

LA TEORIA DE LA BIOGEOGRAFIA INSULAR DE MACARTHUR I WILSON. EL POBLAMENT DE LLACS ARTIFICIALS COM A PROVA D'UNA SITUACIÓ REFLEXA

Comunicació presentada el dia 19 de maig de 1976
per

RAMON MARGALEF i JOAN ARMENGOL

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

SUMMARY

**The theory of island biogeography of MacArthur and Wilson
The colonization of artificial lakes as a test
in comparable and inverted example**

Lakes are negative images of islands and propose similar examples in colonization, except for the added facility provided by the connecting water courses. One hundred Spanish impoundments have been surveyed four times, in different seasons, and Crustacea have been collected using a net of 0,25 mm mesh size. Total number of species reported in each one of the reservoirs is correlated positively with the age of the impoundment; the relation with surface is complex, because relative shoreline extension is important, as well as the total surface. The number of species (N) is related to surface (S, in square kilometers and to age of reservoir (T, in years) through following empirical expression $N = 2,4 (\ln S + [\ln T + 3,3] / \sqrt{S})$.

Les illes han estat sempre font d'inspiració per als estudiosos de l'evolució, i també per als ecòlegs interessats en el procés de poblament de nous ambients. En el camp de l'evolució, l'isolament és considerat com un factor important d'especiació. En ecologia, l'organització d'un ecosistema, que implica un cert grau de coevolució entre espècies associades, és un procés històric i les limitacions que poden existir en l'accés de noves espècies il·lustra diversos aspectes de la dinàmica d'enriquiment del sistema. Això és més manifest en una illa, on hi ha una certa limitació d'accés d'espècies, enfront de la varietat més gran que es manifesta en un continent extens.

TAULA 1. Relació dels embassaments estudiats ordenats segons la superfície de la conca

| Embassaments | Número | Superfície | Data | Nombre | | | Diversitat |
|--------------------------|--------|------------|------|------------|------------|----------|------------|
| | | | | cla-dòcers | copè-podes | espècies | |
| Torcón | 54 | 119 | 1948 | 8 | 9 | 17 | 1.72 |
| Ordunte | 5 | 125 | 1934 | 4 | 2 | 6 | 0.72 |
| Ribeira | 14 | 162 | 1961 | 7 | 4 | 11 | 1.67 |
| Forcadas | 13 | 171 | 1967 | 7 | 8 | 16 | 1.90 |
| Guajaraz | 53 | 160 | 1971 | 7 | 5 | 12 | 0.96 |
| Puentes | 77 | 210 | 1884 | 7 | 3 | 10 | 1.42 |
| Talave | 76 | 235 | 1918 | 4 | 2 | 6 | 1.44 |
| Sant Ponç | 96 | 230 | 1917 | 4 | 6 | 10 | 1.14 |
| Velle | 17 | 260 | 1966 | 7 | 4 | 11 | 1.63 |
| Chandreja | 22 | 260 | 1953 | 7 | 4 | 11 | 1.68 |
| Sobrón | 91 | 281 | 1960 | 6 | 9 | 15 | 2.16 |
| Aldeadávila | 29 | 287 | 1963 | 10 | 6 | 16 | 1.69 |
| El Vado | 38 | 300 | 1964 | 7 | 4 | 11 | 1.06 |
| Flix | 35 | 300 | 1948 | 10 | 5 | 15 | 2.25 |
| Sitjar | 59 | 317 | 1960 | 4 | 4 | 8 | 0.19 |
| Loriguilla | 58 | 347 | 1967 | 5 | 3 | 8 | 1.30 |
| Alloz | 3 | 353 | 1930 | 4 | 2 | 6 | 1.64 |
| Villalcampo | 26 | 376 | 1949 | 13 | 8 | 21 | 2.18 |
| Boadella | 79 | 364 | 1968 | 7 | 4 | 11 | 1.76 |
| Oliana | 95 | 375 | 1959 | 6 | 4 | 10 | 1.29 |
| El Vellón | 60 | 433 | 1967 | 4 | 4 | 8 | 1.12 |
| Frieira | 97 | 466 | 1969 | 9 | 3 | 12 | 2.04 |
| Susqueda | 80 | 463 | 1968 | 8 | 4 | 12 | 1.51 |
| Celemín | 89 | 472 | 1972 | 7 | 2 | 9 | 2.03 |
| Peñarroya | 55 | 481 | 1959 | 9 | 4 | 13 | 0.79 |
| Tranquera | 33 | 530 | 1960 | 7 | 3 | 10 | 0.52 |
| Bermejales | 74 | 530 | 1958 | 5 | 5 | 10 | 1.15 |
| Conde de Guadalhorce ... | 72 | 546 | 1921 | 4 | 3 | 7 | 1.35 |
| Doiras | 11 | 553 | 1934 | 6 | 1 | 7 | 1.53 |
| Barasona | 92 | 560 | 1932 | 4 | 3 | 7 | 1.21 |
| Guadarranque | 70 | 581 | 1965 | 5 | 2 | 7 | 1.42 |
| Retortillo | 69 | 598 | 1970 | 4 | 2 | 6 | 1.37 |
| Los Peares | 19 | 638 | 1955 | 7 | 4 | 11 | 1.39 |
| Saucelle | 30 | 638 | 1956 | 9 | 4 | 13 | 1.79 |
| San Juan | 41 | 643 | 1955 | 7 | 4 | 11 | 1.49 |
| La Breña | 67 | 663 | 1935 | 5 | 3 | 8 | 1.11 |
| La Minilla | 84 | 665 | 1956 | 7 | 5 | 12 | 2.03 |
| Rumblar | 64 | 728 | 1941 | 8 | 6 | 14 | 1.98 |
| Linares del Arroyo | 31 | 750 | 1951 | 5 | 4 | 9 | 1.11 |
| Canelles | 93 | 767 | 1961 | 2 | 2 | 4 | 0.73 |
| Santillana | 40 | 750 | 1969 | 5 | 5 | 10 | 1.24 |
| Guadalmellato | 66 | 775 | 1928 | 7 | 4 | 11 | 1.33 |
| Guadalteba | 71 | 796 | 1972 | 5 | 6 | 11 | 1.51 |
| Urrunaga | 4 | 830 | 1957 | 5 | 2 | 7 | 1.05 |
| Aracena | 83 | 844 | 1969 | 10 | 3 | 13 | 0.97 |
| Las Conchas | 20 | 967 | 1949 | 10 | 7 | 18 | 1.77 |
| Barrios de Luna | 9 | 1.020 | 1956 | 4 | 3 | 7 | 1.22 |
| Generalísimo | 57 | 1.028 | 1955 | 7 | 1 | 8 | 1.25 |

| Embassaments | Número | Superfície | Data | Nombre | | | Diversitat |
|------------------------|--------|------------|------|----------------|----------------|---------------|------------|
| | | | | cla- dòcers | copè- podes | espè- cies | |
| Torre del Aguila | 86 | 1.082 | 1947 | 6 | 2 | 8 | 0.10 |
| Cala | 85 | 1.117 | 1927 | 9 | 3 | 12 | 1.65 |
| Guadalcacín | 88 | 1.105 | 1917 | 8 | 2 | 10 | 1.89 |
| Aguilar de Campo | 7 | 1.127 | 1963 | 6 | 2 | 8 | 0.68 |
| Rosarito | 51 | 1.150 | 1958 | 4 | 4 | 8 | 1.11 |
| Portodemouros | 16 | 1.204 | 1967 | 5 | 3 | 9 | 0.99 |
| Porma | 8 | 1.153 | 1968 | 6 | 1 | 7 | 1.04 |
| El Atazar | 39 | 1.200 | 1972 | 4 | 3 | 7 | 1.01 |
| Guadalmena | 61 | 1.250 | 1969 | 12 | 4 | 16 | 1.10 |
| El Grado | 81 | 1.273 | 1969 | 5 | 3 | 8 | 0.46 |
| Fervenza | 15 | 1.250 | 1966 | 9 | 2 | 12 | 1.51 |
| San Esteban | 21 | 1.302 | 1955 | 6 | 4 | 10 | 1.40 |
| El Pintado | 82 | 1.360 | 1948 | 8 | 4 | 12 | 1.64 |
| Camarasa | 94 | 1.422 | 1920 | 5 | 1 | 6 | 0.77 |
| Cernadilla | 24 | 1.450 | 1969 | 5 | 5 | 10 | 1.01 |
| Jandula | 65 | 1.458 | 1932 | 9 | 4 | 14 | — |
| Borbollón | 45 | 1.485 | 1954 | 7 | 3 | 10 | 1.52 |
| Cazalegas | 52 | 1.500 | 1949 | 6 | 6 | 12 | 1.38 |
| Tranco de Beas | 63 | 1.600 | 1945 | 4 | 5 | 9 | 1.02 |
| Salime | 10 | 1.668 | 1956 | 4 | 2 | 6 | 0.98 |
| Guadalén | 62 | 1.770 | 1954 | 9 | 4 | 13 | 2.26 |
| Belesar | 18 | 1.828 | 1963 | 7 | 4 | 12 | 1.29 |
| Alcàntara | 46 | 10.400 | 19 9 | 7 | 5 | 12 | 1.90 |
| Bembézar | 68 | 1.820 | 1963 | 8 | 4 | 12 | 1.96 |
| Cuerda del Pozo | 32 | 1.942 | 1941 | 5 | 4 | 9 | 1.43 |
| Cenajo | 75 | 2.044 | 1960 | 6 | 2 | 8 | 1.63 |
| Yesa | 2 | 2.054 | 1960 | 5 | 4 | 9 | 0.80 |
| Santa Teresa | 43 | 2.220 | 1960 | 6 | 6 | 12 | 1.77 |
| Iznàjar | 73 | 2.500 | 1969 | 10 | 3 | 13 | 1.45 |
| Sotonera | 1 | 2.757 | 1961 | 6 | 4 | 10 | 1.01 |
| Entrepeñas | 37 | 3.675 | 1956 | 9 | 3 | 13 | 1.35 |
| Zújar | 49 | 4.529 | 1964 | 7 | 4 | 11 | 1.95 |
| Bornos | 87 | 4.693 | 1961 | 5 | 2 | 7 | 1.31 |
| Gabriel y Galán | 44 | 4.750 | 1961 | 5 | 5 | 10 | 1.56 |
| Ricobayo | 27 | 5.395 | 1934 | 7 | 5 | 12 | 1.69 |
| Orellana | 40 | 5.530 | 1961 | 14 | 4 | 18 | 2.38 |
| Ebro | 6 | 6.340 | 1945 | 11 | 4 | 15 | 1.27 |
| Alarcón | 56 | 6.840 | 1955 | 5 | 4 | 9 | 1.32 |
| Valdecañas | 50 | 7.300 | 1965 | 6 | 2 | 8 | 1.39 |
| Mequinensa | 34 | 7.720 | 1966 | 8 | 6 | 14 | 1.67 |
| Buendía | 36 | 8.067 | 1957 | 5 | 3 | 8 | 1.16 |
| Almendra | 28 | 8.661 | 1970 | 8 | 7 | 15 | 1.91 |
| Alcàntara | 46 | 10.400 | 1969 | 7 | 5 | 12 | 1.90 |

El llibre de MACARTHUR i WILSON³ aprofundeix en el significat de les illes en evolució i en ecologia. Aquests autors no solament introdueixen un tractament teòric de la colonització i l'extinció —o, si més no, ens convencen que aquest enfoc és possible—, sinó que presenten relacions concretes entre nombre d'espècies, extensió i edat de les illes, i sugge-

reixen la generalització de les nocions de biogeografia insular per tot arreu. Fet i fet, en ecologia, tot són illes —illes en el mosaic de la biosfera— i, podem afegir, sota l'acció humana, els antics ecosistemes abans continus van quedant convertits en petits illots.

Els llacs són ecosistemes ben característics que reflecteixen les illes com en negatiu. Són illes d'aigua enmig de la terra. Són apropiats per a l'estudi dels mateixos fenòmens pels quals les illes tenen anomenada. Hi ha una ràpida evolució divergent en races de cladòcers i copèpodes planctònics, en llacs europeus i americans poblats de fa solament 11.000 anys o menys, i la diferent importància del sexe en els distints grups de crustacis en fa l'estudi comparatiu molt important. En els petits llacs de muntanya, l'extinció d'espècies introduïdes i la probabilitat d'introducció de noves espècies mantenen un equilibri del tot semblant als exemples més típics postulats per la teoria de la biogeografia insular.⁴

Però, generalment, la situació no es tan favorable, puix que els llacs solen estar comunicats els uns amb els altres per aigües corrents que, si bé tenen un transport unidireccional i són certament barreres per a moltes espècies que no aguanten les aigües fluents, augmenten malgrat tot la probabilitat de colonització recíproca. No permeten un isolament total, però tampoc s'hi oposen totalment. Aquesta mena de relacions es donen encara més en els llacs artificials, on el flux d'aigua és intens. És una condició d'existència i un factor de transmissió de gèrmens d'uns a uns altres.

El fet de disposar d'una informació excellent sobre el poblament dels embassaments o repeses de tot l'estat espanyol ens ha fet pensar en l'examen d'aquest material des del punt de vista del poblament i composició de les faunes, dins de la teoria de la biogeografia insular. Es troben dos problemes connexos fins a cert punt. El primer, que avui no analitzarem, és l'origen de les espècies que trobem en els llacs artificials. Algunes d'elles vénen, òbviament, d'altres aigües del nostre país; però d'altres han estat probablement introduïdes fa poc, procedents d'ambients semblants d'altres països, portades per ocells aquàtics o per altres mitjans de transport. És molt probable que les *Daphnia* de cap elevat o amb caputxa, que avui trobem a molts llocs, procedeixin d'Europa central i així mateix es podrien fer comentaris semblants respecte d'altres formes.

Deixant de banda aquest problema, ara volem fixar-nos solament en la riquesa i composició de les faunes prancòniques per veure si és possible trobar alguna relació amb el temps que fa que l'aigua és oberta al poblament i amb l'extensió de la massa d'aigua en qüestió.

Un centenar d'embassaments de tot l'estat espanyol (taula 1) han estat estudiats del 1972 al 1975, s'hi han fet almenys quatre visites a cada un, i s'hi han recollat crustacis amb una xarxa de malla fina (obertures de 250 μm). Aquests materials han servit per fer una llista de les espècies presents en el plàncton de cada llac, en conjunt, i, amb els censos preparats, s'ha calculat a més la diversitat mitjançant la coneguda expressió de Shannon

$$D = \sum p_i \log_2 p_i,$$

on p_i són les proporcions de cada una de les espècies al conjunt total ($\sum p_i = 1$). Aquestes dades figuren detallades a la taula 1 i resumides, emprant mitjanes, a la taula 2, on s'han completat amb dades de llacs naturals (els de Banyoles han estat proporcionats per M. R. MIRACLE).

TAULA 2. Dades sinòptiques referents a la distribució de crustacis planctònics en un centenar de llacs artificials de l'Estat espanyol¹

| Superfície, Ha | Anys de construcció de la represa | | Llacs naturals ² | |
|----------------|--------------------------------------|--------------------------|-----------------------------|------------------------------------|
| | 1956-1972 | 1884-1955 | | |
| — 330 | 1,47 ± 0,11 | 1,53 ± 0,18 | 1,94 ± 0,12 | Diversitat |
| 330 — 1.000 | 1,35 ± 0,09 | 1,47 ± 0,08 | | |
| 1.000 — 3.300 | 1,16 ± 0,08 | 1,35 ± 0,14 | | |
| 3.300 — | 1,66 ± 0,03 | 1,42 ± 0,09 ³ | | |
| — 330 | 12,10 ± 0,80 | 10,83 ± 0,69 | 6,50 ± 1,76 | Espècies de crustacis ⁴ |
| 330 — 1.000 | 9,75 ± 0,54 | 10,61 ± 1,21 | | |
| 1.000 — 3.300 | 9,66 ± 0,60 | 10,23 ± 0,60 | | |
| 3.300 — | 11,60 ± 1,06 | 12,00 ± 1,24 | | |
| — 330 | 6,60 ± 0,51 | 6,66 ± 0,71 | 3,50 ± 1,06 | Espècies de cladòcers |
| 330 — 1.000 | 6,20 ± 0,43 | 6,53 ± 0,70 | | |
| 1.000 — 3.300 | 6,22 ± 0,51 | 6,84 ± 0,44 | | |
| 3.300 — | 7,40 ± 0,47 | 7,66 ± 1,43 | | |
| — 330 | 5,40 ± 0,55 | 4,16 ± 0,98 | 3,00 ± 0,70 | Espècies de copèdopes |
| 330 — 1.000 | 3,50 ± 0,25 | 4,00 ± 0,51 | | |
| 1.000 — 3.000 | 3,27 ± 0,25 | 3,30 ± 0,42 | | |
| 3.300 — | 4,10 ± 0,49 | 4,33 ± 0,26 | | |
| — 330 | 1,22 | 1,59 | 1,15 | C/D |
| 330 — 1.000 | 1,77 | 1,63 | | |
| 1.000 — 3.300 | 1,90 | 2,07 | | |
| 3.300 — | 1,80 | 1,77 | | |

1. Mitjanes aritmètiques i error de la mitjana.
2. Llacs de Banyoles i Sanabria.
3. Solament tres casos.
4. A més de copèdopes i cladòcers hi pot haver ostràcodes.

Les espècies incloses a l'estudi no sols eren les genuïnament planctòniques, sinó també algunes litorals, però presents en quantitat al plàncton. És clar que és difícil traçar els límits del que és acceptable i del que no hi és. Cladòcers i copèdopes formen els dos grups impor-

tants; però en alguns casos s'han trobat ostràcodes —que pròpiament son més litorals—, per això el total de crustacis alguna vegada és superior a la suma d'espècies de cladòcers i de copèpodes. Els embassaments han estat agrupats senzillament en dos grups, més antics i més moderns, els primers entorn dels 30 anys d'existència, i els segons més sovint entorn d'uns 10 anys.

Els factors a tenir en compte són:

1. *L'extensió del llac artificial.* En nombrosos estudis sobre fauna insular, els autors acostumen a trobar una relació entre el nombre d'espècies i una potència (generalment de 0,2 o 0,35) de l'extensió.

2. *L'edat; el temps que fa que han estat oberts a la colonització.* També es pot pensar en una relació de tipus decreixent o exponencial.

3. *El desenvolupament de la costa o l'heterogeneïtat de les vores, que contribueix a la presència d'espècies d'origen litoral en el plàncton.* La relació entre el desenvolupament de la costa i la superfície és $\sqrt{S}/S = \sqrt{S}$, i aquest valor s'utilitzarà com un índex de l'efecte descrit.

Les dades resumides s'han utilitzat per mirar d'aplicar alguna expressió quantitativa, inspirada en el que fins ara han trobat diferents estudiosos de la fauna de les illes, que s'han interessat per la riquesa numèrica dels biotes insulars i per llur explicació. Trobem que la següent expressió, que dóna cos a les consideracions precedents, podria servir de base per a una ulterior elaboració:

$$N = 2,4 (\ln S + [\ln T + 3,3] / \sqrt{S})$$

N = nombre total d'espècies.

S = extensió superficial de l'embassament, en km².

T = temps passat des de l'entrada en servei, en anys.

L'aplicació d'aquestes expressions dóna els resultats expressats a la taula 3.

TAULA 3

| Superfície Km ² | Antiguitat de la represa | |
|----------------------------|--------------------------|-------------------|
| | Entorn de 10 anys | Entorn de 30 anys |
| < 33 | 11,2 | 13,1 |
| 3,3 — 10 | 9,7 | 10,7 |
| 10 — 33 | 10,3 | 10,6 |
| > 33 | 11,5 | 11,8 |

La diferència més important és que hom esperaria una riquesa més gran en els embassaments antics i petits. Potser les fluctuacions de nivell fan que l'efecte de la colonització a partir de la vida litoral sigui inferior a l'esperat, precisament perquè per vells que siguin els embassaments mai no donen ocasió a una vida rica a llurs vores.

Les dades presentades, amb la interpretació donada, ens afirmen en l'opinió que l'estudi experimental i quantitatiu del poblament de biòtops discontinus és possible, però alhora ens avisen que cal anar amb prudència i que són d'esperar complicacions.

BIBLIOGRAFIA

1. ARMENGOL, J.: *Los crustáceos del plancton de los embalses españoles*. «Oecologia aquatica», 3: 3-96 (1978).
2. BARBOUR, C. D. i BROWN, J. H.: *Fish species diversity in lakes*. «Amer. Natur.», 108: 473-489 (1974).
3. MACARTHUR, R. H. i WILSON, E. O.: *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press. 203 pp. (1967).
4. SCHOENER, A.: *Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands*. «Amer. Natur.», 108: 715-738 (1974).