 | 6,272              | 15,848 | 0,16 |
| <i>Griffithsia phyllamphora</i> J. Agardh                         | fi              | 1,018              | 1,139  | 0,9 | 0,033           | 0,707  | 0,22 | 0,827              | 1,979  | 0,66 |
| <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh                 | mc              | 0,050              | 0,158  | 0,1 | --              | --     | --   | 0,117              | 0,304  | 0,16 |
| <i>Gymnothamnion elegans</i> (C. Agardh) J. Agardh                | fi              | 0,130              | 0,03   | 0,4 | 0,012           | 0,033  | 0,22 | 0,739              | 2,460  | 0,5  |
| <i>Haliptilon virgatum</i> (Zanardini) Garbary et Johansen        | ar              | 0,040              | 0,126  | 0,1 | 0,011           | 0,033  | 0,11 | 0,108              | 0,289  | 0,25 |
| <i>Haraldia lenormandii</i> (Derbès et Solier) Feldmann           | fo              | --                 | --     | --  | 0,174           | 0,523  | 0,11 | 2,49               | 8,500  | 0,25 |
| <i>Herposiphonia secunda</i> (Zanardini) Ambronn                  | fi              | 0,011              | 0,031  | 0,2 | 0,05            | 0,086  | 0,33 | 0,0175             | 0,038  | 0,25 |
| <i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) Wynne                 | fi              | 0,117              | 0,212  | 0,7 | 0,001           | 0,003  | 0,11 | 1,613              | 3,778  | 0,58 |
| <i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing                        | mc              | 0,130              | 0,198  | 0,4 | 0,006           | 0,20   | 0,11 | 0,016              | 0,057  | 0,16 |
| <i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins et Harvey  | fo              | 0,865              | 1,05   | 0,5 | 0,0878          | 0,155  | 0,44 | 0,479              | 1,037  | 0,33 |
| <i>Itonoa marginifera</i> (J. Agardh) Masuda et Guiry             | mc              | --                 | --     | --  | 0,178           | 0,233  | 0,22 | 0,291              | 1,012  | 0,08 |
| <i>Jania adhaerens</i> Lamouroux                                  | ar              | 0,748              | 1,256  | 0,9 | 0,044           | 0,052  | 0,44 | 0,642              | 1,468  | 0,91 |
| <i>Jania pumila</i> Lamouroux                                     | ar              | --                 | --     | --  | 0,011           | 0,033  | 0,11 | --                 | --     | 0,08 |
| <i>Laurencia tenera</i> Tseng                                     | mc              | --                 | --     | --  | 0,036           | 0,110  | 0,11 | 0,041              | 0,144  | 0,08 |
| <i>Meridithia microphylla</i> (J. Agardh) J. Agardh               | mc              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 3,504              | 12,138 | 0,08 |
| <i>Nemastoma canariensis</i> (Kützing) J. Agardh                  | mc              | 0,081              | 0,256  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Osmunda truncata</i> (Kützing) Nam et Maggs                    | mc              | 1,099              | 2,376  | 0,2 | --              | --     | --   | 0,079              | 0,244  | 0,16 |
| <i>Ophiodocladus simpliciusculus</i> (P. et H. Crouan) Falkenberg | fi              | 0,010              | 0,031  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Peyssonnelia polymorpha</i> (Zanardini) Schmitz in Falkenberg  | co              | --                 | --     | --  | 7,055           | 12,324 | 0,33 | 3,750              | 12,990 | 0,08 |
| <i>Peyssonnelia harveyana</i> J. Agardh                           | co              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 1,333              | 4,618  | 0,08 |
| <i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh                    | co              | 0,070              | 0,221  | 0,1 | 10              | 30     | 0,11 | 5,566              | 13,270 | 0,25 |
| <i>Peyssonnelia</i> sp.   | co              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 5,604              | 14,277 | 0,16 |
| <i>Placomium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon                   | mc              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 1                  | 3,464  | 0,08 |
| <i>Polysiphonia ceramiiformis</i> P. et H. Crouan                 | fi              | 0,010              | 0,021  | 0,2 | 0,011           | 0,033  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Harvey                     | fi              | 0,015              | 0,047  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Polysiphonia funebris</i> J. Agardh                            | fi              | 0,010              | 0,0316 | 0,1 | --              | --     | --   | 0,020              | 0,072  | 0,08 |
| <i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey                             | fi              | --                 | --     | --  | 0,011           | 0,033  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Polysiphonia sertularioides</i> (Gratoloup) J. Agardh          | fi              | 0,010              | 0,031  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Polysiphonia subulifera</i> (C. Agardh) Harvey                 | fi              | 0,080              | 0,252  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Pterocladella capillacea</i> (Gmelin) Santelices et Hommersand | mc              | 0,047              | 0,148  | 0,1 | 2,041           | 6,125  | 0,11 | 1,733              | 6,004  | 0,08 |
| <i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss             | fo              | 0,151              | 0,290  | 0,4 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| Rodimental no identificada  | mc              | 3,334              | 4,585  | 0,6 | 0,650           | 1,950  | 0,11 | 2,476              | 8,417  | 0,16 |
| <i>Rhodymenia holmesii</i> Ardissonne                             | mc              | --                 | --     | --  | 0,056           | 0,170  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Rhodymenia pseudopalmeta</i> (Lamouroux) Silva                 | mc              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 1,339              | 2,094  | 0,5  |

| ESPECIES   | Grupo funcional | Eulitoral superior |        |     | Eulitoral medio |        |      | Eulitoral inferior |        |      |
|--|-----------------|--------------------|--------|-----|-----------------|--------|------|--------------------|--------|------|
|  |                 | M                  | SD     | Fr  | M               | SD     | Fr   | M                  | SD     | Fr   |
| <i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey                      | fi              | 0,149              | 0,262  | 0,6 | 0,013           | 0,0331 | 0,22 | 0,008              | 0,028  | 0,08 |
| <i>Tiffaniella gorgonea</i> (Montagne) Doty et Meñez             | fi              | --                 | --     | --  | 0,001           | 0,003  | 0,11 | 0,0008             | 0,002  | 0,08 |
| <i>Veleroa complanata</i> Afonso-Carrillo et Rojas-González      | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 1,375              | 4,763  | 0,08 |
| <i>Womersleyella setacea</i> (Hollenberg) Norris                 | fi              | 1,585              | 4,645  | 0,7 | 0,122           | 0,033  | 0,22 | 0,010              | 0,0282 | 0,25 |
| <i>Wrangella argus</i> (Montagne) Montagne                       | fi              | --                 | --     | --  | 0,004           | 0,0133 | 0,11 | 0,008              | 0,0288 | 0,08 |
| <i>Wrangella penicillata</i> (C. Agardh) C. Agardh               | fi              | --                 | --     | --  | 0,002           | 0,006  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Wudermannia miniata</i> (Sprengel) Feldmann et Hamel          | mc              | 0,48               | 1,517  | 0,3 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <b>Phaeophyta</b>  |                 |                    |        |     |                 |        |      |                    |        |      |
| <i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derbès et Solier                | mc              | --                 | --     | --  | 0,011           | 0,033  | 0,11 | 0,02               | 0,0721 | 0,08 |
| <i>Cystoseira foeniculacea</i> (Linnaeus) Greville               | mcr             | --                 | --     | --  | 0,444           | 1,333  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Dictyota liturata</i> J. Agardh                               | fc              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 1,391              | 4,82   | 0,08 |
| <i>Dictyota pulchella</i> Hörmig et Schnetter                    | fc              | 0,028              | 0,088  | 0,1 | 1,333           | 3,041  | 0,22 | 1,329              | 4,098  | 0,16 |
| <i>Kuckuckia spinosa</i> (Kützting) Kuckuck                      | fi              | 0,001              | 0,003  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Oliveira                  | fc              | 2,398              | 3,720  | 0,4 | 9,008           | 20,851 | 0,55 | 12,49              | 26,924 | 0,58 |
| <i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy in Taylor                | fc              | --                 | --     | --  | 0,0667          | 0,200  | 0,11 | 0,050              | 0,173  | 0,08 |
| <i>Sargassum</i> sp.   | mcr             | --                 | --     | --  | 0,160           | 0,480  | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh                      | fi              | 0,135              | 0,081  | 0,9 | 0,078           | 0,198  | 0,33 | 0,080              | 0,179  | 0,33 |
| <i>Styposacolon scoparium</i> (Linnaeus) Kützting                | mc              | 0,050              | 0,158  | 0,1 | --              | --     | --   | 0,250              | 0,621  | 0,16 |
| <i>Zygodium zonale</i> (Lamouroux) Papenfuss                     | fc              | --                 | --     | --  | 4               | 12     | 0,11 | --                 | --     | --   |
| <i>Zonaria tournefortii</i> (Lamouroux) Montagne                 | fc              | 3,974              | 6,511  | 0,4 | 7,357           | 11,819 | 0,33 | 29,050             | 53,170 | 0,33 |
| <b>Chlorophyta</b>   |                 |                    |        |     |                 |        |      |                    |        |      |
| <i>Anadyomene saldanhae</i> Joly et Olivera                      | fo              | 0,012              | 0,031  | 0,3 | 1,911           | 5,368  | 0,22 | 0,228              | 0,546  | 0,33 |
| <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh                       | fo              | 0,030              | 0,042  | 0,4 | 0,022           | 0,066  | 0,11 | 0,048              | 0,075  | 0,33 |
| <i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützting                     | fi              | 0,030              | 0,094  | 0,1 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Chaetomorpha pachynema</i> (Montagne) Montagne                | fi              | 0,034              | 0,052  | 0,5 | 0,152           | 0,315  | 0,33 | 0,120              | 0,287  | 0,33 |
| <i>Cladophora albida</i> (Hudson) Kützting                       | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,320              | 0,734  | 0,25 |
| <i>Cladophora coelothrix</i> Kützting                            | fi              | 0,477              | 1,109  | 0,2 | 1,433           | 3,973  | 0,22 | --                 | --     | --   |
| <i>Cladophora dalmatica</i> Kützting                             | fi              | 0,007              | 0,015  | 0,3 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Cladophora liebetruthii</i> Grunow                            | fi              | 0,920              | 2,217  | 0,6 | 0,428           | 0,897  | 0,22 | 0,112              | 0,345  | 0,16 |
| <i>Cladophora pellucida</i> (Hudson) Kützting                    | fi              | --                 | --     | --  | 0,087           | 0,263  | 0,11 | 0,079              | 0,133  | 0,33 |
| <i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützting                      | fi              | 0,040              | 0,658  | 0,3 | 0,091           | 0,209  | 0,22 | 0,354              | 0,833  | 0,25 |
| <i>Codium intertextum</i> Collins et Hervey                      | mc              | --                 | --     | --  | 6,666           | 20     | 0,11 | 2,003              | 5,229  | 0,16 |
| <i>Derbesia tenuissima</i> (Moris et De Notaris) P. et H. Crouan | mc              | 0,004              | 0,0069 | 0,3 | 0,027           | 0,056  | 0,22 | --                 | --     | --   |
| <i>Microdictyon calodictyon</i> (Montagne) Kützting              | fo              | --                 | --     | --  | 1,638           | 3,785  | 0,22 | 3,750              | 8,965  | 0,16 |
| <i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> (Zanardini) Borgesen        | fi              | --                 | --     | --  | --              | --     | --   | 0,019              | 0,057  | 0,25 |
| <i>Ulva muscoides</i> Clemente                                   | fo              | 0,002              | 0,004  | 0,2 | --              | --     | --   | --                 | --     | --   |
| <i>Ulva rigida</i> C. Agardh                                     | fo              | 0,040              | 0,126  | 0,1 | 0,055           | 0,166  | 0,11 | 0,201              | 0,538  | 0,16 |
| <i>Valonia utricularis</i> (Roth) C. Agardh                      | fi              | 0,059              | 0,156  | 0,1 | 6,744           | 19,953 | 0,22 | 0,105              | 0,262  | 0,16 |

Entre las especies con una elevada frecuencia en este tipo de ambiente en los tres niveles del eulitoral destacaron *Gelidiopsis intricata*, *Gelidium pusillum*, *Griffithsia phyllamphora*, *Gymnothamnion elegans*, *Heterosiphonia crispella*, *Hypoglossum hypoglossoides*, *Jania adhaerens*, *Lobophora variegata*, *Zonaria tournefortii* y *Chaetomorpha pachynema* (Tabla 1). Del resto de especies presentes en los tres niveles, *Anotrachium tenue*, *Asparagopsis taxiformis*, *Centroceras clavulatum*, *Chondracanthus acicularis*, *Corallina elongata*, *Hypnea spinella*, *Spyridia filamentosa*, *Womersleyella setacea*, *Sphacelaria cirrosa* y *Cladophora liebetruthii*, destacaron por sus altas frecuencias sólo en el nivel superior. Entre las especies exclusivas del eulitoral superior, *Gelidiella* sp., *Rhodophyllis divaricata*, *Wudermannia miniata* y *Cladophora dalmatica* fueron las más frecuentes. De las exclusivas del eulitoral medio, todas presentaron una frecuencia muy reducida, y entre aquellas del eulitoral inferior sólo *Rhodymenia pseudopalmata* fue relativamente frecuente (Tabla 1).

La mayor parte de las especies identificadas mostraron valores medios de cobertura muy bajos, superando el 1% sólo 7 especies del eulitoral superior, 11 del eulitoral medio y 20 del eulitoral inferior (Tabla 1). *Grateloupia* sp., *Lobophora variegata* y *Zonaria tournefortii* exhibieron valores medios relativamente altos en los tres niveles. Otras especies, como *Corallina elongata*, *Peyssonnelia polymorpha*, *Codium intertextum* y *Valonia utricularis*, mostraron coberturas medias superiores al 5% en el eulitoral medio, y *Peyssonnelia rubra* y *Peyssonnelia* sp. en el eulitoral inferior (Tabla 1).

**Tabla 2.** Cobertura media (M), desviación estándar (SD) y frecuencia (Fr) de los diferentes grupos funcionales en los tres niveles del eulitoral.

| Grupos funcionales    | Eulitoral superior |        |     | Eulitoral medio |        |     | Eulitoral inferior |        |     |
|-----------------------|--------------------|--------|-----|-----------------|--------|-----|--------------------|--------|-----|
|                       | M                  | SD     | Fr  | M               | SD     | Fr  | M                  | SD     | Fr  |
| Filamentosas          | 5,040              | 6,120  | 1   | 9,424           | 5,350  | 0,7 | 7,480              | 6,900  | 1   |
| Foliosas              | 1,100              | 1,220  | 0,8 | 4,670           | 6,090  | 0,6 | 7,970              | 12,520 | 0,6 |
| Foliosas corticadas   | 6,400              | 6,080  | 0,4 | 21,760          | 40,920 | 0,6 | 44,310             | 60,50  | 0,6 |
| Macrófitos corticados | 19,160             | 19,14  | 1   | 14,256          | 30,300 | 0,8 | 22,481             | 28,723 | 1   |
| Macrófitos correosos  | -                  | -      | -   | 0,601           | 1,812  | 0,1 | -                  | -      | -   |
| Articuladas           | 0,956              | 1,245  | 0,9 | 9,603           | 17,514 | 0,5 | 3,412              | 7,487  | 0,9 |
| Costras               | 0,077              | 0,225  | 0,1 | 17,050          | 29,884 | 0,4 | 16,256             | 26,500 | 0,5 |
| <b>Total</b>          | 32,740             | 16,884 |     | 77,696          | 40,466 |     | 101,963            | 65,444 |     |

**Tabla 3.** Porcentajes de contribución a las diferencias entre pares de niveles del eulitoral (test SIMPER al 75 %) de las especies y grupos funcionales (ES = eulitoral superior; EM = eulitoral medio; EI = eulitoral inferior).

| Especies                        | ES-EM | ES-EI | EM-EI |
|---------------------------------|-------|-------|-------|
| <i>Peyssonnelia polymorpha</i>  | 11,82 | 3,28  | 8,71  |
| <i>Peyssonnelia rubra</i>       | 8,89  | 6,40  | 9,96  |
| <i>Corallina elongata</i>       | 8,58  | 1,11  | 6,43  |
| <i>Styopodium zonale</i>        | 8,50  | 16,64 | 14,77 |
| <i>Chondrophyucus perforata</i> | 7,42  | 1,55  | 5,97  |
| <i>Grateloupia</i> sp.          | 7,11  | 7,76  | 5,97  |
| <i>Dictyota liturata</i>        | 7,09  | 10,18 | 9,74  |
| <i>Valonia utricularis</i>      | 5,49  | 0,88  | 4,01  |
| <i>Derbesia tenuissima</i>      | 4,73  | 4,47  | 0,77  |
| Rodimental no identificada      | 3,74  | 5,27  | 2,21  |
| <i>Pterocladia capillacea</i>   | 2,40  | 1,68  | 2,58  |
| <i>Padina pavonica</i>          | 2,18  | 0,7   | 1,72  |
| <i>Gelidiella</i> sp.           | 2,09  | 1,48  | 1,04  |
| <i>Veleroa complanata</i>       | 1,66  | 2,58  | 0,85  |
| <i>Acrosorium venulosum</i>     | 1,64  | 0,44  | 1,26  |
| <b>Grupos funcionales</b>       |       |       |       |
| Macrófitos corticados           | 31,95 | 29,44 | 25,19 |
| Foliosas corticadas             | 20,34 | 34,81 | 31,47 |
| Costras                         | 24,39 | 16,71 | 21,51 |

**Tabla 4.** Diferencias entre los niveles del eulitoral en función de las especies y de los grupos funcionales (test ANOSIM de una vía). Valores significativos en negra.

|  | Especies     |         | Grupos funcionales |          |
|--|--------------|---------|--------------------|----------|
|  | R            | Sig.(%) | R                  | Sig. (%) |
| <b>Eulitoral superior-Eulitoral medio</b>    | <b>0.212</b> | 0,4     | <b>0,329</b>       | 0,5      |
| <b>Eulitoral superior-Eulitoral inferior</b> | 0.065        | 15,1    | <b>0,269</b>       | 0,6      |
| <b>Eulitoral medio-Eulitoral inferior</b>    | 0.022        | 39,4    | -0,02              | 59,2     |

Las especies identificadas en estos ambientes eulitorales escasamente iluminados pertenecen a siete grupos funcionales, como se muestra en la Tabla 1. De estos grupos, las especies filamentosas, los macrófitos corticados y las articuladas presentaron una elevada frecuencia en los tres niveles del eulitoral (Tabla 2). No se observaron diferencias significativas en las coberturas medias de los diferentes grupos funcionales en relación al nivel del eulitoral. No obstante, se detectó un ligero aumento en las coberturas medias de todos los grupos funcionales reconocidos, excepto en articuladas y macrófitos correosos, desde el nivel superior hasta el inferior (Tabla 2). Las coberturas medias totales aumentaron significativamente ( $F = 6,175$ ;  $p < 0,01$ ), desde el nivel superior al nivel medio-inferior (test SNK: eulitoral superior < eulitoral medio = eulitoral inferior).

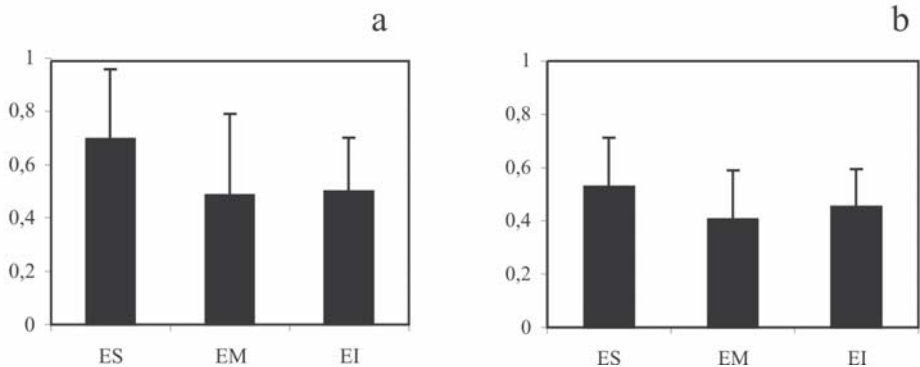
Las especies que contribuyeron en mayor medida a la separación entre los tres niveles del eulitoral son las que se muestran en la Tabla 3. Entre los grupos funcionales, los macrófitos corticados, las foliosas corticadas y las costras fueron los que presentaron una mayor contribución a las diferencias entre los niveles (Tabla 3).

La composición de especies entre el eulitoral superior y el medio mostró diferencias significativas, mientras que los grupos funcionales exhibieron diferencias entre el eulitoral superior y medio así como entre el eulitoral superior e inferior, siendo similares entre el eulitoral medio e inferior (Tabla 4).

Los valores de diversidad y equitabilidad no fueron significativamente diferentes en los tres niveles estudiados. No obstante, ambos parámetros mostraron valores medios ligeramente más altos en el eulitoral superior que en los niveles medio e inferior (Fig. 1).

## DISCUSIÓN

Las 107 especies identificadas en este estudio representan el 28,5% de las especies recopiladas por Sansón *et al.* (2001) para los ambientes intermareales y el 15% de las incluidas en Afonso-Carrillo & Sansón (1999). Las algas rojas son dominantes y constituyen el 72,8% del total de las especies esciáfilas reconocidas en estos ambientes. Este porcentaje supera el 62,1% estimado previamente para el conjunto de todos los ambientes intermareales de las islas (Sansón *et al.*, 2001).



**Fig. 1.** Diversidad (a) y equitabilidad (b) medias en cada uno de los niveles del eulitoral (ES = Eulitoral superior; EM = Eulitoral medio; EI = Eulitoral inferior). Líneas verticales representan desviación estándar.

Los resultados obtenidos indican que es posible distinguir un patrón de zonación en los ambientes parcialmente iluminados de los charcos del eulitoral, mostrando el nivel superior diferencias marcadas con los niveles medio e inferior, que no ocurren entre estos dos últimos. Estas observaciones parecen estar de acuerdo con lo observado previamente en el conjunto de la vegetación de los charcos del eulitoral. Los charcos del nivel superior muestran diferencias claras con los charcos situados en los niveles medio e inferior, que florísticamente son más heterogéneos pero muestran una cierta uniformidad entre ellos (Elejabeitia & Afonso-Carrillo, 1994; Pinedo & Afonso-Carrillo, 1994; González-Ruiz *et al.*, 1995).

En general, la mayoría de las especies examinadas son las que habitualmente han sido identificadas creciendo en ambientes poco iluminados, tanto en charcos eulitorales como en el sublitoral superior (Sangil *et al.*, 2003, 2004). La mayor parte de las especies se caracterizan por presentar un hábito de dimensiones reducidas, lo que permite justificar los bajos valores de coberturas estimados.

Los resultados obtenidos de los análisis multivariantes (ANOSIM y SIMPER), confirmaron la existencia de diferencias en la composición de las comunidades entre los distintos niveles, tanto para las especies como para los grupos funcionales. Entre las especies que aparentemente contribuyeron a la diferencia entre los distintos niveles merecen destacarse las costras *Peyssonnelia polymorpha* y *Peyssonnelia rubra*, la foliosa corticada *Styopodium zonale*, y el macrófito corticado *Grateloupia* sp.

Aunque hay un cierto número de especies que en este estudio fueron encontradas exclusivamente en las comunidades esciáfilas del eulitoral superior, no se pueden seleccionar como características de este nivel, ya que también han sido encontradas creciendo en otros ambientes en los que la luz no es un factor limitante (Sangil *et al.*, 2003, 2004). Sin embargo, aparentemente existe un grupo de especies que en el eulitoral parecen estar relegadas exclusivamente a los ambientes esciáfilos de los charcos de los niveles bajos. Entre estas especies hay que destacar a *Apoglossum ruscifolium*, *Botryocladia botryooides*, *Callithamnion corymbosum*, *Ceramium echionotum*, *Dasya rigidula*, *Haraldia lenormandii*, *Meredithia microphylla*, *Peyssonnelia harveyana*, *Plocamium cartilagineum*, *Rhodymenia pseudopalmata* y *Veleroa complanata*.



## AGRADECIMIENTOS

A José Carlos Hernández, U.D.I. Ciencias Marinas de la Universidad de La Laguna, por su colaboración en el análisis de los datos.

## BIBLIOGRAFÍA

- AFONSO-CARRILLO, J. (1980). Algunas observaciones sobre la distribución vertical de las algas en la isla de El Hierro (Canarias).- *Vieraea* 10: 3-16.
- AFONSO-CARRILLO, J., M.C. GIL-RODRÍGUEZ & W. WILDPRET DE LA TORRE (1979). Estudio de la vegetación algal de la costa del futuro polígono industrial de Granadilla (Tenerife).- *Vieraea* 8: 201-242.
- AFONSO-CARRILLO, J. & M. SANSÓN (1999). *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica*.- Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. 254 pp.
- BOUDOURESQUE, C. F. (1971). Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos).- *Tethys* 3: 79-104.
- CHAPMAN, A.R.O. (1990). Effects of grazing, canopy cover and substratum type on the abundances of common species of seaweeds inhabiting littoral fringe tide pools.- *Botanica Marina* 33: 319-326.
- CLARKE, K.R. & R.H. GREEN (1988). Statistical design and analysis for a "biological effects" study.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46: 213-226.
- CLARKE, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure.- *Aust. J. Ecol.* 18: 117-143.
- DETHIER, M.E. (1982). Pattern and process in tidepool macroalgae: factors influencing seasonality and distribution.- *Botanica Marina* 25: 55-66.
- DETHIER, M.N. (1984). Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns.- *Ecol. Monogr.* 54: 99-118.
- ELEJABEITIA, Y. & J. AFONSO-CARRILLO (1994). Observaciones sobre la zonación de las algas en Punta Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias).- *Anuario del Instituto de Estudios Canarios* 38: 15-23.
- FEMINO, R.J. & A.C. MATHIESON (1980). Investigations of a New England marine algae. IV. The ecology and seasonal occurrence of tidelpool algae at Bold Head Cliff, York Maine. USA.- *Botanica Marina* 23: 319-332.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C. & W. WILDPRET (1980). *Contribución al estudio de la vegetación ficológica marina del litoral canario*.- Santa Cruz de Tenerife: Aula de Cultura de Tenerife. 100 pp.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C., J. AFONSO-CARRILLO & R. HAROUN (1991). Flora ficológica de las Islas Canarias. pp. 95-121 in: G. Kunkel (ed.). *Flora y vegetación del Archipiélago Canario. Tratado florístico de Canarias. I Parte*. Las Palmas de Gran Canaria: Edirca. 295 pp.

- GONZÁLEZ-RUIZ, S., M. SANSÓN & J. REYES (1995). Flora marina del Cotillo, Noroeste de Fuerteventura (Islas Canarias).- *Vieraea* 24: 13-38.
- GUADALUPE-GONZÁLEZ, M.E., M.C. GIL-RODRÍGUEZ & M.C. HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ (1995). *Flora y vegetación marina de Arrecife de Lanzarote. Islas Canarias*.- Madrid: Fundación César Manrique, Ed. Torcusa. 269 pp.
- GUSTAVSSON, V. (1972). A proposal for a clasification of marine rockpools on the Swedish west coast.- *Botanica Marina* 15: 210-214.
- HUGGET, J. & C.L. GRIFFITHS (1986). Some relationships between elevation, physico-chemical variables and biota of intertidal rock pools.- *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29: 189-197.
- KOOISTRA, M., W.H.C.F. JOOSTEN & C. VANDEN HOEK (1989). Zonation patterns in intertidal pools and their posible causes: a multivariate approach.- *Botanica Marina* 32: 9-26.
- LEWIS, J.R. (1964). *The ecology of rocky shores*.- London: Cambrige University Press. 323 pp.
- LOBBAN, C.S. & P.J. HARRISON (1994). *Seaweed ecology and physiology*.- Cambrige: Cambrige University Press. 366 pp.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, M. & M.C. GIL-RODRÍGUEZ (1982). Estudio de la vegetación ficológica del litoral comprendido entre Cabezo del Socorro y Montaña del Mar, Güímar, Tenerife.- *Vieraea* 11: 141-170.
- LUBCHENCO, J. (1982). Effects of grazers and algal competitors on furoid colonization in tide pools.- *J. Phycol.* 18: 544-550.
- LÜNNING, K. (1990). *Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology*.- New York: J. Wiley and Sons, Inc. 527 pp.
- NORTON, T.A. (1985). The zonation of seaweeds on rocky shores. pp. 7-21 in: P.G. Moore. & R. Seed (eds). *The ecology of rocky coasts*. New York: Columbia University Press. 467 pp.
- PIELOU, E.C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*.- New York: Wiley-Interscience, 286 pp.
- PINEDO, S. & J. AFONSO-CARRILLO (1994). Distribución y zonación de las algas marinas bentónicas en el Puerto de la Cruz, Tenerife (Islas Canarias).- *Vieraea* 23: 109-123.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2003). Algas marinas de La Palma (Canarias): novedades florísticas y catálogo insular.- *Vieraea* 31: 83-119.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2004). Zonación del fitobentos en el litoral nordeste y este de La Palma (Islas Canarias).- *Rev. Acad. Canar. Cienc.* 15: 279-300.
- SANSÓN, M., J. REYES & J. AFONSO-CARRILLO (2001). Flora marina. pp. 193-198 in: J.M. Fernández Palacios & J.L. Martín-Esquivel (eds). *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Santa Cruz de Tenerife: Ed. Turquesa. 474 pp.
- SHANNON, C.E. & W. WEAVER (1949). *The Mathematical Theory of Communications*.- Urbana: University of Illinois Press. 117 pp.

- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981). *Biometría*.- San Francisco: W.H. Freeman and Co. 859 pp.
- STENECK, R.L. & M.N. DETHIER (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities.- *Oikos* 69: 476-498.
- SZE, P. (1980). Aspects of the ecology of macrophytic algae in high rockpools at the Isles of Shoals (USA).- *Botanica Marina* 23: 313-318.
- SZE, P. (1982) Distributions of macroalgae in tidepools on the New England Coast (USA).- *Botanica Marina* 25: 269-276.
- UNDERWOOD, A.J. (1997). *Experiments in Ecology. Their Logical Desing and Interpretation Using Analysis of Variance*.- Cambrige: Cambrige University Press. 504 pp.
- UNDERWOOD, A.J. & P. JERNAKOFF (1984). The effects of tidal height, wave exposure, seasonality and rock-pools on grazing and the distribution of intertidal macroalgae in New South Wales.- *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75: 71-96.
- WOLFE, J.M. & M.M. HARLIN (1988). Tidepools in Southern Rhode Island, USA. II. Species diversity and similarity analysis of macroalgal communities.- *Botanica marina* 31: 537-546.

