

35. INTRODUCCIÓ GENERAL A LA BIONOMIA

Enric Ballesteros,* Javier Romero* i Joandomènec Ros**

Resum

Hom fa una introducció als capítols bionòmics, definint i explicant el significat de mots bionòmics emprats sovint com: comunitat, associació, biocenosi, població, fàcies, enclavament, estatges, etc. Hom fa referència a la literatura apareguda darrerament en el camp de l'ecologia bentònica.

Summary

General introduction to the bionomy

An introductory discussion to the bionomic chapters is made with the aim of defining and emphasizing the meaning of such extensively utilized bionomic terms as community, association, biocoenosis, population, facies, enclave, étage, horizon, etc. Reference is made to the recent literature on the subject in the field of benthic ecology.

Han estat molts els intents de tipificar i classificar els ecosistemes naturals en base al conjunt d'organismes que hi viuen. La necessitat de definir amb poques paraules els grups ecològics constituïts pels animals i vegetals que coexisteixen en un lloc determinat ha portat a fer llistats d'espècies (tan complets com sigui possible) amb una quantificació que sigui prou fidel a la realitat; s'obtenen així inventaris que, generalment i per les limitacions pròpies de qui els elabora, es refereixen a *taxocenosis* (és a dir, a parts de l'ecosistema definides per llur pertinença a un determinat grup taxonòmic; així els inventaris corresponen a les plantes, als insectes, a un grup d'insectes, etc., i no a tota la comunitat viva; MARGALEF, 1974).

* Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

** Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Murcia.

D'aquesta manera, i mitjançant la confecció d'inventaris (que hauran sorgit de l'aplicació de tècniques de mostratge adients als organismes que constitueixen la taxocenosi en qüestió),* se'ns delimiten una sèrie de *comunitats*, és a dir, grups d'individus pertanyents a diferents espècies que comparteixen un espai físic definit. En confeccionar aquestes llistes específiques és fàcil adonar-se que hi ha conjunts d'espècies que tendeixen a presentar-se juntes. Hom reuneix aquestes llistes més o menys intersemblants en un mateix col·lectiu que rep el nom d'associació. Una *associació* pot definir-se, doncs, com "la descripció d'un segment d'ecosistema, raonablement uniforme per tal que les diferents mostres puguin ésser considerades com a repeticions quasi aleatòries, de manera que el conjunt es pugui representar adequadament pels seus valors mitjans" (MARGALEF, 1974). L'interès d'obtenir aquesta unitat de classificació radica en el fet que "diverses descripcions d'aquest tipus, corresponents a localitats separades, amb una similitud considerada suficient a criteri de l'ecòleg, podrien tipificar una associació abstracta o tipus d'associació" (MARGALEF, 1974).

El concepte fitosociològic d'associació (BRAUN-BLANQUET, 1979) pressuposa l'existència d'unes espècies característiques, això és, espècies que es presenten de forma exclusiva (característiques exclusives) o gairebé (característiques preferents) en aquests indrets; aquestes espècies tipifiquen l'associació (i, en la pràctica fitosociològica, li donen nom), mentre que les espècies companyes es troben igualment en altres comunitats, i les accidentals són de presència rara o esporàdica.

En canvi, BOUDOURESQUE (1971a) i BOUDOURESQUE i CINELLI (1976) consideren les associacions com a entitats definides per determinades combinacions de grups ecològics d'espècies (és a dir, espècies estadísticament lligades entre elles i a un cert nombre de factors ecològics). El concepte de BOUDOURESQUE (1971a) de biocenosi-nodus (que, de forma més exacta, hauria d'anomenar-se associació-nodus; vegeu més endavant) accepta l'existència d'una continuïtat entre les diferents associacions, de tal forma que aquestes poden ésser considerades com a nodus dins un continuïtat. En paraules del mateix Boudouresque, no difereix essencialment del concepte clàssic d'associació indicat abans, acceptant, però, l'existència d'una relativa continuïtat entre les diferents associacions.

Aquestes discontinuïtats aparents es corresponen espacialment amb els ecotons (MARGALEF, 1974), que poden manifestar-se bé amb un augment del nombre d'espècies presents (i de la diversitat, degut a la barreja d'espècies d'ambdues comunitats en aquestes zones de frontera), bé amb la dominació d'unes poques espècies sense uns requeriments ecològics gaire estrictes.

* Vegeu *L'estudi de les comunitats bentòniques de les illes Medes: metodologia i relació de mostres*, en aquest mateix volum (N. del S. de R.).

tes que, en aquestes situacions, resulten més competitives. La dominància de determinades espècies banals en els ecotons és quelcom fàcilment observable en les comunitats bentòniques, i ha estat batejat per BOUDOURESQUE (1970) amb el nom d'“efecte de Riou”. Per posar-ne un exemple, les poblacions de *Corallina elongata* situades entre 1 i 4 m de profunditat, on marquen la transició entre les comunitats fotòfiles de *Cystoseira mediterranea* i les d'algues fotòfiles de modus calmat,* es manifesten arreu de la Mediterrània (PÉRÈS i PICARD, 1964). Comunitats dominades per aquesta espècie es presenten també en l'estatge mediolitoral (BOUDOURESQUE, 1971b), i és impossible de caracteritzar-les pels mètodes emprats per l'escola sigmatista (BRAUN-BLANQUET, 1979), en què —com ja ha estat indicat— resulta necessària l'existència d'espècies característiques per a definir una associació

La continuïtat de què ara parlàvem, que és evident quan hom mesura els paràmetres ambientals que condicionen l'existència dels organismes i la distribució de les espècies i, per tant, de les comunitats, desapareix o resulta difícil d'endevinar quan aquesta distribució específica es manifesta en forma de clapes o taques més o menys heterogènies. Aquesta discontinuïtat pot resultar artificialment augmentada quan hom confereix a cada associació un nom diferent. No és, doncs, estrany que, quan les classificacions de les comunitats bentòniques tenen en compte l'existència de determinades espècies exclusives com a indicadores de determinades associacions —o biocenosis; PÉRÈS i PICARD, 1964; PÉRÈS, 1967a, 1967b—, la discontinuïtat generada per la presència-absència d'aquesta espècie en sigui la característica més rellevant, sobretot en els primers metres on, recordem-ho, els factors ambientals (llum, temperatura, hidrodinamisme, etc.) canvien molt de pressa. D'altra banda, si hom posa l'èmfasi en la distribució de totes les espècies al llarg d'un gradient, el resultat n'és un contínuum no sempre aparent a l'observador degut a la dominància quantitativa d'alguns organismes. La utilització ja esmentada de grups ecològics d'espècies fa veure l'existència de discontinuïtats relatives (en el sentit que no hi ha un canvi brusc sinó progressiu) que permeten una interpretació més flexible i realista del paisatge bentònic.

El terme de *biocenosi* ha estat molt emprat en bionomia bentònica i, de vegades (PÉRÈS i PICARD, 1964), preferit al d'associació, tot i que l'origen i el significat en són ben diferents. Si bé fou Möbius qui, l'any 1877, definí per primera vegada aquest terme (aplicat a un banc d'ostres, és a dir, a una comunitat bentònica per excel·lència), aquesta definició ha estat remodelada i, sovint, tergiversada. La redefinició que en dona darrerament

* Vegeu *L'estatge infralitoral de les illes Medes: les algues fotòfiles*, en aquest mateix volum (N. del S. de R.).

MARGALEF (1974) incorpora als termes de Möbius aspectes tròfics i energètics més recents: una biocenosi és “una comunitat formada per plantes i animals que es condicionen mútuament, es mantenen en un estat estacionari dinàmic, en virtut de la reproducció pròpia, i només depenen de l’ambient inanimat exterior a la biocenosi ... però no, o de manera no essencial, d’organismes vius exteriors a la biocenosi. Així, per delimitar la biocenosi, s’escullen com a límits aquells a través dels quals és mínim l’intercanvi d’organismes o de llurs produccions”.

Veiem, doncs, com aquesta definició porta implícit quelcom més que una senzilla llista d’espècies; suposa que entre dues biocenosis veïnes l’intercanvi de matèria i energia és mínim. Implica una visió més àmplia, més dinàmica i, si hom vol, més ecològica de la comunitat i de la unitat de classificació que la defineix. “Una biocenosi representa, en realitat, la superposició d’estrats, la juxtaposició de peces de mosaic o la barreja de taxocenosis”, tots els quals “poden definir-se com altres tantes associacions” (MARGALEF, 1974). Per arrodonir-ho encara més: una biocenosi és una unitat funcional, constituïda per una barreja de taxocenosis (o associacions) i amb una entrada d’energia d’origen no biològic que mou el sistema i un cicle de matèria més o menys tancat. Per dir-ho amb les paraules d’ALLEE *et al.* (1949, referides a una “comunitat”): “en relació a l’energia radiant, és autosuficient”.

Els diferents autors que han treballat en bionomia bentònica a la Mediterrània solen parlar de les biocenosis com a unitats bàsiques en les quals centren llurs estudis. Però la idea d’aquests autors (MOLNIER, 1960; PÉRÈS i PICARD, 1964; BOUDOURESQUE, 1971b, etc) no és exactament la que hom ha exposat aquí. Es limiten a admetre com a tal la unió de diferents taxocenosis (o bé de diferents associacions) que conviuen en un mateix *biòtop* (és a dir, l’ambient físic coextensiu amb una biocenosi; MARGALEF, 1974), sense tenir en compte l’intercanvi material i energètic a què ens referíem.

Resulta evident que per a explicar el funcionament d’una comunitat bentònica, principalment si és mancada de productors primaris, és inevitable acoblar-la funcionalment a l’ecosistema pelàgic (MARGALEF, 1981), que subministra les aportacions energètiques en forma de plàncton, o bé a un ecosistema costaner excedentari en producció primària, que subministra la matèria orgànica necessària en forma de detritus (ODUM, 1971), o bé, finalment, a una surgència d’aigua “nova” amb sofre reduït, per exemple, que permeti l’establiment de cadenes tròfiques basades en bacteris del sofre com a primer nivell (HESSLER, 1982). Aquestes consideracions són ocioses si recordem que (en paraules de MARGALEF, 1974) en el plàncton “... hi ha un excés de productors primaris, i en [el bentos] un excés d’animals i d’he-

teròtrofs en general... el bentos depèn doncs del plàncton i ens permet de visualitzar llurs relacions *dins* la biocenosi" (el subrallat és nostre).

És per això que cal remarcar que el terme biocenosi segons els autors francesos és restringit, en el sentit que només considera l'aspecte estructural de les comunitats bentòniques, sense tenir en compte el punt de vista energètic. En els diferents capítols bionòmics d'aquest llibre hom parlarà, en general, de comunitats, entenent-les com s'han definit anteriorment; aquest concepte coincideix, a grans trets, amb el terme de biocenosi que empen els autors francesos. N'hi ha, ultra les raons esmentades fins aquí, una altra d'addicional per a usar comunitat en lloc d'un altre terme: els agrupaments d'organismes marins que hom ha pogut establir a les illes Medes es basen en l'estudi dels inventaris obtinguts de l'anàlisi de mostres representatives;* els estudis funcionals tot just estan començant a endegar-se a les Medes. En el terme *comunitat*, que va ésser emprat per primer cop per PETERSEN (1913) en descriure les comunitats animals dels fons marins danesos, hi ha implícites consideracions quantitatives i no simplement qualitatives.

Pot ésser il·lustrativa de l'enorme confusió associada a la terminologia emprada en ecologia bentònica pels autors francesos, anglesos i nord-americans, especialment, una ullada a treballs de síntesi recents (HISCOCK i MITCHELL, 1980; COPPEJANS, 1980, per exemple, i referències allà citades). És obligat, tanmateix, procedir a la definició d'alguns dels termes que hom emprarà comunament en els capítols que segueixen; per això ens basarem principalment en PÉRÈS i PICARD (1964), malgrat la crítica que en fèiem d'antuvi respecte a l'ús del terme biocenosi.

Hom entén per *fàcies* d'una determinada comunitat, l'abundància localitzada d'una o d'unes poques espècies deguda al predomini local de certs factors ecològics que les afavoreixen, malgrat que conservin els principals atributs de les comunitats a què pertanyen. D'altra banda, en els nivells superiors, on el gradient de condicions ambientals associades a l'eix vertical és més intens, les comunitats s'organitzen en bandes horitzontals estretes, situades perpendicularment a la línia de màxim pendent; hom parla llavors de *cinturons*, *horitzons* o, més rarament, *franges* (terme gairebé restringit a alguns cinturons de la zona intermareal oceànica).

El terme *població* sol referir-se a un grup d'individus d'una mateixa espècie que viuen en un indret determinat, independentment de llur significació bionòmica. *Poblament* sol reservar-se per al conjunt de pobladors d'un lloc, normalment de diferents espècies (demogràficament diríem que és una població mixta o plurispecífica, en contrast amb la població monospecífica esmentada més amunt).

* Vegeu *L'estudi de les comunitats bentòniques de les illes Medes: metodologia i relació de mostres*, en aquest mateix volum (N. del S. de R.).

Un *enclavament* és l'existència local (per raons microclimàtiques) d'una comunitat dins la zona ocupada per una altra. Un poblament pot estar dividit en *estrats* (en sentit vertical: superior, inferior, etc.) formats per organismes de característiques diferents (en realitat, és la diferència dels organismes, per exemple el fet que uns siguin fotòfils i uns altres esciàfils, que en determina la divisió en estrats). El *substrat* és el suport físic d'un poblament bentònic, i pot ésser *dur* (sòlid: roca, concrecionament orgànic, materials artificials, etc.) o *tou* (mòbil: fangs, sorres, graves, etc.).

Per a la presentació de la bionomia litoral i submarina de les illes Medes hom ha seguit, per raons de comoditat, la divisió clàssica en *estatges* (*étages*). Aquestes estatges es delimiten teòricament atenent als factors físics, si bé, a la pràctica, hom empra la distribució de certs organismes com a indicadors dels canvis. Aquests canvis són més ràpids o acusats, com ha estat dit, en el sentit vertical que en l'horitzontal, de manera que la successió de comunitats dins cada estatge, i dels estatges sobre el fons, correspon a "bandes" horitzontals, més o menys alterades per la topografia de la zona i la prevalència de factors ambientals locals que poden desfigurar la pauta teòrica (fig. 1); en els nivells superiors aquesta disposició horitzontal és més evident, i n'és un cas extrem la zonació intermareal oceànica.

Aquí ens basarem en la definició d'estatge proposada en el col·loqui de Gènova (1957; PÈRÈS i PICARD, 1964): "l'estatge és l'espai vertical del domini bentònic marí on les condicions ecològiques, funció de la situació en relació al nivell del mar, són sensiblement constants o varien regularment entre els dos nivells crítics que marquen el límit de l'estatge. Cadascun d'aquests estatges té poblaments característics i els seus límits es revelen per un canvi d'aquests poblaments en el veïnatge dels nivells crítics que marquen les condicions límit dels estatges corresponents".

Els estatges poden dividir-se en horitzons o en subestatges, i s'agrupen en sistemes. PÈRÈS i PICARD (1964) i PÈRÈS (1966, 1967a, 1967b) distingeixen els següents sistemes i estatges:

Sistema fital o litoral, el límit inferior del qual és marcat per la desaparició de la vida vegetal. És compost de:

- *Estatge supralitoral*, que limita amb les comunitats clarament terrestres i està poblat per organismes que toleren o bé necessiten una emersió contínua o gairebé.
- *Estatge mediolitoral*, que correspon a la zona mitjana de la franja intermareal en els mars amb mareas; els organismes hi suporten o hi necessiten immersions i emersions alternes.
- *Estatge infralitoral*, on els organismes rarament sofreixen emersió;

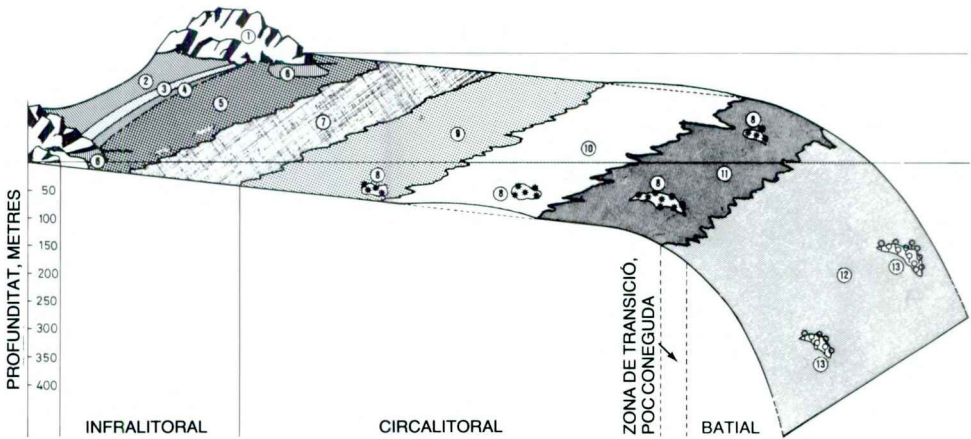


Fig. 1. Representació esquemàtica de la distribució típica de les comunitats bentòniques de la plataforma continental i de la part superior del talús en la Mediterrània (modificat de PERES, 1957b). 1, afloraments rocósos que delimiten una àrea al·luvial (2); 3, platja (estages supra- i mediolitoral, horitzó superior de l'estatge infralitoral; fons tous); 4, poblaments de la comunitat de les sorres fines ben calibrades (ambdós són fons tous); 6, poblaments infralitorals sobre substrat rocós: algues fotòfiles; 7, alguer de *Posidonia* (fons tous); 8, comunitat coral·lígena (fons durs o organògens); 9, poblaments dels fons detrítics costaners; 10, poblament dels fangs terrígens costaners; 11, poblament dels fons detrítics d'alta mar; 12, poblaments dels fangs batials (les quatre comunitats anteriors, sobre fons tous); 13, poblament dels coralls profunds (fons durs).

la definició que diu que l'infralitoral és l'estatge compatible amb la vida de les algues fotòfiles (substrat dur) i de les fanerògames marines (substrat tou) ens indica les dues comunitats principals d'aquest estatge.

- *Estatge circalitoral*, que s'estén des del límit dels vegetals fotòfils fins a la zona fosca no compatible amb la vida vegetal. Sobre substrats durs la comunitat coral·lígena (amb algues esciòfiles característiques, un augment del poblament animal i l'edificació de masses organògenes sobre substrat originalment tou) i sobre els fons tous l'anomenat detrític costaner caracteritzen aquest estatge. Bé que les coves fosques solen trobar-se en aquest nivell, llurs característiques les fan independents de la zonació.

Sistema afital o profund, constituït pels estatges batial, abissal i hadal (aquest darrer no existeix a la Mediterrània) que, evidentment, no han estat tractats en aquest estudi del litoral de les illes Medes.

Altres consideracions, generals o de detall, sobre la zonació bionòmica es faran en els capítols corresponents.

BIBLIOGRAFIA

- ALLE, W. C., EMERSON A. E., PARK, O., PARK, T. i SCHMIDT, K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders. Filadèlfia.
- BOUDOURESQUE, C. F. 1970. Recherches sur les concepts de biocoenose et de continuum au niveau des peuplements benthiques sciaphiles. *Vie Milieu*, **21(1-B)**: 103-136.
- BOUDOURESQUE, C. F. 1971a. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys*, **3**: 79-104.
- BOUDOURESQUE, C. F. 1971b. Contribution à l'étude phytosociologique des peuplements algaux des côtes varoises. *Vegetatio*, **22**: 83-184.
- BOUDOURESQUE, C. F. i CINELLI, F. 1976. Le peuplement algal des biotopes sciaphiles superficiels de mode battu en Méditerranée occidentale. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **40**: 433-459.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología*. Blume. Madrid.
- COPPEJANS, E. 1980. Phytosociological studies on Mediterranean Algal Vegetation: Rocky Surfaces of the Photophilic Infralittoral Zone. In: PRICE, IRVINE & FARNHAM, 1980: 371-393.
- HESSLER, R. 1982. Cuando el azufre es fuente de vida. *Mundo Científico*, **14**: 548-551.
- HISCOCK, K. i MITCHELL, R. 1980. The Description and Classification of Sublittoral Epibenthic Ecosystems. In: PRICE, IRVIN & FARNHAM, 1980: 323-370.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R. 1981. Bentos y plancton. Explotación y evolución. *II Simp. Ibér. Est. Bentos Marino*, Resúmenes: 5.
- MOLINIER, R. 1960. Étude des biocoenoses marines du Cap Corse. *Vegetatio*, **9**: 121-312.
- ODUM, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Saunders. Filadèlfia.
- PÉRÈS, J.M. 1966. Benthonic zonation. In: *The Encyclopedia of Oceanography* (Fairbrige, R.W., ed.). Reinhold. Nova York: 128-132.
- PÉRÈS, J.M. 1976a. Les biocoenoses benthiques dans les système phytal. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, **58**: 3-113.
- PÉRÈS, J. M. 1976b. The Mediterranean benthos. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.* **5**: 449-533.
- PÉRÈS, J. M. i PICARD, J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume*, **31**: 5-137.

- PETERSEN, C. G. J. 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Dep. Dan. biol. Stn.*, **21**: 1-44.
- PRICE, J. H., IRVINE, D. E. G. i FARNHAM, W.F. (eds.). 1980. *The Shore Environment. 1, Methods. 2, Ecosystems*. Academic Press. Londres, etc.