

## El doctor Ramon Margalef i el concepte de diversitat

### Introducció

La varietat de components que es troben a la biosfera ha atret l'atenció dels naturalistes des de temps immemorial. Ja en els inicis del que es podria anomenar *ecologia moderna*, es va veure clar que la diversitat o riquesa de components, espècies o altres tipus d'entitats de cada ecosistema era una propietat important. Era obvi, però, que el senzill comptatge del nombre d'espècies no era suficient per caracteritzar una comunitat o una àrea d'estudi, ja que factors com ara les diferències d'abundància de cadascuna de les espècies i la mida de la mostra en condicionaven el resultat. La fascinació del jove Margalef per l'observació de la natura sembla que el predestinava a fixar la seva atenció en l'estructura de les distribucions d'espècies. Si repassem la seva bibliografia, trobem primer treballs de descripció d'organismes aquàtics, però ja en diverses publicacions de finals dels anys quaranta (per exemple, Margalef, 1949) podem seguir la crítica que fa Margalef dels índexs de diversitat existents i els intents de generalitzar les aplicacions d'aquests índexs a l'estudi de les comunitats. Aquest treball intenta presentar una breu pinzellada de les contribucions de Margalef sobre el tema de la diversitat biològica.

Inicialment, les propietats de les distribucions d'espècies es van estudiar sobretot en comunitats terrestres. Alguns autors havien proposat índexs de diversitat basats en la suposició que la distribució del nombre d'individus de diferents espècies en les comunitats naturals seguia certes regularitats matemàtiques. El freqüent ajust a una recta de la representació del logaritme de l'abundància del nombre d'individus d'una mostra o d'un col·lectiu,

d'acord amb el nombre d'espècies (en escala aritmètica), feia que un paràmetre molt utilitzat fos el pendent d'aquesta recta (Gleason, 1922). Aquest pendent,  $d = (S-1)/\ln N$ , proporcionava un índex de diversitat que Margalef havia mencionat en alguns treballs i que després va ser sovint conegut com a *índex de Margalef* (per ex., Magurran, 1988), encara que Margalef mateix no en reconeixia l'autoria i havia afirmat que declinava tota responsabilitat pel mal ús que se'n pogués fer. Un altre índex d'aquest tipus era l'alfa de Fisher (Fisher *et al.*, 1943), basat en l'ajust a una sèrie logarítmica del nombre d'individus de cada espècie si aquestes s'ordenen per ordre d'abundància.

## Diversitat i teoria de la informació

Un dels primers índexs de diversitat que evitava el problema de l'ajust a determinades distribucions matemàtiques va ser el de Simpson (1949), que expressava la probabilitat que dos individus trets a l'atzar d'una comunitat fossin de la mateixa espècie (el valor numèric d'aquest índex,  $S$ , es relaciona inversament amb el concepte intuïtiu de diversitat, de manera que generalment s'utilitza  $1/S$  o  $1-S$ ). Margalef el considerava un bon índex, però no en tenia prou. La recerca d'una expressió quantitativa de la diversitat que no depengués de suposicions prèvies el va portar a considerar les possibilitats de la teoria de la informació. L'any 1956, va proposar la utilització de l'expressió de Brillouin com a mesura de l'«entropia» (o del seu invers, la «informació») d'un sistema, per caracteritzar la riquesa específica d'una comunitat (Margalef, 1956). Ho justificava dient que «no és necessari esforçar-se gaire per veure la relació que existeix entre la riquesa o diversitat específica d'una comunitat i la “informació” subministrada per una mostra d'aquesta comunitat».

Aquesta línia de recerca culmina, l'any 1957, amb el discurs inaugural del doctor Margalef per a la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona, sobre «La teoria de la informació en ecologia». Margalef (1957) admet que l'ideal del biòleg seria «encadenar en la presó de la fórmula la qualitat del fenomen viu, amb l'aptitud que Alcover alaba en el poeta:

vós que caceu libèl·lules en la presó del rim,  
vós que preniu les ales amb tanta subtileza  
que no se perd un àtom del matisat polsim

Segons Margalef (1956, 1957), la informació continguda en la diversitat específica d'una comunitat pot mesurar-se, utilitzant l'expressió de Brillouin (1951), com el logaritme del nombre de distribucions equiprobables que es poden formar considerant com a intercanviables els individus de cada espècie:

$$I = \log_2 \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_S!}$$

on  $S$  és el nombre d'espècies i  $N_1, N_2, \dots, N_S$  el nombre d'individus de les espècies 1, 2, ...,  $S$ .

A fi de poder comparar dos col·lectius, cal referir  $I$  a un valor de base, que pot ser el nombre total d'individus,  $N$  ( $I_N = I/N$ ), l'àrea mostrejada,  $A$  ( $I_A = I/A$ ) o alguna altra magnitud convenient.

El següent pas de Margalef (1957) va ser la proposta d'una nova forma d'expressar la diversitat ( $H$ ), mitjançant una altra fórmula utilitzada en teoria de la informació (Shannon i Weaver, 1949) per mesurar la informació d'un conjunt de símbols (espècies) amb diferents probabilitats *a priori* (amb diferents freqüències):

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i,$$

on  $S$  és el nombre d'espècies i  $p_i$  és la proporció de l'espècie  $i$  ( $\sum_{i=1}^S p_i = 1$ ).

Aquesta fórmula és adequada per al càlcul de la diversitat d'una mostra extreta a l'atzar i és més fàcil de calcular que la de Brillouin, que descriu la diversitat d'un col·lectiu en què s'ha fet un cens complet dels individus. Amb certes aproximacions, les dues expressions esdevenen equivalents. Òbviament, a banda de la composició específica, el càlcul de la informació d'una comunitat pot basar-se en altres propietats, com ara la distribució de mides o de components bioquímics dels organismes.

És important remarcar que «La teoria de la informació en ecologia» va molt més enllà de proposar l'aplicació d'unes fórmules. Margalef presenta exemples i explora les implicacions dinàmiques del concepte de diversitat. D'altra banda, insisteix a assenyalar que característiques com ara la distribució espaciotemporal dels organismes, molt més difícils d'encloure en un índex senzill, eren també portadores d'informació. Proposa també la utilització de mesures d'informació per al càlcul d'un índex de discontinuïtat aplicable a l'estudi de la successió ecològica.

«La teoria de la informació en ecologia» va tenir un gran impacte internacional, fet remarcable si es té en compte la situació de la ciència espanyola de l'època. Una demostració d'aquest fet és que només un any després ja s'havia publicat una traducció anglesa del text (Margalef, 1958). Actualment, els mètodes derivats de la teoria de la informació formen part de les eines generals de l'ecologia i continuen generant noves aplicacions (per ex., Cazelles, 2004).

## Els «espectres» de diversitat

El tema de les relacions espacials i temporals com a portadores d'informació continuà preocupant Margalef, que va enfocar el problema mitjançant els anomenats *espectres de diversitat*, consistents en una representació dels valors de la diversitat d'acord amb l'espai inclòs en la mostra estudiada. Un treball clau és «Estudios sobre la distribución a pequeña escala del plancton marino» (Margalef, 1969a), on presenta el resultat de l'examen d'un bon nombre de mostres de fitoplàncton preses en aigües costaneres de Castelló. La zona d'estudi ocupava un gradient de producció, i el càlcul dels espectres de diversitat mostrava les diferències d'organització (figura 1) entre l'aigua subsuperficial dels angles N i O («40 m» a la figura 1, dreta), més turbulenta i rica en nutrients, on la diversitat era relativament alta per volums petits, però arribava aviat a un màxim quan s'ampliava la mostra (espectre de tipus «rectangular»), i l'aigua superficial del S i l'E («superf.» a la figura 1, dreta), més estratificada i oligotròfica, on la diversitat continuava augmentant a mesura que creixia el volum de mostra considerat (espectre «diagonal»). Per a una certa dimensió de la mostra, els índexs de diversitat eren els mateixos per a les dues zones, cosa que remarcava la poca utilitat de les estimacions basades en un volum puntual.

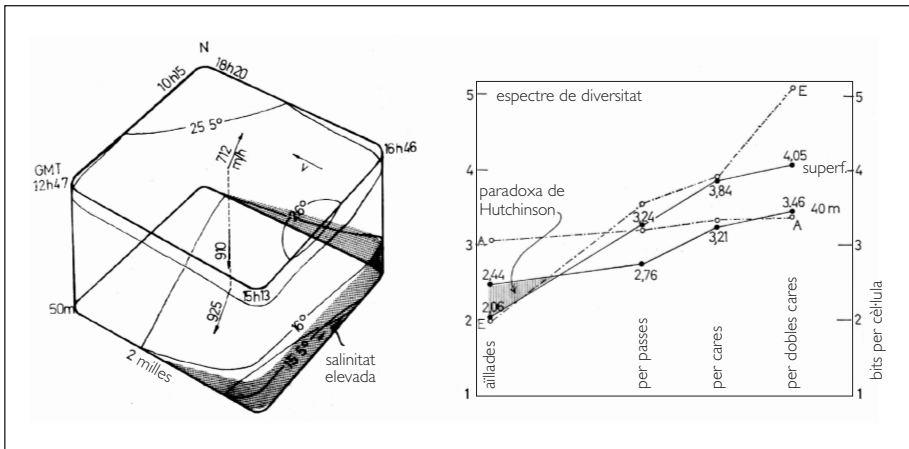


FIGURA 1. A l'esquerra: esquema del bloc estudiat en aigües costaneres de Castelló (31-7-1968). Escala vertical exagerada. Es representen algunes isolínies. V indica la direcció del vent i les flexes, la direcció i velocitat del corrent a tres nivells. A la dreta: espectres de diversitat, calculats separatament per a diferents subdivisions del bloc estudiat. S'hi veu un considerable contrast entre l'espectre de la capa superficial (superf.), que seria del tipus «diagonal», i el de la capa subsuperficial (40 m), del tipus «rectangular». Tret de Margalef (1969a).

La significació dels espectres de diversitat està íntimament lligada a una altra de les aportacions cabdals de Margalef, la visió del medi pelàgic com un espai altament estructurat per efecte de l'energia externa. Aquesta energia, anomenada així per contraposició a l'energia interna capturada per la fotosíntesi, deriva del forçament físic en forma de vents i corrents i genera turbulència, que es tradueix en una cascada de remolins a diverses escales. Aquesta heterogeneïtat del medi interacciona amb les característiques o adaptacions dels organismes i porta a una segregació local de les espècies. El concepte d'espectre és bàsic per a qualsevol intent d'estudi quantitatiu de la diversitat planctònica. La seva utilització pràctica, però, topa amb certs problemes, que Margalef havia estat el primer a considerar. Un d'aquests, més aviat teòric, té relació amb el gra de les comunitats i és conceptualment semblant al problema de com determinar l'estacionaritat d'una sèrie temporal: fins a quin punt podem considerar dues mostres o dos punts de mostratge com a trets d'un hàbitat homogeni? Com definir el que és una frontera entre dos ecosistemes? Una altra dificultat és, senzillament, la gran quantitat de temps que necessita tot intent de càlcul d'espectres basat en l'examen morfològic de mostres de plàncton. Aquest darrer problema pot trobar ara solucions parcials basades en noves tecnologies (citometria de flux, determinació de pigments fotosintètics, anàlisis genètiques, etc.) que permeten l'anàlisi més o menys automatitzada de gran nombre de mostres.

## Diversitat i flux d'energia

Un aspecte fonamental de la visió de Margalef sobre la diversitat és que cal considerar-la des d'un punt de vista dinàmic. És a dir, a més d'una dimensió espacial, la diversitat té una dimensió temporal, en relació amb el flux d'energia i la successió ecològica. Aquests conceptes, ja presents des del principi, són desenvolupats plenament en diverses publicacions dels anys seixanta. La idea bàsica és que són les taxes de variabilitat, és a dir, les derivades de diversitat, biomassa o altres propietats dels ecosistemes, les que poden mostrar relacions entre si, però no els valors puntuals d'aquestes propietats. Així, l'acceleració de la producció de biomassa (per exemple, després d'una addició de nutrients),  $d_2B/dt^2$ , que va lligada a l'augment de la proporció d'espècies de creixement més ràpid, és directament proporcional (Margalef, 1968) a la disminució,  $-dD/dt$ , de la diversitat ( $D$ ):

$$\frac{d_2B}{dt^2} = -\frac{dD}{dt},$$

Al llarg de la successió, si no hi ha entrada d'energia externa, després d'una fase inicial d'utilització dels recursos «en pla de disbauxa» (Margalef, 1980), es van introduint condicions restrictives degudes a l'esgotament o, més ben dit, segregació (a la zona fòtica no hi ha nutrients, on hi ha nutrients no hi ha llum) dels components necessaris per a la producció biològica, de manera que l'energia canviada o l'entropia produïda per unitat de biomassa van disminuint, al mateix temps que augmenta la diversitat. Topem també aquí amb el problema de l'estructura espacial i els espectres, ja que, en realitat, el que tindríem al llarg de la successió és el pas d'un espectre rectangular, típic dels inicis, a un espectre més diagonal. D'altra banda, és important tenir en compte el nivell bàsic d'organització de l'ecosistema estudiat. En una aproximació conceptual a aquest problema, Margalef (1969*b*) proposa l'expressió:

$$D = K - \frac{dB/dt}{B},$$

on  $K$  és una constant d'organització que representa el límit superior de la diversitat ( $D$ ). El terme  $(dB/dt)/B$ , que representa la relació entre producció i biomassa, tendiria vers 0 en avançar la successió, de manera que la diversitat tendiria a un valor màxim  $= K$ .

Nombroses observacions constaten que els valors de diversitat no sobrepassen un límit superior, que en el cas de l'índex  $S$  és proper a 5. Margalef reflexiona sobre aquest tema en un treball (Margalef, 1972) publicat en un volum dedicat a G. E. Hutchinson. Entre altres possibles explicacions, constata que els ecosistemes inclouen sistemes de retroalimentació (*feedbacks*) reguladors i que sembla que cal una distància mínima en alguna propietat general entre cada parell d'espècies perquè aquests sistemes de retroalimentació puguin formar-se.

## Diversitat i estabilitat

Sembla un fet d'observació general que els ecosistemes que ens criden l'atenció per la seva riquesa d'espècies, com ara els arquetípics selva tropical o esculls de corall, tendeixen a mantenir-se constants en el temps, és a dir, per emprar un mot usual, són estables. Aquesta constància augmentaria al llarg de la seqüència successional, paral·lelament a l'augment de la complexitat del sistema, que pot expressar-se mitjançant els canvis en els espectres de diversitat de «rectangulars» a «diagonals». També es pot parlar, però, de la capacitat d'un sistema de mantenir-se raonablement similar a si mateix enfront de canvis deguts a agents exteriors al sistema (fluctuacions climàtiques, per exemple). En aquest cas, el sistema tindria estabilitat, resistència o resiliència, en el

sentit de MacArthur, o sigui, de poder trobar camins alternatius pels fluxos d'energia, segons les circumstàncies externes (Margalef, 1968, 1969*b*). Un concepte relacionat era la «freqüència de fluctuacions» de Leigh (1965), que variava inversament amb l'estabilitat entesa com a constància.

A mesura que més ecòlegs teòrics van dedicar-se a analitzar el concepte d'estabilitat, el nombre d'accepcions proposades es va anar multiplicant. Un dels revulsius van ser els resultats dels models d'ecosistemes de May (1973), que suggerien que a mesura que un sistema esdevenia més complex, amb més espècies i més interconnexions entre aquestes, es tornava més «dinàmicament fràgil», en el sentit que es reduïa l'espai de paràmetres pels quals l'ecosistema era estable. Aquestes observacions sembla que contradieien les idees generalment acceptades i van desencadenar una sèrie de discussions sobre els possibles significats del concepte d'estabilitat. Era obvi que encara que conceptes com diversitat i estabilitat havien estat molt útils per estimular les idees, podien adquirir tants significats diferents que les discussions sobre el seu significat ecològic sembla que no anaven enlloc. Margalef, poc afeccionat a les classificacions rígides, va defugir els intents de polèmica sobre la caracterització dels diversos tipus d'estabilitat. Margalef (1969*b*) escriu: «En realitat, el rang de possibilitats és continu, s'estén des de l'estabilitat plàstica requerida com a condició de supervivència fins a l'estabilitat rígida permesa només en un ambient constant. No sabem com decidir si caldria aplicar la paraula en qüestió al cap o a la cua de la nostra serp.» Per Margalef, conceptes com diversitat, estabilitat i maduresa reflectien impressions grolleres sobre la conducta aparent dels sistemes físics. Les relacions entre diversitat i estabilitat eren confoses, perquè ambdues eren propietats perifèriques de l'ecosistema i derivaven de propietats més fonamentals d'aquest, en tant que sistema físic (Margalef, 1975). D'altra banda, reconeixia que tot el que existeix és (podríem dir que per definició) estable, de manera que les discussions sobre estabilitat es referien en realitat a la manera com era aconseguida (Margalef, 1980). Actualment, malgrat les polèmiques, el tema de les relacions entre diversitat i altres propietats dels ecosistemes segueix atraient l'atenció de nombrosos ecòlegs i regularment surten aportacions, més o menys originals, en tota mena de revistes del ram, incloses les de més difusió. Per exemple, a partir d'estudis a llarg termini de parcel·les de prat, Tilman (1996) trobava que, en augmentar la riquesa d'espècies, la biomassa total de la comunitat esdevenia més constant, mentre que les abundàncies de les espècies individuals tendien a ser més variables. Aquest resultat representaria una manera de reconciliar les prediccions de May (1973) i les de les hipòtesis que associen diversitat amb estabilitat. En aquest context, cal remarcar que Margalef (1975) ja havia indicat que les relacions trobades depenien de quina propietat s'observava, de manera que un sistema amb una composició d'espècies molt inestable podia ser molt estable en relació amb el flux d'energia a través seu.

Els resultats de May (1973) havien ajudat a posar de manifest el que ja havien intuït alguns teòrics, entre ells Margalef (1968). Un sistema flexible no pot estar completament interconnectat. Si es volia caracteritzar la contribució de la riquesa d'elements d'un sistema a la seva resiliència, calia també estimar d'alguna manera el nombre d'interconnexions entre aquests elements. Margalef i Gutiérrez (1983) proposen un índex de connectància,  $C$ , expressat com:

$$C = D_c/D,$$

$$\text{on } D = \frac{\sum_{i \neq j} p_i p_j}{\sum p_i^2},$$

és el nombre màxim d'interaccions i

$$D_c = \frac{\sum_{i \neq j} a_{ij} p_i p_j}{\sum p_i^2},$$

on  $a_{ij}$  és un factor o coeficient d'activitat, representa el grau de realització d'aquestes interaccions. Si  $a_{ij} = 0$ , les espècies  $i$  i  $j$  no estan relacionades; si  $a_{ij} = 1$ , la interacció entre les espècies és proporcional al producte de les seves respectives densitats de població. Margalef i Gutiérrez (1983) il·lustraven aquesta proposta amb diagrames derivats de l'estudi de circuits electrònics de diversa complexitat, en què es veia una clara relació inversa entre la diversitat (el logaritme de  $D$ ) i la connectància. Mesures similars es van fer amb objectes fets amb peces de Meccano (Marrasé, 1981).

## Diversitat i termodinàmica

La preocupació per situar la diversitat en una perspectiva dinàmica porta Margalef a una interpretació innovadora d'un senzill índex de diversitat,  $k$ , definit com el quocient entre el logaritme del nombre d'espècies ( $S$ ) i el logaritme del nombre d'individus ( $N$ ).

$$k = \frac{\log S}{\log N}$$



Aquest índex varia entre 0, per a una mostra composta d'una sola espècie, i 1, per a una hipotètica comunitat que tingués un individu de cada espècie, cas que només és plausible en situacions com la de la vitrina d'un museu (o quelcom semblant a una arca de Noè). A partir de la integració entre conceptes cibernètics i la teoria de la insularitat de MacArthur i Wilson (1967), Margalef (per ex., 1989, 1991) proposa la visió de  $k$  com una mesura de la facilitat relativa amb què es modifiquen el nombre d'individus i el d'espècies. MacArthur i Wilson (1967) havien suggerit que el nombre d'espècies en una illa era el resultat d'un equilibri dinàmic entre la immigració i l'extinció d'espècies. Per a una illa determinada, a mesura que augmenta el nombre d'espècies disminueix la taxa d'immigració d'espècies noves, mentre que augmenta la taxa d'extinció de les presents. Segons aquests autors, la relació entre el nombre d'espècies presents i les taxes d'immigració ( $I$ ) i extinció ( $E$ ) d'espècies es pot representar empíricament per una equació del tipus:

$$\frac{dS}{dt} = I - E = cS^m - dS^{m'},$$

on  $c$  i  $m$  són paràmetres de la corba que representa la immigració i  $d$  i  $m'$  de la que representa l'extinció.

D'acord amb Margalef (1989), si s'expressa la variació en el nombre d'espècies per:

$$\frac{dS}{dt} = cS^m - dS^{m'},$$

i la del nombre d'individus, de manera similar, per:

$$\frac{dN}{dt} = aN^b - bN^{b'},$$

i se suposa un estat estacionari per a aquestes variacions, resulta:

$$k = \frac{\log S}{\log N} = B \frac{(b' - b)}{(m' - m)},$$

on  $B$  és un factor. Així, per Margalef (1991),  $k$  descriu «l'eficiència comparada de dos mecanismes de regulació», un que regula el nombre d'espècies i un altre que controla el nombre total d'individus o llur biomassa. Aquesta for-

mulació permet a Margalef associar la variació de diversitat amb la dinàmica temporal de la comunitat, i reafirmar que la diversitat pertany al camp de la termodinàmica (Margalef, 1991, 1994a).

La idea que els ecosistemes o els subsistemes que els formen s'han d'entendre com a sistemes físics i s'ajusten a un model fonamental d'organització basat en l'associació de dues parts, un sistema dissipatiu, proveïdor d'energia externa, i un sistema autoorganitzatiu, productor d'informació (Margalef, 1995, 1997), es troba, més o menys explícita, en treballs anteriors (per ex., Margalef, 1985). Els exemples d'aquests aparellaments són nombrosos: depredador-presa, plàncton-bentos, corrents marins-plàncton. El concepte té també aplicacions pràctiques, com ara l'anomenat *principi de Mateu o de Marc*, que Margalef va contribuir a introduir en el discurs ecològic, i diu que «el component que té més informació s'emporta la millor part de la informació generada en cada transacció» (Margalef, 1985).

## Diversitat i biodiversitat

El reconeixement que l'acció de l'espècie humana sobre la resta de la natura és responsable d'una accelerada pèrdua d'espècies ha portat, durant les darreres dècades, a una sèrie d'esforços, no tan sols científics, sinó també de relacions públiques, a fi de fer conscient el públic del problema. Un d'aquests esforços va ser el National Forum on BioDiversity organitzat l'any 1986 sota el patrocini de l'Acadèmia Nacional de Ciències dels Estats Units i de la Smithsonian Institution. E. O. Wilson va ser l'editor de les actes, publicades l'any 1988 en un volum titulat *BioDiversity*. Com reconeix el mateix Wilson (1995), ell havia proposat l'expressió *Biological diversity*, que li semblava més «digne», i va ser un membre del personal administratiu de l'Acadèmia qui va insistir a utilitzar *BioDiversity* per fer el títol més atractiu. *Biodiversitat* va fer fortuna i és ara d'ús generalitzat tant entre científics com entre els mitjans de comunicació generals. Margalef explicava que, en un principi, havia considerat el nou terme com una altra addició supèrflua al vocabulari existent. De seguida, però, s'adonà que el nou mot obria la possibilitat de diferenciar dos conceptes diferents, però alhora íntimament relacionats. La diversitat es basa en un cens de les espècies o components d'una comunitat concreta en un cert moment i expressa, de manera matemàtica abreujada, la riquesa d'espècies existents i les relacions d'abundància entre si. La biodiversitat representa el magatzem de totes les unitats taxonòmiques o de la diversitat genètica disponible en un entorn determinat (Margalef, 1994a, 1997, 1999). En aquest sentit, quists i altres fases cel·lulars de resistència representarien «reserves» de biodiversitat que podrien passar a formar part de la diversitat «activa» en arribar l'ocasió adient. És a dir, en el cas d'un idioma, la bio-

diversitat representaria el diccionari, mentre que la diversitat es mesuraria en mostres de frases concretes d'aquest idioma.

La reflexió sobre el contrast entre diversitat i biodiversitat portà Margalef a refinar les seves idees sobre les relacions entre successió i evolució, un tema que ja trobem, per exemple, a «La teoria de la informació en ecologia, a vint anys de distància» (Margalef, 1980). La successió pot ser un bon marc pels processos evolutius, perquè genera repetidament seqüències de situacions semblants. Cada successió representa un experiment que processa material genètic dels dipòsits locals de biodiversitat i que tendeix a alentir canvis mitjançant un augment de complexitat de l'estructura de la maquinària de l'ecosistema (Margalef, 1997). En aquest procés, la «sageta» direccional es pot expressar d'acord amb el principi de Volterra (1937), segons el qual, l'«acció biològica» ( $A$ ) tendeix a un mínim:

$$A = \int_0^t \left[ \sum_{i=1}^S (a_i N_i \log N_i) \right] dt,$$

on  $S$  és el nombre d'espècies,  $N_i$  és el nombre d'individus de l'espècie  $i$ , i  $a_i$  el pes mitjà d'aquests individus.

La similaritat entre l'expressió de Volterra i (amb signe canviat) la mesura de l'índex de diversitat ( $H$ ) mitjançant la fórmula de Shannon va fer veure a Margalef que la tendència de  $A$  vers un mínim implicava la de  $H$  vers un màxim. Margalef elogiava el treball de Volterra i no perdia ocasió per recomanar a tothom la seva lectura, per cert, ben difícil per als no matemàtics.

## La diversitat i la seva mesura. Conceptes i teories

Les dificultats inherents a la quantificació de la diversitat, àmpliament comentades per Margalef i altres, han fet que la utilització d'aquest concepte i d'altres associats i igualment difícils de mesurar o definir hagi estat el centre de nombroses polèmiques. En algunes ocasions, la crítica als índexs de diversitat existents acabava amb la proposta d'un nou índex per afegir a la llista (Hurlbert, 1971). Per Margalef, aquest tipus de discussions eren més aviat bizantines, perquè ell cercava maneres més generals d'expressar el que la diversitat representava (Margalef, 1989). De fet, una de les seves aportacions més recents a l'estudi del fitoplàncton marí va ser una comparació entre la diversitat del fitoplàncton de la Mediterrània i del Carib (Margalef, 1994a, 1994b), basada en dades de més d'un miler de mostres de cada lloc, i expressada per mitjà de gràfics que arrengraven en ordre decreixent els logaritmes de l'abundància de les espècies, ordenades de més a menys freqüents. Aquesta representació deixava clar que la Mediterrània, amb menys

espècies molt abundants i més espècies rares que el Carib, era la regió amb diversitat més alta.

Alguns temes, com el de les relacions entre diversitat i estabilitat, han passat a ser un exemple clàssic (en el sentit de ser material explicat a moltes classes d'ecologia) de controvèrsia científica. Ecòlegs com Peters (1991) han remarcat la manca de poder predictiu de l'ecologia contemporània. En general, però, tots aquests crítics queden curts a l'hora de proporcionar alternatives. Com deien Dobben i Lowe-McConnell (1975) en el prefaci d'un llibre que recollia aportacions de Margalef i altres grans ecòlegs, cal tenir en compte, des del principi, que els conceptes no són teories que es puguin demostrar falses. Segons aquests autors, l'únic criteri per a un concepte és que sigui útil, i pot ser-ho encara que només es pugui relacionar amb propietats quantitatives de l'ecosistema d'una manera molt general.

Ramon Margalef és un dels científics que més ha contribuït, mundialment, al desenvolupament de l'ecologia teòrica. Aquest breu article ha intentat destacar algunes de les seves aportacions al concepte de diversitat, que era un dels seus temes predilectes. En realitat, però, el pensament teòric de Margalef acaba formant un tot integrat, en el qual és impossible destriar un concepte sense estirar al mateix temps una cadena d'idees que el lliga a tots els altres. Margalef ens ha deixat un llegat immens en les seves publicacions. Reflexionar sobre els seus treballs i intentar aprofitar i desenvolupar al màxim la riquesa de pensament que contenen és potser la millor manera d'agrair-li.

MARTA ESTRADA I MIYARES

Membre de la Secció de Ciències Biològiques

Exvicepresidenta de la Societat Catalana de Biologia

Membre de la Reial Acadèmia de Ciències i Arts de Barcelona

Institut de Ciències del Mar, CMIMA (CSIC)

## Referències

- CAZELLES, B. (2004). «Symbolic dynamics for identifying similarity between rhythms of ecological time series». *Ecology Letters*, núm. 7, p. 755-763.
- DOB BEN, W. H.; LOWE-McCONNELL, R. H. (1975). *Unifying concepts in ecology*. Wageningen: Doctor W. Junk B. V. Publishers, the Hague, and Centre for agricultural publishing and documentation. 302 p.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. (1943). «The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of animal population». *J. Anim. Ecol.*, núm. 12, p. 42-58.

- GLEASON, H. A. (1922). «On the relation between species and area». *Ecology*, núm. 3, p. 156-162.
- HURLBERT, S. H. (1971). «The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters». *Ecology*, núm. 52, p. 577-586.
- LEIGH, E. G. (1965). «On the relation between the productivity, biomass, diversity and stability of a community». *Proc. Nat. Acad. Sci.*, núm. 53, p. 777-783.
- MAGURRAN, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge: University Press, 179 p.
- MARGALEF, R. (1949). «Una aplicación de las series logarítmicas a la fitosociología». *P. Inst. Biol. Apl.*, núm. 6, p. 59-72.
- (1951). «Diversidad de especies en las comunidades naturales». *P. Inst. Biol. Apl.*, núm. 9, p. 5-27.
- (1956). «Información y diversidad específica en las comunidades de organismos». *Inv. Pesq.*, núm. 3, p. 99-106.
- (1957). «La teoría de la información en ecología». *Mem. Real Acad. Ciencias y Artes de Barcelona*, núm. 32, p. 373-449.
- (1958). «Information theory in ecology». *Gen. Syst.*, núm. 3, p. 36-71.
- (1968). *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago: The University of Chicago Press. 111 p.
- (1969a). «Estudios sobre la distribución a pequeña escala del plancton marino». *Mem. Real Acad. Ciencias y Artes de Barcelona*, núm. 60, p. 1-22.
- (1969b). «Diversity and Stability: A Practical Proposal and a Model of Interdependence. Diversity and Stability in Biological Systems». A: *Diversity and stability in ecological systems*. (Brookhaven Symposia in Biology; 22), p. 25-37.
- (1972). «Homage to Evelyn Hutchinson, or why there is an upper limit to diversity». *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.*, núm. 44: *Growth by Intussusception: Ecological essays in Honor of G. Evelyn Hutchinson* [New Haven: The Connecticut Academy of Arts and Sciences], p. 213-235. [Edició a cura d'E. S. Deevey]
- (1975). «Diversity, stability and maturity in natural ecosystems». A: DOBBEN, W. H.; LOWE-McCONNELL, R. H. (1975). *Unifying concepts in ecology*. Wageningen: Doctor W. Junk B. V. Publishers, the Hague, and Centre for agricultural publishing and documentation, p. 151-160.
- (1980). «La teoria de la informació en ecologia, a vint anys de distància». *Butlletí de la Societat Catalana de Biologia*, núm. 4, p. 159-186.
- (1985). «Ecosystems: Diversity and connectivity as measurable components of their complication». A: *The Science and Praxis of Complexity*. The United Nations University, p. 228-244.
- (1989). «On diversity and connectivity, an historical expression of ecosystems». *Coenoses* [Trieste], núm. 4, p. 121-126.

- MARGALEF, R. (1991). «Reflexiones sobre la diversidad y el significado de su expresión cuantitativa». A: PINEDA, F. D.; CASADO, M. A.; MIGUEL, J. M. de; MONTALVO, J. [ed.]. *Diversidad biológica*. Madrid: Fundación Ramón Areces, p. 105-112.
- (1993). «Biotic diversity and energy flow. Forcing from man and nature». A: DEVOS, P.; RAMMELOO, J.; VERSTRAETEN, Ch. [ed.]. *Proceedings of the Symposium on «Biological Indicators of Global Change» (Brussels, 7-9 May 1992)*. Royal Academy of Overseas Sciences, p. 9-15.
- (1994a). «Diversity and Biodiversity. Their possible meaning in relation for the wish for sustainable development». *An. Acad. Bras. Ci.*, núm. 66, supl. 1, p. 3-14.
- (1994b). «La distribució i la diversitat del fitoplàncton». *La biosfera*. Vol. 10: *Litorals i oceans*. Barcelona: Fundació Enciclopèdia Catalana, p. 64-67.
- (1995). «La ecología, entre la vida real y la física teórica». *Investigación y Ciencia*, núm. 225, p. 66-73.
- (1997). *Our Biosphere*. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute Ed. 176 p.
- (1999). «The play diversity/biodiversity in the construction of the biosphere, as exemplified in the Mediterranean phytoplankton and as an expression of the operation of very general principles». *Journal of Mediterranean Ecology* [Leiden: Backhuys Publishers], núm. 1, p. 3-10.
- MARGALEF, R.; GUTIÉRREZ, E. (1983). «How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity». *The American Naturalist*, núm. 121, p. 601-607.
- MARRASÉ, C. (1981). *El concepto de diversidad en sistemas de diferente naturaleza: analogías entre sistemas mecánicos y ecosistemas*. Universitat de Barcelona. 70 p. [Memòria de llicenciatura]
- PETERS, R. H. (1991). *A critique for ecology*. Cambridge (Gran Bretanya): Cambridge University Press.
- SIMPSON, E. H. (1949). «Measurement of diversity». *Nature*, núm. 163, p. 688.
- TILMAN, D. (1996). «Biodiversity; Population versus ecosystem stability». *Ecology*, núm. 77, p. 350-363.
- VOLTERRA, V. (1937). «Les fondements de la théorie de la lutte pour la vie. Principes de Biologia mathématique». *Acta Biotheoretica* [Leiden], núm. 3, p. 414-447.
- WILSON, E. O. (1995). *Naturalist*. Nova York: Warner Books. 380 p.