

## ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA COMUNIDAD INFRALITORAL DE *CODIUM VERMILARA* (OLIVI) DELLE CHIAJE DE LA COSTA BRAVA (MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL).

E. Ballesteros\*

Recibido: 18 marzo 1988  
Aceptado: 7 noviembre 1988

### SUMMARY

**Structure and dynamics of *Codium vermilara* community in the Costa Brava (Western Mediterranean).**

*Codium vermilara* community occurs in rocky bottoms around 8-20 meters depth in some places of the Catalan Coast (Northwestern Mediterranean). Species composition is dominated by sciaphilic algae such as *Codium vermilara*, *Halopteris filicina* and *Sphaerococcus coronopifolius*. Encrusting algae (e.g. *Mesophyllum lichenoides*, *Neogoniolithon mammosum*?) cover all the substrate and represent a high percentage of the whole biomass. Turf-algae are also very abundant and thallus of *Codium vermilara* are entirely covered by epiphytes in spring. Biomass ranges between 1.500 and 2.000 g dwt m<sup>-2</sup> (including calcareous algae) and percentage coverage ranges between 180 and 410%. Species richness is extraordinarily high (up to 129 species in 1.024 cm<sup>2</sup>). Species diversity (Shannon's index) ranges between 1.6 and 2.7 bits (calculated from biomass values) or between 2.8 and 4.3 bits (calculated from coverage values). Pattern diversity is relatively high, so that areas of 600 cm<sup>2</sup> are recommended in order to pick up representative samples of this community.

Community dynamics can be included in the model described by BALLESTEROS (1984) for Mediterranean phytobenthic communities. Production phase occurs in spring-summer, while diversification phase occurs in autumn-winter. Production of *Codium vermilara* seems to be mainly limited by light since period of maximum growth occurs in spring and summer. Nevertheless, nutrient availability seems to play an important role in production cycle of this species, slightly displacing production to spring, when irradiance has not reached its maximum values but nutrient concentration in seawater is still detectable. Mean annual production of *Codium vermilara* ranges between 0.15 and 0.30 g C m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>, and community production ranges between 0.3 and 0.4 g C m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> that represents an amount of organic matter higher than that produced by phytoplankton. In comparison with other Mediterranean communities these values are lower than those estimated from other infralittoral communities, but higher than those estimated from circalittoral, strongly light-limited, communities.

**Key words:** Community structure, Community dynamics, Phytobenthos, *Codium*, Western Mediterranean.

### RESUMEN

Se analiza la composición específica, la estructura y la dinámica de la comunidad de *Codium vermilara* propia de los fondos rocosos de la Costa Brava situados entre los 8 y los 20 metros de profundidad. Esta comunidad, dominada por especies esciáfilas es extraordinariamente rica en especies, posee una elevada diversidad y el motivo estructural se alcanza para superficies cercanas a los 600 cm<sup>2</sup>. La variación del recubrimiento a lo largo del año permite describir la dinámica de la comunidad. Esta se ajusta al modelo general descrito para las comunidades bentónicas del Mediterráneo Occidental. La fase de producción tiene lugar en primavera-verano y la fase de diversificación ocurre en otoño-invierno, como corresponde a una comunidad de tránsito entre las zonas infralitoral y circalitoral. El crecimiento de *Codium vermilara* está gobernado por la disponibilidad de luz y nutrientes aunque la irradiancia parece ser el factor principal. La producción anual media de

\* Centre d'Estudis Avançats. C. Sta. Bàrbara s/n. 17300 Blanes. Girona. Spain.

*Codium vermilara* se ha estimado en 0.15-0.30 g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> y la producción global de la comunidad en 0.3-0.4 g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, valores inferiores a la producción de otras comunidades infralitorales pero superiores a la de comunidades circalitorales, fuertemente limitadas por la luz.

Palabras clave: Estructura, dinámica, fitobentos, *Codium*, Mediterráneo Occidental.

## INTRODUCCIÓN

Son numerosos los trabajos dedicados al estudio de las comunidades fitobentónicas del Mediterráneo Occidental y el resultado es la existencia de un conocimiento bastante aceptable de la bionomía de los fondos mediterráneos. Sin embargo, este conocimiento decrece de forma exponencial con la profundidad. Tanto es así que las comunidades de algas situadas por debajo de los 8-10 metros no han sido objeto todavía de ningún trabajo **monográfico** extenso. Por otro lado, la estructura y la dinámica de las comunidades bentónicas a estas profundidades es totalmente desconocida a causa de la ausencia de trabajos que aborden estos temas. Finalmente, son necesarias estimas de producción de las comunidades bentónicas infralitorales y circalitorales puesto que son las que ocupan una extensión mayor en el bentos litoral de dominancia **algal**. Su contribución a la producción primaria de la zona costera es, sin duda, importante.

Sin entrar en los dominios de la zona **circalitoral**, y ciñéndonos a la vegetación asentada sobre substrato rocoso de la zona infralitoral inferior, los distintos autores distinguen básicamente dos tipos de comunidades. Por una parte, el *Cystoseiretum spinosae* Giaccone, 1972 (GIACCONE, 1972, 1973; GIACCONE & BRUNI, 1972) con un estrato erecto de algas con tendencias fotófilas, que engloba aquellas comunidades dominadas por *Cystoseira spinosa* y con un amplio cortejo de especies acompañantes de porte arborescente (*Cystoseira ercegovicii*, *Halopteris flicina* o *Sargassum horns-chuchii*). El substrato está dominado por algas **esciáfilas** que colonizan profusamente las bases y los tófulos de *Cystoseira spinosa*. La otra comunidad usualmente citada corresponde al *Udoteo-Callithamnietum tripinnati* Augier & Boudouresque, 1974, inicialmente descrita por BOUDOURESQUE (1973) bajo el nombre de *Peyssonnelietum rubrae aglaothamnietosum*. A esta comunidad se han referido hasta el momento la mayoría de comunidades **esciáfilas** infralitorales de modo calmado del Mediterráneo Occidental. Su composición cualitativa es prácticamente indistinguible del substrato del *Cystoseiretum spinosae* y el estrato erecto, de

existir, está constituido por especies que en el *Cystoseiretum spinosae* ocupan un estrato intermedio (*Udotea petiolata*, *Halimeda tuna*, *Phyllophora crispa*) o son **epífitas** de *Cystoseira* (*Dictyota linearis*, *Dictyopteris membranacea*). Esta comunidad, tal y como está descrita, es idéntica al *Peyssonnelietum squamariae* J. Feldmann descrito por FELDMANN (1937) de Banyuls y, probablemente, debería incluir asimismo al *Udoteo-Peyssonnelietum Molinier*, 1958 descrito por MOLINIER (1960) de las costas de Córcega.

En este trabajo se ha estudiado la comunidad infralitoral dominada por *Codium vermilara* que aparece en diversas localidades de la Costa Brava entre unos 8 y 20 metros de profundidad aproximadamente. Dicha comunidad se estudia en base a unos inventarios efectuados en las distintas estaciones del año con la intención de describir su composición florística, cualitativa y cuantitativa, estudiar su estructura a pequeña escala y observar las variaciones estacionales en estos parámetros. Asimismo se estudia el crecimiento de *Codium vermilara* y se relaciona con las variaciones en los parámetros ambientales (luz, nutrientes). La nomenclatura utilizada corresponde, básicamente, a la terminología de BALLESTEROS et al. (1985).

## METODOLOGÍA

La zona muestreada se sitúa en Tossa de Mar (Girona, UTM 31TDG91), en la zona rocosa que se extiende al este de la isla de Tossa. La comunidad de *Codium vermilara* ocupa en esta localidad los fondos rocosos de inclinación variable situados entre 7-10 y 15-25 metros de profundidad. Su distribución **batimétrica** varía atendiendo a la inclinación y orientación del substrato. A menor profundidad es substituida por comunidades de algas fotófilas referibles al *Padino-Cladostephetum hirsutae* J. Feldmann, 1937 o al *Herposiphonio-Corallinetum elongatae* Ballesteros, 1984, y a profundidades mayores, ya en la zona **circalitoral**, aparecen pequeñas manchas del *Cystoseiretum zosteroidis* Giaccone, 1972, y una comunidad fuertemente concrecionada dominada por *Mesophyllum lichenoides* y *Halimeda tuna* (BALLESTEROS, 1984).

El **muestreo** se realizó estacionalmente (enero, abril, julio, septiembre), a una profundidad de 11 metros, mediante el método de recolección total (BOU-

BOUDOURESQUE, 1971) adaptado a las muestras en retículo (BALLESTEROS, 1986). En total se recogieron 16 submuestras en cada ocasión, con un tamaño de submuestra de 49 cm<sup>2</sup> (enero) o 64 cm<sup>2</sup> (resto), lo cual corresponde a una área total de 784 cm<sup>2</sup> (enero) o 1024 cm<sup>2</sup> (resto). Estas superficies son netamente superiores al patrón estructural de la comunidad **detectable** visualmente y superiores, asimismo, a los valores de área mínima detectados en comunidades de algas fotófilas mediterráneas (COPPEJANS, 1977).

La **separación y cuantificación** de las muestras se efectuó **utilizando** la metodología comentada en BALLESTEROS (1986) obteniéndose dos matrices de datos, una de **biomasa** y otra de recubrimiento (por abatimiento), **para** cada inventario. **A partir** de estas matrices **se elaboraron** las curvas **especies/área**, diversidad (Shannon)/área, índice de Kulczynski/área (BALLESTEROS, 1986) y la variación del índice **varianza/media** de la biomasa en función del área. Posteriormente se calcularon los siguientes parámetros estructurales (BALLESTEROS, 1986):

1. Biomasa de la comunidad expresada en gramos de peso seco por metro cuadrado.
2. Porcentaje de recubrimiento.
3. Riqueza específica (R): número de especies correspondientes al punto Calleja  $5 \cdot 10^{-2}$  en la curva **especies/área**.
4. Distribución específica (k): valor del parámetro k en el ajuste de la curva **especies/área** a una ecuación semilogarítmica expresable en forma potencial como
 
$$x = k e^{ay}$$
 donde y es el número de especies y x el área en cm<sup>2</sup>.
5. Punto Molinier 2015 (NEDELEC, 1979) (área mínima específica).
6. Diversidad específica (Ab y Ar): valor asintótico de la diversidad al ajustar la curva diversidad área a una ecuación de Michaelis-Menten.
7. Diversidad de motivo (Sb y Sr): valor de superficie correspondiente al punto Calleja  $1 \cdot 10^{-3}$  en la curva diversidad área ajustada a una ecuación de Michaelis-Menten. Este parámetro proporciona, además, el área para la cual la diversidad está prácticamente estabilizada (área mínima estructural).
8. Homogeneidad cuantitativa, calculada a partir del índice de Kulczynski, para un tamaño de muestra igual a la mitad del total muestreado.

Los inventarios globales se han tratado también **fitosociológicamente** mediante la asignación de las especies a unos grupos ecológicos predeterminados (BOUDOURESQUE, 1984).

La **dinámica** de la comunidad se ha establecido a partir de los inventarios estructurales. El crecimiento de *Codium vermilara* se ha evaluado mediante el seguimiento de 14 **talos** marcados situados en una superficie de 800 cm<sup>2</sup>. Se contaron el número de ápices de cada individuo con una periodicidad bimensual; el error del **contaje in situ** se estimó en un 8%. Para cada ejemplar se calculó la relación **biomasa/ápice** y, a su vez, **la biomasa** en cada época de **muestreo** lo cual da una idea de la producción de *Codium* para cada intervalo de tiempo. El método no detecta la

producción de nuevos rámulos si, paralelamente, existen pérdidas. Sin embargo, la comparación de estos datos con los obtenidos para *Halimeda tuna* (BALLESTEROS, 1984) permiten establecer que la producción real de *Codium* se encuentra entre el valor estimado por este método (producción mínima) y el doble (producción máxima). Por su parte, la producción de los **epífitos** se ha igualado a la suma de las biomásas parciales de cada especie en cada recolección. La producción del sustrato se ha estimado como la suma de las biomásas máximas de cada especie en las distintas recolecciones (BALLESTEROS, 1984); no se han tenido en cuenta las especies **incrustantes**. La conversión a gramos de carbono se ha efectuado mediante el factor 0.4 aplicado al peso seco desprovisto de cenizas (MARGALEF, 1974).

## RESULTADOS

Los inventarios efectuados se presentan en la tabla 1. El estrato erecto está totalmente dominado por *Codium vermilara* y el sustrato **incrustante** por las coralináceas *Mesophyllum lichenoides* y *Neogoniolithon mamillosum*? Otras especies de gran porte con un recubrimiento importante son *Codium bursa*, *Sphaerococcus coronopifolius* y *Halopteris filicina*; en primavera-verano, *Dictyota dichotoma* y *Padina pavonica* son también relevantes. Los epífitos de *Codium vermilara* son muy numerosos; merecen destacarse *Herposiphonia tenella* v. *secunda*, *Spermothamnion flabellatum*, *Sphacelaria cirrosa* y *Audouinella codii*. El sustrato de algas erectas es muy variable y pueden distinguirse algas de talo laminar, persistentes a lo largo del año (*Rhodymenia ardisonei*, *Udotea petiolata*, *Codium effusum*, diversas *Peyssonnelia*), y algas de aspecto **filamentoso**, de tasa de renovación muy elevada (*Falkenbergia rufolanosa-estadio*, *Plocamium cartilagineum*, *Antithamnionella spirographidis*, varias especies de *Callithamnion*, *Ceramium* y *Polysiphonia*), las cuales aparecen también epífitas de *Codium*.

El aspecto de la comunidad vana regularmente a lo largo del año. En invierno *Codium* está muy epifitado y tiene una biomasa mínima (30-100 g ps m<sup>-2</sup>). El sustrato incrustante está escasamente recubierto de algas y esto propicia el crecimiento de diversas especies **filamentosas**. A principios de primavera los **talos** de *Codium* están tan epifitados que es difícil reconocer los ápices. Las especies incrustantes están ya totalmente recubiertas de algas efímeras (principalmente ceramiáceas). A finales de primavera los rámulos epifitados de *Codium* han desaparecido y ya se observan nuevos rámulos de color verde intenso, totalmente recubierto de pelos. En el sustrato han **desapa-**

TABLA 1. Inventarios de la comunidad de *Codium vermilara* efectuados a 11 m de profundidad, orientación NE e inclinación 10-15° (fechas: 1: 090182; 2: 070482; 3: 070782; 4: 290982). La abundancia se expresa en porcentaje de recubrimiento (cifra superior) y en gramos de peso seco por metro cuadrado (cifra inferior). El símbolo † denota presencia (biomasa inferior a 0.1 g ps m<sup>-2</sup> y recubrimiento inferior a 0.1%). La nomenclatura utilizada corresponde a la terminología de BALLESTEROS *et al.* (1985)

Relevés of the *Codium vermilara* community sampled at 11 meters depth, NE orientated and with a slope of 10-15 (dates: 1: 090182; 2: 070482; 3: 070782; 4: 290982). The abundance is expressed in percentage of coverage (first quantity) and 0.1 g dwt m<sup>-2</sup> (second quantity). Symbol † means presence (biomass lower than 0.1 g dwt m<sup>-2</sup> and coverage lower than 0.1%). Species nomenclature has been adapted from BALLESTEROS *et al.* (1985).

	1	2	3	4
<i>Codium vermilara</i> Delle Chiaje	18,7	17,2	213,6	111,5
<i>Mesophyllum lichenoides</i> Lemoine	51,7	33,4	382,5	218,5
<i>Neogoniolirhon mamillosum?</i> Setchell & Masson	48,8	56,3	67	53,4
<i>Herposiphonia tenella</i> Nageli var. <i>secunda</i> Hollenberg	999,4	758,7	694,9	655,9
<i>Codium bursa</i> J. Agardh	18,4	30,7	15,3	29,5
<i>Rhodymenia ardissoni</i> J. Feldmann	616,6	723,5	320,5	878,1
<i>Dictyota dichotoma</i> Lamouroux	0,6	0,5	21,4	24,9
<i>Spermothamnion flabellatum</i> Bornet	0,6	0,5	21,4	26,6
<i>Callithamnion byssoides</i> Arnott ex Harvey	22,2	0,1	0,1	7,4
<i>Falkenbergia rufolanosa</i> Schmitz	152,8	0,3	0,6	35,3
<i>Sphacelaria cirrosa</i> C. Agardh	10,1	4,1	5,4	8,9
<i>Zanardinia prototypus</i> Nardo	12,6	2,3	8,4	7,4
<i>Ceramium diaphanum</i> Roth var. <i>lophophorum</i> G. Feldmann	+	25,0	0,5	0,3
<i>Antithamnion cruciatum</i> Nageli	+	7,7	0,5	0,2
<i>Halopreris filicina</i> Kutzing	1,3	0,2	1,4	12,8
<i>Wrangelia penicillata</i> C. Agardh	1,3	0,2	1,4	12,9
<i>Ceramium jlaccidum</i> Ardissoni	2,6	5,9	1,6	2,8
<i>Myriogramme carnea</i> Kylin	2,6	5,3	1,6	2,8
<i>Cryptonemia lomation</i> J. Agardh	3,0	2,2	1,4	4,5
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i> Stackhouse	2,7	2,0	1,4	4,5
<i>Champia parvula</i> Harvey	3,2	1,5	2,5	29,4
<i>Rhodophyllis divaricata</i> Papenfuss	4,3	1,4	2,5	28,7
<i>Dasya corymbifera</i> J. Agardh	0,3	2,9	2,8	2,0
<i>Colpomenia sinuosa</i> Derbes & Solier	0,3	3,7	5,6	4,2
<i>Halopreris scoparia</i> Sauvageau	2,5	1,5	2,0	1,5
<i>Audouinella codii</i> Garbary	2,5	1,3	2,0	1,5
	0,3	1,5	1,2	3,2
	0,3	1,2	1,2	3,2
	0,3	2,8	2,3	0,6
	0,3	3,0	2,3	0,5
	1,3	0,2	0,5	3,8
	1,3	0,2	0,5	4,0
	0,2	0,1	2,1	3,2
	0,2	0,1	2,1	3,2
	1,8	2,5	+	0,9
	0,9	1,3	+	0,3
	0,4	+	4,2	0,6
	0,3	+	8,6	1,2
	0,1	+	0,4	4,6
	0,1	+	0,5	5,8
	0,6	2,6	0,7	1,2
	0,6	2,1	0,7	1,2
	0,8	1,5	2,1	0,3
	0,4	0,9	1,0	0,2
	0,5	1,1	2,2	0,8
	0,5	1,0	2,2	0,8
	0,4	1,6	0,4	2,2
	0,4	1,5	0,4	1,8
	3,2	0,5	0,1	0,4
	4,4	0,5	0,1	0,4
	+	1,1	+	2,6
	+	1,2	+	2,1
	1,5	0,6	1,6	+
	1,5	0,6	1,6	+

	1	2	3	4
<i>Antithamnionella spirographidis</i> Schiffner	0,9	1,9	0,7	+
	0,9	1,3	0,7	+
<i>Lophosiphonia scopulorum</i> Womersley	0,4	0,3	0,1	2,4
	0,4	0,2	0,1	2,4
<i>Lyngbya sordida</i> Gomont	+	+	0,1	2,5
	+	+	0,1	2,5
<i>Monosporus pedicellatus</i> Solier	0,2	1,5	0,3	0,5
	0,2	1,3	0,3	0,5
<i>Laurencia aff. pinnatifida</i> Lamouroux	0,4	1,3	0,2	0,9
	0,5	1,1	0,2	0,9
<i>Peyssonmelia bornerii</i> Boadouresque & Denizot	1,4	0,1	0,7	0,3
	2,9	0,2	2,2	0,4
<i>Callithamnion tripinnatum</i> C. Agardh	0,6	0,8	0,8	0,2
	0,6	0,7	0,8	0,2
<i>Compsorhamnion thuyoides</i> Schmitz	1,2	0,9	+	0,1
	1,2	0,9	+	0,1
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> Collins & Harvey	0,4	0,8	+	0,7
	0,2	0,3	+	0,3
<i>Dasyopsis spinella</i> Zanardini	0,3	0,2	0,4	0,7
	0,3	0,2	0,3	0,7
<i>Ceramium echionorum</i> J. Agardh	0,2	0,3	0,8	0,8
	0,2	0,3	0,8	0,8
<i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander	0,7	+	0,7	0,2
	3,6	+	3,9	0,4
<i>Botryocladia boergesenii</i> J. Feldmann	0,5	0,3	0,2	0,5
	0,7	0,2	0,2	0,5
<i>Cladophora hutchinsiae</i> Kützing	0,1	0,1	0,8	+
	0,1	0,1	0,8	+
<i>Jania rubens</i> Lamouroux	0,1	0,1	0,1	0,5
	0,1	0,1	0,1	1,0
<i>Dasya punicea</i> Meneghini	0,3	0,1	0,7	1,8
	0,3	0,1	0,7	1,8
<i>Seirospora sphaerospora</i> J. Feldmann	0,1	0,8	0,5	0,6
	0,1	0,7	0,5	0,6
<i>Lomentaria chylocladiella</i> Funk	+	0,3	0,2	0,9
	+	0,3	0,2	0,9
<i>Antithamnion tenuissimum</i> Schiffner	1,0	0,2	+	+
	1,0	0,1	+	+
<i>Prerorhamnion crispum</i> Nägeli	0,1	0,3	0,2	0,1
	0,1	0,3	0,2	0,1
<i>Jania corniculata</i> Lamouroux	+	+	0,1	0,4
	+	+	0,1	0,4
<i>Aphanocladia stichidiosa</i> Ardré	+	0,3	+	0,1
	+	0,3	+	0,1
<i>Borryocladia chiajeana</i> Kylin	0,3	0,1	+	0,1
	0,3	0,1	+	0,1
<i>Compsorhamnion gracillimum</i> De Toni	+	0,2	0,1	0,3
	+	0,2	0,1	0,3
<i>Crouania attenuata</i> J. Agardh	+	0,3	+	+
	+	0,3	+	+
<i>Nereia filiformis</i> Zanardini	0,1	0,2	0,1	+
	0,1	0,3	0,1	+
<i>Ceramium codii</i> Mazoyer	0,2	0,1	0,1	0,1
	0,2	0,1	0,1	0,1
<i>Cladophora albida</i> Kützing	+	0,1	0,1	0,1
	+	0,1	0,1	0,1
<i>Ceramium rubrum</i> C. Agardh	+	0,1	+	+
	+	0,1	+	+
<i>Cladophoraceae</i> ind.	+	0,1	0,1	+
	+	0,1	0,1	+
<i>Gelidium pusillum</i> Le Jolis	+	0,1	+	+
	+	0,1	+	+
<i>Phaeophila viridis</i> Parke & Burrows	+	+	+	+
	+	+	+	+

E. BALLESTEROS

	1	2	3	4
<i>Aglaozonia chilosa</i> Falkenberg		16,6	0,1	19,0
		16,8	0,1	16,0
<i>Padina pavonica</i> Thivy		0,2	17,9	3,3
	–	0,2	13,1	3,9
<i>Peyssonnelia squamaria</i> Decaisne	6,8	–	3,2	5,0
	21,0	–	6,7	8,9
<i>Polysiphonia foetidissima</i> Cocks	–	5,2	0,6	0,7
		4,7	0,6	0,7
<i>Polysiphonia furcellata</i> Harvey		4,9	0,1	1,0
		4,1	0,1	1,0
<i>Feldmannia globifera</i> Harnel		1,8	0,6	0,3
	–	1,5	0,6	0,2
<i>Gloiocladia furcata</i> J. Agardh	0,2	–	2,0	0,4
	0,2	–	1,8	0,4
<i>Lomentaria ercegovicii</i> Verlaque et al.	0,7	0,5	–	0,9
	0,7	0,4	–	0,9
<i>Codium effusum</i> Delle Chiaje	–	0,7	1,0	2,3
	–	3,5	2,9	9,0
<i>Sphondylorhamnium multifidum</i> Nageli	0,1	1,0	0,2	–
	–	0,1	0,8	0,2
<i>Nithophyllum micropunctatum</i> Funk		+	0,8	1,0
		+	0,4	0,5
<i>Fosliella farinosa</i> Howe	–	–	0,4	+
	+	–	0,1	+
<i>Callithamnion hookeri</i> Gray	0,8	0,2	+	–
	0,7	0,2	+	–
<i>Polysiphonia elongata</i> Sprengel	0,4	0,3	–	0,1
	0,4	0,3	–	0,1
<i>Halicystis parvula</i> Schmitz	0,1	0,4	+	–
	0,1	0,3	+	–
<i>Pleonosporium borneri</i> Hauck	–	+	0,4	+
	–	+	0,4	+
<i>Callithamnion</i> sp.	+	+	0,4	–
	+	+	0,4	–
<i>Corallina granifera</i> Ellis & Solander	–	0,1	+	0,3
	–	0,2	0,1	0,5
<i>Bryopsis monoica</i> Berthold	0,1	+	0,2	–
	0,1	+	0,2	–
<i>Bryopsis plumosa</i> C. Agardh	0,1	0,2	–	+
	0,1	0,2	–	+
<i>Erythroglossum sandrianum</i> Kylin	0,2	0,1	+	
	0,1	+	+	
<i>Erythrotrichia carnea</i> J. Agardh	+	0,1	+	
	+	0,1	+	
<i>Pterothamnion plumula</i> Nageli	–	+	0,1	0,1
	–	+	0,1	0,1
<i>Griffithsia schouboei</i> Montagne	0,2	0,1	0,1	–
	0,2	0,1	0,1	–
<i>Enteromorpha multiramosa</i> Bliding	+	–	+	0,1
	+	–	+	0,1
<i>Callithamniella tingitana</i> G. Feldrann	0,1	+	0,1	–
	0,1	+	0,1	–
<i>Audouinella caespitosa</i> Dixon	+	0,1	+	
	+	0,1	+	
<i>Dasya hutchinsiae</i> Harvey	+	+	+	
	+	+	+	
<i>Giffordia mitchelliae</i> Harnel	+	–	0,1	+
	+	–	0,1	+
<i>Pseudochlorodesmis furcellata</i> Boergesen	–	+	+	+
	–	+	+	+
<i>Stylonema cornu-cervi</i> Reinsch	+	+	+	
	+	+	+	



	1	2	3	4
<i>Trailiella intricata</i> Batters		+	-	+
<i>Pringsheimiella scutata</i> Marchewianka	-	+	-	+
<i>Cladophora dalmatica</i> Kützing	+	-	+	+
<i>Cladophora lehmanniana</i> Kützing	+	-	+	+
<i>Cladophora lehmanniana</i> Kützing	-	+	-	+
<i>Ecrocarpaceae</i> ind.	-	-	+	+
<i>Oscillatoria corallinae</i> Gomont	+	+	-	-
<i>Pedobesia lamourouxii</i> J. Feldmann et al.	+	+	-	-
<i>Pedobesia lamourouxii</i> J. Feldmann et al.	-	-	+	+
<i>Pedobesia lamourouxii</i> J. Feldmann et al.	-	-	+	+
<i>Florideophyceae</i> incrustante indet.	4,7	-	-	-
<i>Peyssonnelia dubyi</i> Crouan & Crouan	4,7	-	-	-
<i>Peyssonnelia dubyi</i> Crouan & Crouan	0,8	-	-	-
<i>Peyssonnelia dubyi</i> Crouan & Crouan	0,8	-	-	-
<i>Gelidium cf. latifolium</i> Bornet & Thuret	0,4	-	-	-
<i>Gelidium cf. latifolium</i> Bornet & Thuret	1,4	-	-	-
<i>Cladophora coelothrix</i> Kützing	0,2	-	-	-
<i>Cladophora coelothrix</i> Kützing	0,2	-	-	-
<i>Peyssonnelia polymorpha</i> Schmitz	0,3	-	-	-
<i>Peyssonnelia polymorpha</i> Schmitz	4,2	-	-	-
<i>Lithorhamnium</i> sp. sl.	0,1	-	-	-
<i>Lithorhamnium</i> sp. sl.	1,0	-	-	-
<i>Gelidiella lubrica</i> J. Feldmann & Hamel	0,1	-	-	-
<i>Gelidiella lubrica</i> J. Feldmann & Hamel	0,1	-	-	-
<i>Enteromorpha clathrata</i> Greville	0,1	-	-	-
<i>Enteromorpha clathrata</i> Greville	0,1	-	-	-
<i>Kallymenia microphylla</i> J. Agardh	0,1	-	-	-
<i>Kallymenia microphylla</i> J. Agardh	0,1	-	-	-
<i>Audouinella hauckii</i> Ballesteros	+	-	-	-
<i>Audouinella hauckii</i> Ballesteros	+	-	-	-
<i>Calosiphonia vermicularis</i> Schmitz	+	-	-	-
<i>Calosiphonia vermicularis</i> Schmitz	+	-	-	-
<i>Nithophyllum punctatum</i> Greville	+	-	-	-
<i>Nithophyllum punctatum</i> Greville	+	-	-	-
<i>Acrosorium uncinatum</i> Kylin var. <i>venulosum</i> Boudouresque et al.	+	-	-	-
<i>Acrosorium uncinatum</i> Kylin var. <i>venulosum</i> Boudouresque et al.	+	-	-	-
<i>Griffithsia</i> sp.?	+	-	-	-
<i>Griffithsia</i> sp.?	+	-	-	-
<i>Dictyotaceae</i> juv. ind.	+	-	-	-
<i>Dictyotaceae</i> juv. ind.	+	-	-	-
<i>Calothrix crusracea</i> Thuret ex Bornet & Flahault	+	-	-	-
<i>Calothrix crusracea</i> Thuret ex Bornet & Flahault	+	-	-	-
<i>Cladophora prolifera</i> Kützing	+	-	-	-
<i>Cladophora prolifera</i> Kützing	+	-	-	-
<i>Gelidium pectinatum</i> Schousboe ex Montagne	+	-	-	-
<i>Gelidium pectinatum</i> Schousboe ex Montagne	+	-	-	-
<i>Melobesia membranacea</i> Lamouroux	+	-	-	-
<i>Melobesia membranacea</i> Lamouroux	+	-	-	-
<i>Giffordia sandriana</i> Hamel	-	3,8	-	-
<i>Giffordia sandriana</i> Hamel	-	3,3	-	-
<i>Chondria dasyphylla</i> C. Agardh	-	1,2	-	-
<i>Chondria dasyphylla</i> C. Agardh	-	0,9	-	-
<i>Cutleria monoica</i> Ollivier	-	0,7	-	-
<i>Cutleria monoica</i> Ollivier	-	0,4	-	-
<i>Dictyopteris membranacea</i> Batters	-	0,5	-	-
<i>Dictyopteris membranacea</i> Batters	-	0,5	-	-
<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau	-	0,4	-	-
<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau	-	0,4	-	-
<i>Cyroseira compressa</i> Gerloff & Nizzamuddin	-	0,4	-	-
<i>Cyroseira compressa</i> Gerloff & Nizzamuddin	-	0,4	-	-

	1	2	3	4
<i>Lomentaria clavellosa</i> Gaillon	-	0,1	-	-
	-	0,1	-	-
<i>Asperococcus turneri</i> Hooker var. <i>profundus</i> J. Feldmann	-	0,1	-	-
	-	0,1	-	-
<i>Cladophora echinus</i> Kützing	-	0,1	-	-
	-	0,1	-	-
<i>Phyllariopsis brevipes</i> Henry & South	-	0,1	-	-
	-	0,1	-	-
<i>Amphiroa beauvoisii</i> Lamouroux	-	0,1	-	-
<i>Enteromorpha ramulosa</i> Hooker	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Mesogloiaceae</i> ind.	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Sphondylothamnion multifidum</i> Nageli f. <i>disticha</i> G. Feldmann	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Stylonema alsidii</i> Drew	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Polysiphonia fruticulosa</i> Sprengel	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Gulsonia nodulosa</i> J. Feldmann & G. Feldmann	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Porphyra</i> sp.	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Fosliella</i> sp.	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Amphiroa</i> sp.	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Callithamniae</i> juv. ind	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Elachistaceae</i> ind.	-	+	-	-
	-	+	-	-
<i>Udotea petiolata</i> Boergesen	-	-	3,3	-
	-	-	8,7	-
<i>Sphacelaria tribuloides</i> Meneghini	-	-	0,1	-
	-	-	0,1	-
<i>Castagnea irregularis</i> Sauvageau	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Antithamnionella elegans</i> Boudouresque & Verlaque	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Amphiroa rigida</i> Lamouroux	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Gigartina acicularis</i> Lamouroux	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Chaetomorpha gracilis</i> Kützing	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Phaeophila</i> sp.	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Enteromorpha</i> sp.	-	-	+	-
	-	-	+	-
<i>Dictyota dichotoma</i> Lamouroux var. <i>intricata</i> Greville	-	-	-	15,5
	-	-	-	6,7
<i>Lithophyllum expansum</i> Philippi	-	-	-	7,1
	-	-	-	128,2
<i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi	-	-	-	5,0
	-	-	-	81,2
<i>Symploca hydnoidea</i> Kützing	-	-	-	2,0
	-	-	-	2,0
<i>Phormidium</i> sp.	-	-	-	2,0
	-	-	-	2,0
<i>Lomentaria linearis</i> Zanardini	-	-	-	0,4
	-	-	-	0,4
<i>Sphacelaria fusca</i> Gray	-	-	-	0,2
	-	-	-	0,2

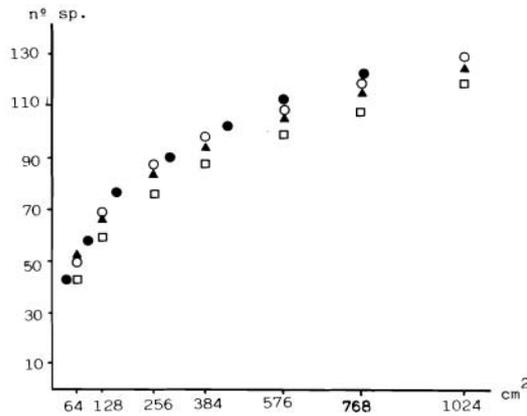
E. BALLESTEROS

	1	2	3	4
<i>Peyssonnelia rosa-marina</i> Boudouresque & Denizot			–	0,1
<i>Peyssonnelia magna</i> Ercegovic	–	–	–	0,3
<i>Gelidiella</i> sp.	–	–	–	0,1
<i>Calothrix confervicola</i> C. Agardh	–	–	–	0,2
<i>Callithamnion caudatum</i> J. Agardh	–	–	–	0,1
<i>Chondria tenuissima</i> C. Agardh	–	–	–	0,1
<i>Dilophus fasciola</i> Howe	–	–	–	0,1
<i>Bryopsisidella neglecta</i> Berthold	–	–	–	+
<i>Cladophora vagabunda</i> Hoek	–	–	–	+
<i>Cladophora pellucida</i> Kützting	–	–	–	+
<i>Lynghya baculum</i> Gomont	–	–	–	+
<i>Derbesia tenuissima</i> Crouan & Crouan	–	–	–	+
<i>Polysiphonia cf. mottei</i> Lauret	–	–	–	+
<i>Acetabularia acetabulum</i> Silva	–	–	–	+
<i>Myriactula stellutata</i> Levring	–	–	–	+
<i>Cystoseira</i> sp. jv.	–	–	–	+
Esponjas ind.	11,6	8,1	10,1	3,5
Briozoos ind.	161,2	116,9	84,0	30,8
Hidrarios ind.	0,9	1,2	3,5	0,5
Prosobranquios ind.	8,0	1,7	21,5	5,7
Poliplacóforos ind.	0,5	1,7	1,2	0,4
<i>Haliotis tuberculata</i> Linné	0,4	1,6	1,3	0,3
<i>Microcosmus</i> sp.	0,5	0,5	0,5	0,1
<i>Myriapora truncata</i> (Pallas)	12,6	10,7	21,7	3,4
<i>Diodora</i> sp.	0,1	–	0,1	0,2
<i>Ostraea edulis</i> Linné	1,4	–	1,9	6,6
<i>Aglaophenia</i> sp.	0,3	–	–	0,8
<i>Spirographis spallanzani</i> Viviani	6,1	–	–	23,6
<i>Ascidia</i> ind.	–	0,2	0,6	–
<i>Balanus perforatus</i> Bruguière	–	4,3	10,5	–
<i>Chlamys</i> sp.	0,1	–	0,5	–
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa)	5,1	–	28,4	–
	–	–	+	0,1
	–	–	0,7	2,5
	–	1,4	–	–
	–	85,9	–	–
	–	1,0	–	–
	–	1,0	–	–
	–	–	–	0,9
	–	–	–	2,8
	–	–	–	0,6
	–	–	–	10,4
	–	–	–	0,1
	–	–	–	9,8
	0,1	–	–	–
	3,6	–	–	–
	+	–	–	–
	0,6	–	–	–

**TABLA 2.** Biomasa ( $\text{g ps m}^{-2}$ ), porcentaje de recubrimiento, riqueza específica (R), distribución específica (k) y área mínima específica (M 2015) calculados a partir de los diferentes inventarios efectuados. El coeficiente de correlación entre las curvas experimentales y las ajustadas es siempre igual o superior a 0.994

Biomass ( $\text{g dwt m}^{-2}$ ) percentage coverage, species richness (R), species distribution (k) and qualitative minimal area for the different relevés  
Correlation coefficient between experimental and fitted curves are always higher than 0.994

N.º Inv.	Fecha	B	% rec	k	R	M20/5
1	090182	1928.9	185.1	12.667	111.6	486
2	070482	1608.5	222.1	10.803	109.0	414
3	070782	1522.9	407.2	14.091	97.9	540
4	290982	2178.6	405.0	9.062	104.1	348



**FIGURA 1.** Curvas especies/área de los inventarios efectuados. La simbología es la siguiente: Inv. 1: círculos negros; Inv. 2: círculos blancos; Inv. 3: cuadrados; Inv. 4: triángulos.

Species/area curves. Inv. 1: black circles; Inv. 2: white circles; Inv. 3: squares; Inv. 4: triangles.

recido las ceramiáceas y *Dictyota*, *Rhodymenia*, *Padina* y *Wrangelia* están en pleno crecimiento. Durante todo el verano los talos de *Codium* tienen una biomasa máxima ( $300$  a  $500 \text{ g ps m}^{-2}$ ), están poco epifitados y mantienen una producción elevada. En el sustrato desaparece *Dictyota* mientras que *Halopteris filicina* y *Padina pavonica* son relativamente abundantes. Durante el otoño aumentan extraordinariamente los epífitos y los primeros temporales eliminan gran parte de los talos de *Codium*. Las especies de desarrollo primaveral y estival desaparecen y la comunidad vuelve a su aspecto invernal.

La biomasa global se mantiene bastante estable durante todo el ciclo anual ( $1500$ - $2100 \text{ g ps m}^{-2}$ ) a causa de la enorme importancia que poseen las algas incrustantes carbonatadas. El ciclo de biomasa del estrato erecto es apreciable

y oscila entre  $105 \text{ g ps m}^{-2}$  y  $503 \text{ g ps m}^{-2}$  siendo máxima en verano y mínima a finales de invierno. El recubrimiento sigue una pauta semejante y oscila entre el 180 y el 410% (tabla 2). La comunidad de *Codium vermilara* es extraordinariamente rica en especies. El número medio de especies por inventario es de 123 y la riqueza específica oscila entre 95 y 115, siendo máxima en el período invernal (tabla 2). Los valores de distribución específica (k) son muy elevados (9 a 14) y del mismo orden que los encontrados en comunidades de *Cystoseira* (BALLESTEROS, 1984). Las curvas especies/área no se estabilizan hasta superficies relativamente extensas ( $350$  a  $600 \text{ cm}^2$ ) (tabla 2, fig. 1).

La diversidad específica (tabla 3) es relativamente baja al cuantificar las especies en términos de biomasa (1.5 a 2.6 bits) a causa de la importancia de las especies incrustantes. La cuantificación en términos de recubrimiento ofrece diversidades elevadas (2.8 a 4.3 bits). La diversidad es mínima durante el verano, coincidiendo con el máximo desarrollo de *Codium*, y se mantiene elevada durante el resto del año. La estabilización de la diversidad acostumbra a producirse para superficies de  $150$  a  $400 \text{ cm}^2$ . La diversidad de motivo es elevada como corresponde a una comunidad en la que los principales elementos estructurales los constituyen la especie erecta dominante y las algas incrustantes (tabla 3, figuras 2,3). La estabilización de las curvas se alcanza para superficies siempre inferiores a  $600 \text{ cm}^2$ . La similitud de la comunidad no está estabilizada todavía para superficies de  $400$  a  $500 \text{ cm}^2$  aunque el índice de Kulczynski se sitúa ya alrededor de 0.7 (figuras, 4, 5 tabla 3). La heterogeneidad de la comunidad queda también reflejada en la distribución de la biomasa y, en concreto, en los elevados valores del cociente varianza/media (figura 6). No se detectan, sin embargo, máximos en este cociente para áreas determinadas, lo cual nos indica que la distribución de la biomasa se uniformiza progresivamente a medida que aumenta el tamaño de muestra.

TABLA 3. Valores de diversidad específica, diversidad de motivo y homogeneidad cuantitativa calculados a partir de los valores de biomasa ( $A_b$ ,  $S_b$ ,  $K_b$ ) y recubrimiento ( $A_r$ ,  $S_r$ ,  $K_r$ ) de los distintos inventarios. Se indica el coeficiente de correlación entre las curvas experimentales y las ajustadas a una función de Michaelis-Menten.

Species diversity, pattern diversity and quantitative homogeneity computed from values of biomass ( $A_b$ ,  $S_b$ ,  $K_b$ ) or coverage ( $A_r$ ,  $S_r$ ,  $K_r$ ) for the different relevés. Correlation coefficients between experimental curves and adjusted curves, fitted to a Michaelis-Menten function, are also indicated.

N.º INV.	FECHA	$A_b$	$S_b$	$r_b^2$	$K_b$	$A_r$	$S_r$	$r_r^2$	$K_r$
1	090182	2.00	181	0.953	0.73	4.26	258	0.984	0.66
2	070482	1.67	162	0.872	0.75	4.29	279	0.990	0.67
3	070782	2.12	205	0.939	0.79	2.78	158	0.736	0.73
4	290982	2.57	269	0.962	0.62	4.27	297	0.994	0.70

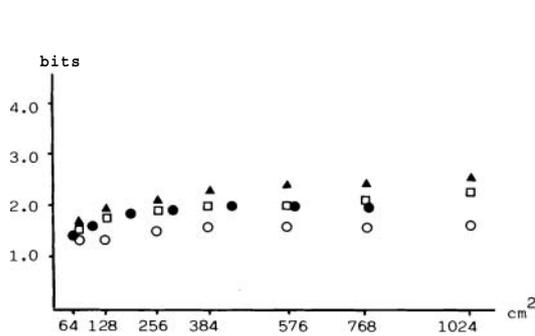


FIGURA 2. Curvas de diversidad (en función de la biomasa)/área. La simbología es la misma que para la figura 1.

Diversity (computed from biomass values)/area curves. Symbols as in fig. 1

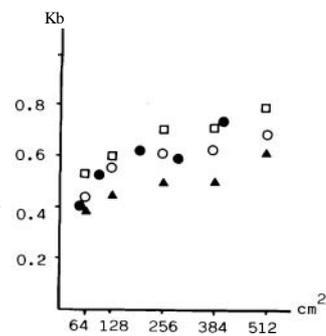


FIGURA 4. Curvas homogeneidad cuantitativa (en función de la biomasa)/área. La simbología es la misma que para la figura 1.

Quantitative homogeneity (computed from biomass values)/area curves. Symbols as in fig. 1.

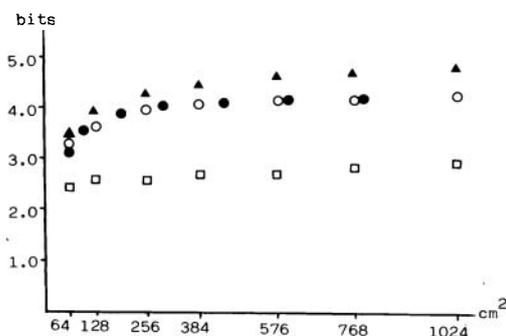


FIGURA 3. Curvas de diversidad (en función del recubrimiento)/área. La simbología es la misma que para la figura 1.

Diversity (computed from coverage values)/area curves. Symbols as in fig. 1

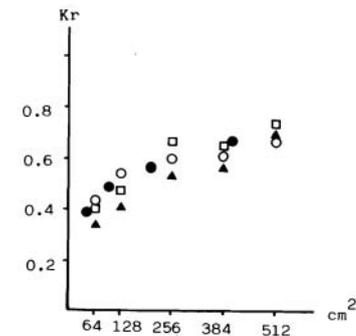


FIGURA 5. Curvas homogeneidad cuantitativa (en función del recubrimiento)/área. La simbología es la misma que para la figura 1.

Quantitative homogeneity (computed from coverage values)/area curves. Symbols as in fig. 1.

TABLA 4. Dominancia cuantitativa (DRi) y dominancia cualitativa (DQ) de los distintos supergrupos ecológicos.

Quantitative dominance (DRi) and qualitative dominance (DQ) of the different ecological supergroups.

SUPERGRUPO ECOLÓGICO	DRi	DQ
Algas esciáfilas	77.9	40.8
Algas fotófilas	12.1	18.1
Infralitorales substrato rocoso	5.9	6.5
Otros grupos	4.1	34.6

Las dominancias cualitativas y cuantitativas de los distintos supergrupos ecológicos se establece en la tabla 4. Existe una dominancia cualitativa y cuantitativa absoluta de las especies esciáfilas, pertenecientes principalmente a los grupos ecológicos SCI (especies esciáfilas infralitorales de modo calmado) (e.g. *Codium vermilara*, *Callithamnion tripinatum*, *Spermothamnion flabellatum*) y SIC (especies esciáfilas infralitorales y circalitorales) (e.g. *Mesophyllum lichenoides*, *Rhodymenia ardissoni*) (tabla 5). Las algas fotófilas son minoritarias (10-20%), así como las infralitorales de substrato rocoso (6-7%). La elevada dominancia cualitativa de especies de otros grupos se debe a la existencia de un elevado número de algas epífitas de carácter oportunista o poco determinado fitosociológicamente.

TABLA 5. Dominancia cuantitativa (DRi) y cualitativa (DQ) de los principales grupos ecológicos (según BOUDOURESQUE, 1985).

Quantitative dominance (DRi) and qualitative dominance (DQ) of the main ecological groups (from BOUDOURESQUE, 1985).

GRUPOS ECOLÓGICOS	DRi	DQ
S C I	33.2	6.5
S I C	23.6	5.5
Ph I C	10.2	8.0
C C	9.1	3.5
S C	6.4	10.1
I S R	5.9	6.5
Otros	11.6	59.9

TABLA 6. Valores de producción (expresada en g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) y productividad para la población de *Codium vermilara* en distintos periodos del año 1982.

Production values (in g C m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>) and productivity values for the *Codium vermilara* population in different periods of the year 1982.

	FEB.-MARZO	ABRIL-MAYO	JUNIO-JULIO	AGOSTO-SEPT.	OCT.-NOV.	DIC.-ENE.
Producción	0.056	0.269	0.383	0.069	0.106	0.006
P/B	0.181	0.437	0.351	0.197	0.255	0.047

La producción de nuevos ápices se representa en la figura 7. El crecimiento es máximo entre abril y agosto, se mantiene a niveles medios entre agosto y noviembre y es escaso durante el invierno (tabla 6). La producción primaria de *Codium vermilara* obtenida por este método se sitúa en 295.5 g ps m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> lo que equivale a 54.9 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> (producción mínima). Según estas estimas el cociente P/B anual equivaldría a 1.12. La producción má-

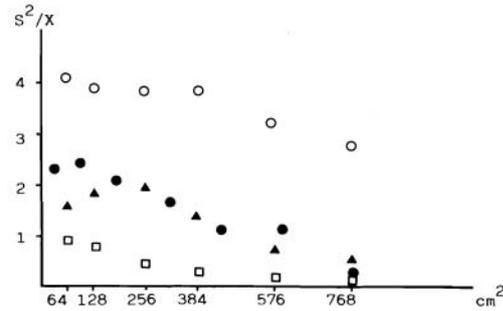


FIGURA 6. Variación del cociente varianza/media de la biomasa en función del área. La simbología es la misma que para la figura 1.

Variation of the variance/mean quotient of biomass distribution in relation with sampling area. Symbols as in fig 1.

xima correspondería al doble de estos valores (591 g ps m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>). La producción del resto de la comunidad -exceptuando el estrato in-crustante— equivale a 340.5 g ps m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> (50.4 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) por lo que la producción global estimada para toda la comunidad se sitúa 636.0 y 931.5 g ps m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>, esto es entre 0.29 y 0.44 g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>.

DISCUSIÓN

La comunidad de *Codium vermilara* está ampliamente distribuida por el sector sur de la Costa Brava donde ocupa una gran parte de los

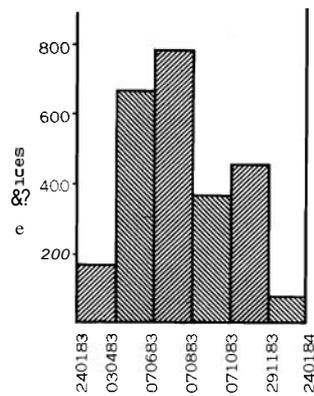


FIGURA 7. Variación en el incremento en el número de ápices en la población de *Codium vermilara* estudiada a lo largo del año 1983.

Variation in the increment of number of apices in the *Codium vermilara* population studied along the year 1983

fondos rocosos situados entre los (4) 8 y los 20 (24) metros. La irradiancia media a la que está sometida oscila entre 10 y 2 W m<sup>-2</sup>, correspondiente a un 12-2% de la irradiancia subsuperficial PAR (BALLESTEROS, 1984). El problema de la gran abundancia de *Codium vermilara* a estas profundidades no está en contradicción con la teoría de la adaptación cromática (ENGELMANN, 1883) puesto que, a causa de la claridad del agua, existe una gran penetración de las longitudes de onda pertenecientes a la banda del azul durante gran parte del año (BALLESTEROS, 1984). Además la morfología del género *Codium* está especialmente adaptada a utilizar bajas intensidades de luz (RAMUS, 1978), cualesquiera que sea su longitud de onda (RAMUS, 1983). Las variaciones estacionales en la concentración de nutrientes y en la temperatura del agua siguen la pauta propia de las zonas costeras del Mediterráneo Occidental (BALLESTEROS, 1984), con máximos de nutrientes y temperaturas mínimas (12-13 C) en el período in-

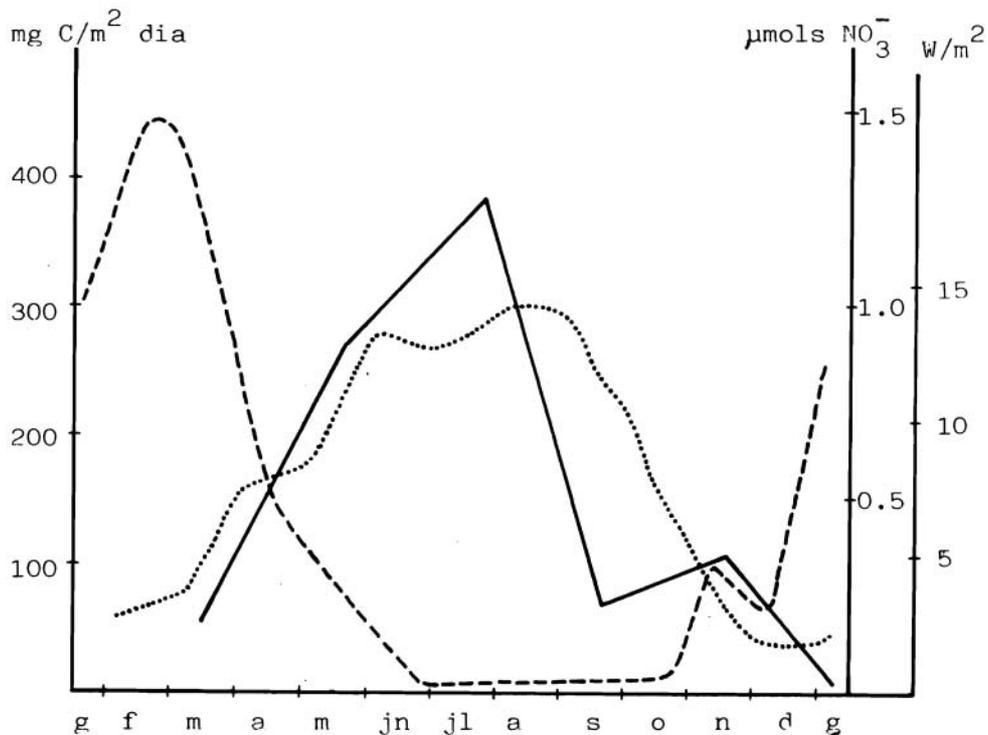


FIGURA 8. Variación en la producción de *Codium vermilara* (línea continua), la concentración de nitrato en el agua (línea discontinua) y la irradiancia (línea de puntos) a lo largo del año 1983.

Variation in the production of *Codium vermilara* (solid line), nitrate concentration in sea-water (broken line) and irradiance (dotted line) along the year 1983.

vernal y agotamiento de nutrientes en el periodo estival, coincidiendo con temperaturas elevadas (22-23 C) (figura 8).

La comunidad de *Codium vermilara* ya había sido señalada anteriormente en las costas catalanas (POLO & SEOANE, 1979; GILI & ROS, 1982; ROMERO, 1981; BALLESTEROS, 1982), aunque no había sido descrita mediante inventario florísticos exhaustivos. No existen referencias de la existencia de comunidades dominada por *Codium vermilara* en otras costas del Mediterráneo. Únicamente FUNK (1927) cita una asociación de *Halimeda* tuna y *Codium tomentosum* (?) del golfo de Nápoles que, posiblemente, esté relacionada con la comunidad aquí descrita. Proponemos el nombre de *Rhodymenio-Codietum vermilarae* para designar esta asociación que engloba las comunidades de la parte inferior de la zona infralitoral dominadas por *Codium vermilara*, tan extendidas por el litoral gerundense (inventario tipo n.º 4, tabla 1). El *Rhodymenio-Codietum vermilarae* substituiría en esta zona geográfica al *Cystoseiretum spinosae*, asociación dominante en los fondos rocosos de la zona infralitoral inferior en gran parte del Mediterráneo Occidental (FUNK, 1927; OLLIVIER, 1929; GIACCONE, 1973; FURNARI et al., 1977; VERLAQUE, 1987). La principal diferencia entre ambas asociaciones la establecen la dominancia en el estrato erecto de clorofíceas (*Codium vermilara*, *C. bursa*, *C. effusum*) (*Rhodymenio-Codietum vermilarae*) o de diversas feofíceas, en concreto *Cystoseira spinosa*, *C. balearica*, *C. ercegovicii* f. *latiramosa* y *Sargassum hornschurchii* (*Cystoseiretum spinosae*). Asimismo el *Cystoseiretum spinosae* posee especies de afinidades termófilas (*Spatoglossum solieri*, *Vidalia volubilis*, *Microdictyon tenuis*, entre otras) (Ballesteros, datos inéditos) ausentes en el *Rhodymenio-Codietum vermilarae* mientras que este último alberga especies de distribución más boreal (*Antithamionella spirographidis*, *Audouinella codii*). Finalmente, el desarrollo del *Cystoseiretum spinosae* parece admitir una tasa de sedimentación superior por cuanto esta comunidad substituye en Tossa al *Rhodymenio-Codietum vermilarae* cerca de la interfase roca-sedimento y en lugares de sedimentación más elevada. Paralelamente, el *Rhodymenio-Codietum vermilarae* sería también vicariante del poblamiento dominado por rodomeleáceas perennes señalado en Córcega, como ya indica VERLAQUE (1987). Por otro lado, la diferencia fundamental del *Rhodymenio-Codietum vermilarae* y el *Udoteo-Callithamnetum tripinnati* estriba en la ausencia, en este último, de un estrato erecto con algas de porte arborescente.

Desde el punto de vista estructural, la comu-

nidad de *Codium vermilara* tiene una biomasa similar a la de las comunidades infralitorales de algas fotófilas (tabla 7), aunque ello se debe a la existencia de un estrato de algas incrustantes carbonatadas comparable al de las comunidades circalitorales (BALLESTEROS, 1984). El recubrimiento medio, situado alrededor del 300% es parecido al del *Cystoseiretum spinosae*, inferior al de las comunidades de la zona infralitoral superior y mayor que el de las comunidades circalitorales (tabla 7). Por otro lado, la riqueza específica de la comunidad es extraordinaria, siendo únicamente superada por la comunidad de *Cystoseira zosteroides*. En cuanto a los valores de diversidad específica son muy elevados, parecidos a los de la comunidad de *Cystoseira spinosa* y máximos en el contexto de las comunidades de algas mediterráneas. La diversidad de motivo es asimismo muy elevada lo cual denota una gran compartimentación espacial como corresponde a una comunidad tan diversificada estructuralmente. La gran riqueza específica y la gran complejidad estructural de la comunidad hacen aconsejable utilizar muestras iguales o superiores a los 600 cm<sup>2</sup> para obtener muestras representativas tanto a nivel cualitativo como cuantitativo.

La dinámica de la comunidad de *Codium vermilara* puede incluirse en el modelo general sobre la dinámica de las comunidades fitobentónicas del Mediterráneo Occidental descrito por BALLESTEROS (1984). El estado de comunidad desarrollada tiene lugar en verano-otoño coincidiendo con un recubrimiento y una biomasa del estrato erecto máximos, una alfa-diversidad y una riqueza específica bajas y una elevada homogeneidad. El estado de comunidad diversificada ocurre en invierno-principios de primavera, momentos en los que el recubrimiento y la biomasa del estrato erecto son mínimos y la alfa-diversidad y la riqueza específica son máximas. Sin embargo, las diferencias no son tan acentuadas como en las comunidades infralitorales situadas a niveles batimétricos superiores (BALLESTEROS, 1984).

La fase de producción (sensu NIELL, 1977) ocurre en primavera-verano (abril-julio) y la fase de diversificación en otoño-invierno (noviembre-febrero). Los valores de producción de *Codium* son máximos en mayo-julio cuando alcanzan los 0.4 g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (producción mínima) (fig. 10). Dicho crecimiento ocurre en una situación de baja disponibilidad de nutrientes y una elevada irradiancia por cuanto la estrategia de crecimiento de *Codium vermilara* sería luz-dependiente (BALLESTEROS, 1987). Sin embargo, existe un cierto desplazamiento de los máximos de producción hacia la primavera, cuando todavía hay nitratos en el agua y la irra-

TABLA 7. Características estructurales de distintas comunidades infralitorales y circalitorales del Mediterráneo. Se indica la profundidad (P, en metros), el área de muestreo (S, en cm<sup>2</sup>), el número medio de especies por inventario (N), la diversidad específica media en función del recubrimiento (Ar, en bits), la diversidad de motivo media en función del recubrimiento (Sr, en cm<sup>2</sup>), la biomasa media (B, en g ps m<sup>-2</sup>), el porcentaje de recubrimiento medio (%rec) y la fuente bibliográfica.

Structural parameters of different infralittoral and circalittoral communities from the Western Mediterranean. Depth (P, in meters), sampling area (S, in cm<sup>2</sup>), mean number of species per relevé (N), species diversity (Ar, in bits), pattern diversity (Sr, in cm<sup>2</sup>), mean biomass (B, in g dw m<sup>-2</sup>), mean percentage coverage (%rec) and references are indicated.

COMUNIDAD	P	S	N	Ar	Sr	B	%REC	REFERENCIA
<i>Rhodymenio-Codium</i> <i>vermilarae</i>	11.0	1024	123	3.9	246	1809.7	304.9	Este trabajo
<i>Rhodymenio-Codium</i> <i>vermilarae</i>	10	400	38	—	—	2022.6	—	PERERA (1986)
<i>Cystoseiretum zosteroidis</i>	17.5	1600	132	3.5	281	1424.9	291.4	BALLESTEROS (1984)
Com. de <i>Halimeda tuna</i>	17.5	1024	76	2.5	156	1648.1	263.1	BALLESTEROS (1984)
<i>Cystoseiretum spinosae</i>	20.0	400	68	3.95	—	1381.2	332.8	BALLESTEROS (datos inéditos)
<i>Peyssonnelietum rubrae</i>	variable	600	38	3.2	—	—	157.9	BOUDOURESQUE (1973)
<i>Udoteo-Peyssonnelietum</i>	variable	400	37	3.3	—	—	148.6	BOISSET (1987)
<i>Cystoseiretum caespitosae</i>	0.4	784	105	3.5	186	1438.8	499.0	BALLESTEROS (1984)
<i>Cystoseiretum balearicae</i>	5.0	250	84	3.6	—	—	246.7	VERLAQUE (1987)
<i>Padino-Cladostephetum</i> <i>hirsutae</i>	3.0	784	104	3.4	177	2085.2	357.8	BALLESTEROS (1984)

TABLA 8. Valores de producción (en g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) de distintas especies de vegetales marinos. Datos extraídos de BALLESTEROS (1984), COUSENS (1984), CHAPMAN & LINDLEY (1981), DREW & LARKUM (1967), DREW *et al.* (1982), FERNÁNDEZ *et al.* (1983), GUTERSTAM (1981), JACKSON (1977), JUPP & DREW (1974), LITTLER (1973), MANN (1972), MARSH (1970), MEINESZ (1979), OTT (1980) y ROMERO (1985).

Production values (in g C m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>) of different marine species. Data from BALLESTEROS (1984), COUSENS (1984), CHAPMAN & LINDLEY (1981), DREW & LARKUM (1967), DREW *et al.* (1982), FERNÁNDEZ *et al.* (1983), GUTERSTAM (1981), JACKSON (1977), JUPP & DREW (1974), LITTLER (1973), MANN (1972), MARSH (1970), MEINESZ (1979), OTT (1980) and ROMERO (1985).

ESPECIES	LOCALIDAD	PRODUCCIÓN
Laminariales	Atlántico-Pacífico	1.0-7.0
<i>Posidonia oceanica</i>	Mediterráneo	1.0-3.3
Algas fotófilas	Mediterráneo	0.5-2.0
Fucales	Atlántico	0.5-1.8
Algas mediolitorales	Mediterráneo	0.1-1.0
<i>Caulerpa prolifera</i>	Mediterráneo	0,2
Coralináceas incrustantes	Pacífico-Atlántico	0.5-2.6
Algas circalitorales	Mediterráneo	0.01-0.1
<i>Laminaria ochroleuca</i>	Mediterráneo	0.09
<i>Laminaria solidungula</i>	Ártico	0.05-0.09

diancia ya es elevada. No disponemos de datos sobre las curvas producción/irradiación para esta especie pero *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*, de morfología muy similar, alcanza la saturación de crecimiento a intensidades luminosas de unos 6 W m<sup>-2</sup> (HANISAK, 1979a). En la población estudiada, irradiancias inferiores a 6 W m<sup>-2</sup> tienen lugar durante el período octubre-febrero, cuando la producción es escasa, a pesar de la elevada disponibilidad de nutrientes. Según estos datos, el período óptimo de crecimiento se iniciaría en marzo y terminaría en junio, coincidiendo con intensidades luminosas

situadas por encima de la saturación y una concentración de nitratos superior a 0.1 micro-mols/l. A tenor del crecimiento real de *Codium* (figura 8) parece existir una especie de compromiso entre luz y nutrientes gobernada por la luz; una explicación posible residiría en la capacidad de almacenamiento de compuestos nitrogenados y a la existencia de unas bajas constantes de semisaturación en los sistemas de captura de nitratos y amonio como ha sido descrita en *Codium fragile* (HANISAK, 1979b, HANISAK & HARLIN, 1978).

Los valores de producción de *Codium ver-*

*milara*, situados entre los 0.15 y los 0.30 m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, son claramente inferiores a los obtenidos para otras especies dominantes en la zona infralitoral superior y la parte inferior de la zona mediolitoral, pero superiores a los de especies dominantes en la zona circalitoral del Mediterráneo (BALLESTEROS, 1984, 1987) (tabla 8). En el marco del fitobentos mundial la producción de *Codium vermilara* es inferior al de cualquier sistema no limitado por la luz y ligeramente superior al de sistemas fuertemente limitados por la luz (tabla 8). Valores de producción similares han sido obtenidos para poblaciones de *Caulerpa prolifera* situados a -3 metros (MEINESZ, 1979) y para determinadas algas mediolitorales (*Bangia atropurpurea*, *Porphyra leucosticta*) (BALLESTEROS, 1984).

La producción global de la comunidad, estimada en 0.3-0.4 g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>, es superior a la producción media del fitoplancton en la cuenca del Mediterráneo Occidental (90 g C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) (ESTRADA *et al.*, 1985), lo cual supone—una considerable entrada de materia y energía para el ecosistema costero. Sin duda, la producción bentónica, pese a ser despreciable en el marco de la totalidad del Mediterráneo, juega un papel de primordial importancia para comprender la dinámica y los procesos biológicos ligados a la franja costera (BALLESTEROS, 1987).

#### BIBLIOGRAFÍA

- BALLESTEROS, E. 1982: Primer intento de tipificación de la vegetación marina y litoral sobre substrato rocoso de la Costa Brava. *Oecol. Aquat.*, 6: 163-173.
- 1984: *Els vegetals i la zonació litoral: especies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona. 587 pp.
- 1986: Métodos de análisis estructural en comunidades naturales, en particular del fitobentos. *Oecol. Aquat.*, 8: 117-131.
- 1987: Production of seaweeds in Northwestern Mediterranean marine communities: its relation with environmental factors. In: *Proceed. 22nd Europ. Mar. Biol. Symp.* (J. Ros, ed.). Barcelona.
- BALLESTEROS, E.; ROMERO, J.; BOUDOURESQUE, C.F. & PERRET-BOUDOURESQUE, M. 1985: Catalog de les especies d'algues marines bentòniques dels Països Catalans. En: *Plantes Inferiors*: 509-514. Vol. IV *Història Natural dels Països Catalans*. Enciclopèdia Catalana. Barcelona.
- BOISSET, F. 1987: *Estudio del fitobentos esciàjilo infralitoral de sustratos duros en el litoral valenciano (España): Flora y vegetación*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. 387 pp.
- BOUDOURESQUE, C. F. 1971: Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys*, 3(1): 79-104.
- 1973: Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée Occidentale (fraction algale): les peuplements sciaphiles de mode relativement calme sur substrats durs. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 33: 145-225.
- 1985: Groupes écologiques d'algues marines et phytocoenoses benthiques en Méditerranée Nord-occidentale: une revue. *Gion. bot. ital.*, 118: 742.
- COPPEJANS, E. 1977: *Bijdrage tot de studie van der wierpopulaties (Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae) van het fotojiel infralittoraal in het noordwestelijk mediterranean bekken*. Doktoraat Thesis. Rijksuniversiteit. Gent.
- CHAPMAN, A. R. O. & LINDLEY, J. E. 1981: Productivity of *Laminaria solidungula* J. Ag. in the Canadian high Arctic: a year round study. In: *Proceed. Xth Int. Seaweed Symp.* (T. Levring, ed.): 247-258.
- COUSENS, R. 1984: Estimation of annual production by the intertidal brown alga *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. *Bot. Mar.*, 27: 217-227.
- DREW, E. A. & LARKUM, A. W. D. 1967. Photosynthesis and growth of *Udotea*, a green alga from deep water. *Undenvater Ass. Report*: 65-71.
- DREW, E. A.; IRELAND, J. F.; MUIR, C.; ROBERTSON, W. A. & ROBINSON, J. D. 1982: Photosynthesis, respiration and other factors influencing the growth of *Laminaria ochroleuca* Pyl. below 50 meters in the straits of Messina. *Mar. Ecol.*, 3(4): 335-355.
- ENGLMANN, T. W. 1883: Farbe und Assimilation. *Bot. Ztg.*, 41: 1-13.
- ESTRADA, M.; VIVES, F. & ALCARAZ, M. 1985. Life and productivity of the open sea. In: *Western Mediterranean* (R. Margalef, ed.): 148-197. Pergamon. London.
- FELDMANN, J. 1937: *Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères*. Wolf. Rouen. 339 pp.
- FERNÁNDEZ, C.; NIELL, F. X. & ANADÓN, R. 1983: Comparación de dos comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Bifurcaria bifurcata* Ros. en las costas N y NO de España. *Inv. Pesq.*, 47 (3): 435-455.
- FUNK, G. 1927: Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neveren ökologischen Untersuchungen. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 7 (suppl.): 1-507.
- FURNARI, G.; SCAMMACA, B.; COMARCI, M. & BATTIATO, A. 1977: Zonazione della vegetazione sommersa dell'isola Lachea (Catania). *Atti. IX Congr. Soc. Ital. Biol. Mar. Ischia*: 245-258.
- GIACCONE, G. 1972: Elementi di Botanica Marina. I. Bionomia bentónica e vegetazione sommersa del Mediterraneo. *Pubbl. Ist. Bot. Univ. Trieste*: 1-41.
- 1973: Écologie et chorologie des *Cystoseira* de Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 22 (4): 49-50.
- GIACCONE, G. & BRUNI, A. 1972: Le Cystoseire e la vegetazione sommersa del Mediterraneo. *Atti. Ist. Ven. Sci. Lett. & Art.*, 131: 59-103.
- GILI, J. M. & ROS J. 1982: Bionomía de los fondos de sustrato duro de las islas Medas (Gerona). *Oecol. Aquat.*, 6: 199-226.
- GUTERSTAM, B. 1981: *In situ* investigations on the energy flow in a Baltic *Fucus* community. In:

- Proceed. Xth Int. Seaweed Symp.* (T. Levring, ed.): 405-410.
- HANISAK, M. D. 1979a.: Growth patterns of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in response to temperature, irradiance, salinity and nitrogen source. *Mar. Biol.*, 50: 319-332.
- 1979b: Nitrogen limitation of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* as determined by tissue analysis. *Mar. Biol.*, 50: 333-337.
- HANISAK, M. D. & HARLIN, M. M. 1978: Uptake of inorganic nitrogen by *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 14: 450-454.
- JACKSON, G. A. 1977: Nutrients and production of giant kelp, *Macrocystis pyrifera* of southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 979-995.
- JUPP, B. P. & DREW, E. A. 1974. Studies on the growth of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Foslie. I. Biomass and productivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 15: 185-196.
- LITTLER, M. M. 1973: The productivity of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae and an experimental evaluation of production methodology. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 946-952.
- MARGALEF, R. 1974: *Ecología*. Omega. Barcelona. 951 pp.
- MARSH, A. 1979: Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamouroux (Chlorophycée, *Caulerpales*). III. Biomasse et productivité primaire dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée, *Bot. Mar.* 22(2): 123-128.
- MOLINIER, R. 1960: Étude des biocoenoses marines du Cap Corse. *Vegetatio*, 9: 217-311.
- NEDELEC, H. 1979: *Etude structurale et problèmes d'échantillonnage dans une phytocoenose portuaire*. Mem. Univ. P. et M. Curie. Marseille-Luminy. 79 pp.
- NIELL, F. X. 1977: Rocky intertidal benthic systems in temperate seas: a synthesis of their functional performance. *Helgol. wiss. Meeres.*, 30: 315-333.
- OLLIVIER, G. 1929: Étude de la flore marine de la côte d'Azur. *Ann. Inst. Océanogr.*, 7(3): 53-173.
- OTT, J. 1980: Growth and production in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Mar. Ecol.*, 1: 47-64.
- PERERA, M. 1986: *Aproximació a l'estudi sistemàtic i ecològic de les algues bentòniques i litorals del Cap de Creus*. Tesi de Llicenciatura. Universitat de Barcelona 216 pp.
- POLO, L. & SEOANE, J. A. 1979: Poblaciones y comunidades de algas bentónicas en la costa catalana. *Acta Botanica Malacitana*, 5: 51-66.
- RAMUS, J. 1978: Seaweed anatomy and photosynthetic performance: the ecological significance of light guides, heterogenous absorption and multiple scatter. *J. Phycol.* 14: 352-362.
- 1983: A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation. II. Brown, green and red seaweeds. *J. Phycol.*, 19: 173-178.
- ROMERO, J. 1981: Empleo de métodos numéricos en la tipificación de comunidades algales. *Oecol. Aquat.*, 5: 21-34.
- 1985: *Estudio ecológico de las fanerógamas marinas de la costa catalana: producción primaria de Posidonia oceánica* (L.) Delile en las islas Medas. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona, 261 pp.
- VELAQUE, M. 1987: *Contribution à l'étude du phyto-benthos d'un ecosystème photophile thermophile marin en Méditerranée Occidentale*. These. Univ. d'Aix-Marseille. 389 pp.