

L'ECOLOGIA EN LA REUNIFICACIÓ DE LA BIOLOGIA

CRISTIAN R. ALTABA

Institut d'Estudis Avançats de les Illes Balears (CSIC-UIB). Ciutat de Mallorca

Text ampliat de la ponència presentada a la Primera Jornada de Biologia «Cap a on va la biologia contemporània», celebrada a Prada dins el marc de la Universitat Catalana d'Estiu, l'agost de 1991.

RESUM

L'ecologia ha guanyat en riquesa interpretativa i capacitat d'anàlisi el que ha perdut com a disciplina distinta de la resta de les ciències biològiques. Sense una perspectiva històrica, l'estudi de les relacions entre els éssers vius i el medi extern és una visió incompleta, sincrònica i funcionalista, de la vida. La història és un factor cabdal en la constitució dels organismes i ecosistemes; és la integració al llarg del temps dels processos, sovint aleatoris, que causen l'evolució. Per a una perspectiva dinàmica que permeti comprendre els mecanismes subjacents, l'observació de patrons no és suficient: en general hi ha causalitat múltiple i relacions complexes entre variables. Així, la successió ecològica no comporta trajectòries fixades, la qual cosa limita la utilitat de tipificar les comunitats naturals i obliga a rebutjar la ideologia de l'ecosistema com a superorganisme; tampoc no es pot inferir gran cosa de les distribucions de les poblacions, ni dels coeficients de regressió. L'estudi de les interaccions entre espècies ha demostrat l'existència de nombroses relacions força complicades que superen els paradigmes de nínxol ecològic, competència interespecífica i nivells tròfics. La importància i determinisme d'un factor depenen de l'escala d'observació, fent que l'estudi separat de qualsevol component de l'ecosistema resulti incomplet: així doncs, cal dur a terme l'experimentació amb eines metodològiques i analítiques adequades. Per a llegir la història evolutiva, no basta conèixer el present ecològic; cal esbrinar les relacions filogenètiques entre els organismes: la sistemàtica continua essent el fonament de la biologia comparada. La recerca pluridisciplinària és desitjable i inevitable, i hauria de menar vers una teoria ecològica emmarcada en una biologia global, necessària per a dur a terme una gestió raonable de la natura i fer possible un ensenyament responsable i adequat a les necessitats socials.

MOTS CLAU: *ecologia, successió, escala, adaptació, nínxol, coevolució, demografia, estadística, sistemàtica, ecologisme, ensenyament.*

SUMMARY

Ecology has won in interpretive richness and analytical ability what it has lost as a discipline distinct from the remaining biological sciences. Without a historical perspective the study of relationships between living beings and the external environment is an incomplete, synchronical and functionalistic view of life. History is a paramount factor in the constitution of organisms and ecosystems; it is the integration through time of the often aleatory processes that cause evolution. The observation of patterns is not sufficient for a dynamic perspective allowing comprehension of underlying mechanisms—in general, there is multiple causality and complex relations between variables. Thus, ecological succession does not imply fixed trajectories, limiting the usefulness of community typification, and leading to refute the ideology of the ecosystem as a superorganism. Neither is it possible to infer much from the distribution of populations, nor from regression coefficients. The study of interactions among species has shown the existence of quite complicated relationships, surpassing the paradigms of ecological niche, interspecific competition, and trophic levels. The importance and determinism of a given factor depend upon the scale of observation, rendering incomplete the study of any ecosystem component in isolation. Therefore, experimentation must be carried out with adequate methodological and analytical tools. In order to read evolutionary history it is not enough to know the ecological present; the phylogenetic relationships among organisms must be elucidated—systematics remains the cornerstone of comparative biology. Pluridisciplinary research is both desirable and inevitable; it should lead towards a reasonable management of nature, and enhance an education responsible and adequate to social needs.

KEY WORDS: *ecology, succession, scale, adaptation, niche, coevolution, demography, statistics, systematics, ecologism, education.*

«Imprimatur: nihil obstat»

L'ecologia és la branca de la ciència que estudia el nivell màxim de complexitat de l'univers físic: les interaccions dels éssers vius amb el medi que els envolta. No ha de resultar sorprenent que l'ecologia es trobi encara avui en un estat força embrionari, en què es fa difícil discernir opinions i proves, teories i creences. Les disciplines més bàsiques, en el sentit de proximitat a la física (o, si es vol, a principis generals de l'Univers), es desenvolupen a un ritme més accelerat, i els canvis en llurs paradigmes arriben com sacsejades més o menys intenses al domini de l'ecologia. Entre tanta convulsió, la demanda social de respostes als problemes ambientals es manté amb vent de popa, encara que naveguem a ull, sense mapa ni compàs.

L'ecòleg es troba avui en dia en la molt desagradable situació de saber-se perdut. Però, com els vells profetes al desert, és possible que la renovació i les respostes sorgeixin d'aquesta solitud, del qüestionament de tot el que s'havia après, d'aprendre a mirar la vida de nou.

La intenció d'aquest article és revisar de manera succinta alguns dels avenços, i també alguns fracassos, de la recerca en ecologia, per tal de situar els fronts actuals de recerca. Aquesta reflexió és feta des d'una perspectiva general, amb la intenció de no posar excessiu èmfasi en cap àrea d'investigació. Naturalment, alguns punts són tractats amb una major atenció, i d'altres igualment importants són només esmentats; no podria ésser d'altra manera en les dimensions i pretensions d'aquest article. La selecció bibliogràfica ha estat feta de manera francament eclèctica, amb la sola intenció de

mostrar punts de referència contemporanis; no hi ha cap pretensió d'exhaustivitat, i sí que s'ha deixat un poquet de banda el rigor habitual.

Ara fa vint anys que Margalef (1971) exposava la seva visió sobre l'esdevenidor de l'ecologia en la biologia moderna. Per aquella època jo devia començar a saber que existia la paraula *ecologia*. En aquest període, el coneixement de la natura ha augmentat vertiginosament, i han canviat també les percepcions que hom té de la natura (en el meu cas personal, de manera molt ràpida, és clar). Per això és que el present article pot aportar qualche cosa. Encara que haig de reconèixer la propensió de l'ecologia a perdre's per viarans tortuosos i sovint sense gaire sortida, crec honestament que el futur d'aquesta disciplina és ple de sorpreses i oportunitats, tant per als investigadors com per a la societat sencera. Per tant, no voldria que aquest article pogués semblar una lletania o elegia, però tampoc no pot ni vol esser cap grimori màgic: que quedi clar que no sé llegir el futur en les entranyes dels pollastres.

Crec probable que el lector se senti sorprès o esperonat: si és així, i la lectura el fa pensar en alguna cosa insospitada o potser presentida, voldria aconseguir fer néixer el dubte i assenyalar un possible camí. Naturalment, hom pot discrepar de les opinions expressades ací..., m'atreviria a incitar la deserció intel·lectual, i animar al dissentiment, al diàleg i a la crítica.

El pes de la història

La simple observació de la natura fa evident l'existència de regularitats en l'estructura i el funcionament de les comunitats d'organismes i de les relacions amb el medi on es troben. Aquest ordre natural, que inclou organismes sencers i un paisatge més o menys harmoniós, és objecte d'estudi pels ecòlegs, que es pregunten, entre altres coses, si el que observen és inevitable, o bé si podria ser diferent. De fet, hi ha tants contes de fades i històries de la vora del foc que tracten de «les històries naturals» (com ara

l'extraordinària novel·la homònima de Joan Perucho), més plausibles però irrealistes, que la realitat mateixa pot arribar a semblar eixida per carambola d'entre un caramull de possibilitats. O potser no?

Hi ha raons per les quals la natura sigui com és i no de cap altra manera? Sembla que sí, encara que mai de manera totalment determinista (Jacob, 1982). En cada moment de l'evolució biològica, alguna cosa s'ha esdevingut com a conseqüència d'un munt de factors, combinats de manera promíscua amb elements incontrolats (anomenats col·lectivament *aleatoris*). La integració al llarg del temps constitueix la història, els rastres de la qual són omnipresents però mai els únics en els sistemes biològics (Altaba, 1991). Certament, doncs, la història és una, fonamentalment per la senzilla raó que no és una altra.

Però una col·lecció de cròniques no és prou per a entendre ni predir el comportament del sistema que les ha generat: cal analitzar les causes i els mecanismes a través dels quals s'han operat els canvis que ens interessin. Comprendre la complexitat dels sistemes vius és necessari per a defugir de les explicacions *ad hoc*, de la particularitat com a norma, de la debilitat intrínseca en les explicacions (Margalef, 1971). Aquesta mateixa complexitat obliga, tanmateix, a acceptar la impossibilitat d'una teoria ecològica que sigui determinista i general: per sobre de tot, l'evolució és idiosincràtica, i fa irreductible el paper de la història en l'estructura i funcionament dels ecosistemes.

La dialèctica establerta entre els factors interns i externs dels organismes ha estat la causa de la modificació profunda tant dels organismes com del seu medi; l'exemple més sonat n'és l'atmosfera actual, les característiques de la qual permeten la vida i es deuen a la vida mateixa (Schwartzmann i Volk, 1989). La incorporació—literalment—de característiques ambientals en els organismes, indissolublement lligada a la transformació de l'ambient per l'activitat orgànica, obliga a considerar amb escepticisme la definició mateixa de l'ecologia:

en tant que preocupada fonamentalment amb els agents externs, és una visió limitada, sincrònica i funcionalista del fenomen de la vida.

Observar patrons, comprendre processos

La recerca de causes en la pura observació és una actitud pertanyent a una etapa molt primerenca de la ciència moderna; és una eina poc forta i procliu a induir a l'error. Per tant, sembla lògic —amb la seguretat que dona la història— que la metodologia experimental i un millor coneixement del món l'hagin anat desplaçant. Així de simple: un mateix patró pot ésser causat per mecanismes molt distints, a través d'una història també desigual (Paine, 1992). Llastimosament, la pretensió de voler inferir mecanismes subjacents a partir de la comparació d'imatges fixades no ha desaparegut, i reapareix sovint en ecologia. Tal vegada això corrobora la impressió que es tracta d'una disciplina encara jove.

Un exemple pintoresc és la determinació de la trajectòria que segueix la successió en les comunitats naturals. La transformació gradual de zones obertes en masses forestals fou un dels primers temes de l'ecologia, per motius d'espectacularitat i també econòmics. Ara bé, la dinàmica general dels boscos està governada per les espècies arbòries, la longevitat de les quals és sovint molt superior a la de qualsevol investigador (sembla que Matusalem no era ecòleg, però ell també s'hauria quedat curt en molts casos).

Resulta, doncs, inevitable, i temptador, d'inferir unes pautes generals de canvi a través de l'ordenació de comunitats de diferent complexitat però localitzades en indrets semblants: si representen estadis d'un mateix procés, hom podria visualitzar-lo passant les imatges ordenades com en una pel·lícula de cinema. El final de la pel·lícula, el marca un estadi culminant i insuperable, que és estable sense perturbacions externes; aquest epítom s'ha anomenat *clímax* (*sic!*). Però existeix realment

un sol procés de successió per cada tipus d'ecosistema, i ha de menar inevitablement al mateix estadi final?

L'estudi detallat del desenvolupament de comunitats concretes ha permès comparar trajectòries individuals, seguides en un hiperespai definit per variables que poden ser l'abundància de cada espècie, o mesures de producció global, o ben mirat, el que es vulgui. Hom ha demostrat així que tota trajectòria és erràtica, vagament tendent a convergir amb altres vers una regió més o menys reduïda de l'hipersepai, on la taxa mitjana de renovació és baixa (Drury i Nisbet, 1973; Margalef, 1974; Sousa, 1984). Així doncs, la classificació d'ecosistemes és per força operativa i dependent del punt de vista, ja que per a extrapolar entre comunitats semblants cal un paradigma que indiqui què es vol comparar. Resulta indefugible concloure que l'apariència momentània d'un ecosistema és només un estadi del procés que en realitat és.

El que sí que constitueix una imatge fixada és una fotografia del paisatge: la tipificació de comunitats és una activitat útil en tant que permet una organització ràpida i provisional de les observacions. Documentar la variabilitat dels patrons naturals és vital si hom pretén generalitzar a partir d'un estudi detallat d'una zona concreta (Foster, 1990). Ara bé, la tipificació es pot convertir fàcilment en una cosa profundament inútil si es pretén filar massa prim, si no va destinada a generar, tot transformant-s'hi, l'estudi de les interaccions que causen els paisatges.

Un altre exemple punyent d'interpretació simplista de les observacions és la teoria (MacArthur, 1972) que les comunitats naturals són estructurades primordialment per la competència entre espècies. Un seguit d'anàlisis parcials, fortament acolorides per una ideologia hipercapitalista circumstancialment imperant, conduí a una eufòria que, amb uns anys de perspectiva, sembla quasi inexplicable: centenars de treballs conclouien «confirmant» una teoria que en realitat no havia estat provada ni comprovada.

La demolició d'aquesta quimera començà amb atacs contra la peresa intel·lectual que permetia aquest tipus d'elucubracions (Peters, 1976). En el cas d'explicacions paregudes en termes evolutius, la dita mandra fou batejada *panglossianisme*, en honor al Dr. Panglosse (un personatge de Voltaire), qui afirma que vivim en el millor dels móns possibles, i que així, entre altres coses, el nas existeix per a poder dur ulleres (Gould i Lewontin, 1979). Alhora, hi hagué càrregues (Connell, 1980) a corollaris indemostrables i absurds, com ara el postulat que si dues espècies assemblades no competeixen, és perquè competiren en el passat, i això les obligà a divergir fins a no competir. La revisió dels treballs publicats demostrà que la importància de la competència interespecífica estava per veure, car quasi ningú no havia pogut detectar aquest fenomen (Connell, 1983). Finalment, les condicions necessàries perquè tingui un efecte apreciable no són compatibles amb un món gaire dinàmic (Traveset, 1991). No cal dir que aquestes tesis revisionistes han estat fortament discutides (Strong *et al.*, 1984; Schoener, 1987), però el fet és que la recerca en ecologia ja no es basa en supòsits sobre la competència.

Com per demostrar la resiliència de les idees ancorades d'antic, ha aparegut des de fa pocs anys una nova versió de les extrapolacions del patró al procés. Eixits d'una caixa de Pandora inexhaurible com el corn de l'abundància, proliferen els articles de «síntesi» que consisteixen, simplement, a calcular rectes de regressió entre variables: a partir de dades publicades originalment amb la més diversa intenció, s'interpreta un coeficient de regressió significatiu com a prova d'una relació de causalitat (per exemple, Turner *et al.*, 1988). Així, hom clama haver trobat un mètode objectiu per a inferir la història dels ecosistemes i predir-ne el comportament. És clar, desafiant els advertiments de qualsevol text d'estadística elemental...

Aquesta perspectiva «regressivista» és excessivament maniquea, vehicle i motor com és d'una visió simplíficament numerològica de

la natura, que pretén prescindir de la necessitat de determinar els mecanismes subjacents. Els arguments de pes en contra són dos: les causes són sovint múltiples en ecologia (Quinn i Dunham, 1984), i les relacions entre variables relacionades per una sèrie d'esdeveniments poden arribar a ésser força complexes (Levins i Lewontin, 1985). Malgrat el triomfalisme d'alguns autors contemporanis, doncs, no hi ha més remei que estudiar a fons els problemes, perquè per a arribar a fer prediccions assenyades cal en primer lloc entendre la combinació de factors implicats i els efectes que desencadenen.

Encara que lentament i a reculons, potser el que s'ha guanyat, per sobre de tot, és una mica més de realisme: acceptar que vivim en un món complex, on les aparences enganyen, i on l'experimentació, les anàlisis acurades i la lògica no tenen substituïts. Més o menys, la percepció dels ecosistemes passa d'una visió estrictament sincrònica a una perspectiva més àmplia, dinàmica.

L'estudi de les interaccions

La divisió tradicional entre zoologia i botànica ha estat un fre sobre l'ecologia; mentre apareixien «subdisciplines» dedicades específicament a l'ecologia animal o vegetal (en bona part destinades a l'autopromoció), es postergava l'estudi de les relacions entre espècies. Els darrers deu anys han estat de progressió geomètrica per al desenvolupament de la recerca sobre interaccions interespecífiques (Abrahamson, 1989), i és ben palpable la renovació que això ha comportat en els continguts de cursos i congressos.

La visió que imperava abans d'aquesta explosió estava dominada per la idea del *nútxol ecològic*. El terme s'ha fet familiar, però per poc que s'hi pensi no deixa de sorprendre per les seves connotacions fúnebres i afins a una vetusta taxonomia creacionista. La idea —mai no ha estat més que una idea— suposa en principi que cada població té una «funció» determinada en

l'ecosistema on viu. Si la natura fos una màquina de precisió sense història, feta de peces separables o de recanvi, l'analogia fóra creïble...

Un celebrat refinament de la idea afirma que es poden representar tots els factors ambientals com a eixos en un hiperespai, en el qual les diferents espècies ocupen una regió definida, el «nínxol» que tenen en propietat (Kroes, 1977). Allà on se superposen els nínxols, cal creure que no s'hi cap, i per tant una de les espècies presents acaba desplaçant—per competència—les altres, que amb sort tenen un trosset de l'hiperespai com a refugi privat. L'inconvenient d'aquest enfocament és que és inoperant per tautològic: com es poden mesurar acuradament tots i cadascun dels factors rellevants, si no és declarant-los definits i rellevants *post facto*? La idea del nínxol ja ha perdut tota connotació teòrica, i ha acomplert un paper en els annals de l'ecologia (Margalef, 1980; Strong, 1983). Com tota paraula evocadora, el nínxol es resisteix a la sepultura (*sic!*), encara que fóra millor deixar que restés en pau.

D'altra banda, se suposava que la interacció entre espècies havia de ser per força d'explotació; si dues poblacions explotaven el mateix, era lògic esperar que tard o d'hora la competència en bandejaria una. Ja hem vist que aquesta ideologia aplicada a l'estructura de les comunitats naturals fracassà. En l'estudi de les interaccions, el fracàs obligà a reconsiderar la diversitat de relacions que es poden establir entre espècies: hom començà a apreciar la importància de processos com el parasitisme, la predació i el mutualisme. Aquest darrer, pel que implica d'acoblament entre els participants en la interacció, sempre ha suscitat l'admiració dels naturalistes; per contraposició a la competència, resultava una alternativa atractiva i viable per a la recerca. Segurament en relació amb un canvi generacional en les idees polítiques, hom començà a reconèixer la força que pot tenir la cooperació per a la supervivència dels individus, l'evolució de les espècies i l'estructuració de les comunitats (Addicott, 1986; Boucher, 1987).

Les activitats d'una espècie poden arribar a repercutir en components de l'ecosistema que en principi hom podria considerar prou allunyats. Sovint la xarxa d'interaccions actua com un amplificador, amb un efecte de cascada a partir de perturbacions moderades o petites (Kareiva i Sahakian, 1990). Però també es pot donar el cas que activitats intenses no tinguin l'impacte esperable, a causa d'una disminució del senyal a través de la mateixa xarxa i de les variacions d'aquesta. Un exemple il·lustratiu és el de l'eruga de la figuera de moro, un herbívor especialista que fou introduït a Austràlia per a controlar l'expansió del seu hoste, amb resultats francament espectaculars; en canvi, al seu país d'origen l'efecte d'aquesta eruga és aparentment escàs, a causa de la presència de molts altres factors que afecten la demografia de la planta hoste (Moran, 1980).

L'estudi de les interaccions entre espècies de ben segur continuarà creixent, perquè la diversitat i importància de les troballes depassa folgadamente totes les expectatives que s'hi tenien. Fins i tot hom qüestiona la classificació de les interaccions que apareix als llibres de text: com s'hi pot encabir, per exemple, una vespa parasitoïde, quan semblaria més adequat que pertanyés al reialme de la ciència-ficció? D'altra banda, mecanismes aparentment tan distints com la predació i la competència es donen simultàniament amb una freqüència inusitada (Polis i Holt, 1992). Per a donar un darrer exemple que sigui astorador, el lector es pot preguntar si els límits del mutualisme apareixen massa estrets per a contenir el gasteròpode *Elysia*, que és fotosintètic mercès a la incorporació dels cloroplasts procedents de l'alga que ha ingerit (Ros i Rodríguez, 1985).

Complicacions semblants en la idea que hom tenia de moltes xarxes tròfiques manté en un interessant *impasse* l'ecologia actual. Hom tendeix a abandonar el concepte de nivells tròfics per acostar-se a la realitat, on els organismes poden canviar de dieta i costums al llarg de llur existència, i en morir són més que cúmuls de nutrients (Cousins, 1987; Oksanen i Ericson,

1987). Paral·lelament, la mateixa noció de xarxa tròfica es modifica per tal d'acceptar la particularitat de cada espècie i de cada interacció (Paine, 1992). Encara que és impossible predir el futur, cal esperar avenços considerables en la comprensió dels processos de transferència d'energia i formació d'estructures ecològiques.

Vers una dinàmica de comunitats

Els primers models matemàtics destinats a explicar els canvis demogràfics en poblacions que interaccionen eren prou simples, com mecanismes de rellojgeria capaços d'anar endavant o endarrera, fins que la fatalitat abastava un dels participants i l'aparell es desballestava fatídicament. En realitat, aquests models, francament de joguina, han donat molt de si, i han obligat a replantejar explicacions i a refinar les hipòtesis (Margalef, 1980). D'aquesta manera, han anat apareixent diverses generacions de models, cada volta més complicats, que han incorporat efectes d'ordre superior, moltes poblacions simultànies, exponents de retroalimentació...

Els darrers anys s'ha donat molta importància a la capacitat de generar comportaments caòtics, que són canvis estocàstics i impredecibles induïts per la dinàmica interna del sistema (Pool, 1989). L'impacte pertorbador de les variacions ambientals incontrolades era ja prou conegut (Chesson i Case, 1986), però el descobriment de la possibilitat de caos en els models habituals forneix una perspectiva desconcertant.

L'atzar com a component inevitable, i fins i tot constructiu, dels processos ecològics ha estat descobert paral·lelament per ecòlegs experimentals. La coexistència de nombroses espècies amb requeriments quasi idèntics sembla possible mercès a la complexitat afegida i insospitada de factors interns o externs. Com a exemple de fluctuacions ambientals, cal esmentar la quasi-regularitat cíclica que impedeix la dominància total d'alguna població del fitoplàncton (Margalef, 1983). Les fluctuacions internes són induïdes per cicles vitals complexos amb un estadi dispersiu: per exemple, els peixos

dels esculls coral·lins són sedentaris i defensen un territori, que en morir serà ocupat per un juvenil de qualsevol de les dotzenes d'espècies que conviuen i passen per un estat larvari planctònic (Sale, 1978).

També aquí és artificiosos insistir massa en la distinció de factors interns i externs, com ho demostra la dinàmica d'alguns boscos tropicals: quan un arbre madur mori serà reemplaçat per un plançó pertanyent a qualsevol d'entre moltes espècies, però la distribució dels juvenils és el resultat de la interacció de factors aleatoris en la dispersió i supervivència amb la distribució dels microambients requerits de les diferents espècies d'arbres (Wright, 1992).

Les complicacions no acaben aquí. La importància d'un factor sobre la dinàmica de la comunitat, sigui aleatori o determinístic, no és independent de l'escala d'observació. Paradoxalment, els mateixos mecanismes subjacents donen lloc a propietats diferents quan l'escala espacial o temporal considerada és prou distinta (Wiens, 1984; Maurer, 1985; Morris, 1987; Kolasa, 1989). Per exemple, la variació en el reclutament de juvenils pot originar un mosaic molt contrastat a petita escala, mentre que en espais més grans o al llarg del temps la situació mitjana és relativament estable i governada per altres factors (Caffey, 1985). La percepció d'un factor com a estocàstic, doncs, és en general funció de l'escala d'observació, no d'indeterminació intrínseca (Margalef, 1974; Levins i Lewontin, 1985).

La comprensió dels processos naturals no sembla possible sense una ampliació considerable de les eines teòriques i experimentals de què disposem. És patent la necessitat d'aprofundir en el coneixement de les propietats formals dels models coneguts, i dur a terme alhora simulacions amb paràmetres creïbles (Emlen, 1984). Lògicament, cal contrastar els resultats amb dades procedents de sistemes simples. En tot cas, sempre s'hauria de procedir d'acord amb dissenys experimentals acurats (Underwood, 1990). Tanmateix, l'extrapolació o comparació entre comunitats només es pot fer tenint en compte que hi ha diferències reals entre elles, i

que cal esbrinar els mecanismes causals d'aquestes (Strong *et al.*, 1984; Schoener, 1987).

Els mètodes d'anàlisi estadística disponibles, malgrat esser força sofisticats, són encara insuficients en molts sentits, i continuen desenvolupant-se (Gauch, 1982). Cal recordar la necessitat d'aplicar els mètodes adequats a cada problema, i esser conscients de les limitacions intrínseques a l'hora d'extreure'n conclusions. El cas de les anàlisis multivariades és alligador (James i McCulloch, 1990): l'aplicació de mètodes senzills, com ara de components principals, és poc més que una manera de visualitzar un conjunt gran de dades, per tal d'explorar-ne possibles interpretacions; qualsevol altre ús, dut a terme com a substitució d'anàlisis apropiades, o com a pseudo-justificació d'hipòtesis formulades *a priori*, constitueix un excés inacceptable d'ingenuïtat. D'altra banda, el seguiment dels canvis en ecosistemes concrets al llarg de períodes de temps suficientment extensos —fins i tot dècades— és necessari per a entendre llur dinàmica, i també per a interpretar correctament el comportament del sistema a escales temporals més reduïdes. El volum de dades que pot arribar a eixir de qualsevol projecte d'aquest estil obliga a ponderar amb cautela extrema els mètodes d'anàlisi, i també el desenvolupament lògic de les conclusions que se'n puguin extreure.

Els límits del sistema

L'observació de canvis més o menys predibles en els ecosistemes al llarg del temps, amb una constant harmonia aparent, pot arribar a esser interpretada com l'ontogènia d'un «superorganisme» dotat de regulació fisiològica, i potser fins i tot de destí. Aquesta interpretació, nascuda dels primers estudis de la successió forestal, tingué una popularitat considerable, i transcendí de llarg els cercles acadèmics, ja que es tracta d'una imatge evocadora i poderosa. Malgrat aquesta acceptació, és una idea correcta?

La resposta és negativa. Els individus que componen la comunitat (la part vivent de l'ecosistema) no són elements d'una entitat d'ordre superior comparable als mateixos organismes. Tampoc no estan sotmesos a selecció per a afavorir la comunitat, sinó per a garantir la pròpia supervivència i maximitzar llur descendència (Oksanen, 1988). A més, la composició específica d'una comunitat és funció de la història de colonitzacions i extincions a l'àrea, imbricada amb el resultat de les interaccions que hi han tingut lloc, i no pas de cap llei inamovible d'autoorganització (Drury i Nisbet, 1973). Finalment, l'ecosistema no conté cap xarxa informativa que mereixi la consideració de cibernètica (Engelberg i Boyarsky, 1979).

Però, no és cert que hi ha relacions de mutualisme força íntimes, i xarxes tròfiques amb tanta dependència, que no es poden concebre separades les poblacions implicades (Jordan, 1981; Odum i Biever, 1984)? Això és ben ver, encara que només posa de manifest la variabilitat del grau d'interdependència en la xarxa d'interaccions de la comunitat. És a dir, que aquesta cohesió desigual és important en tant que defineix pressions selectives, i en tant que afecta l'estructura de l'ecosistema; però no implica cap tendència vers la formació d'una entitat homeostàtica per damunt dels organismes individuals.

Clarament, l'evidència disponible obliga a reconèixer l'ecosistema com un nivell d'organització biològica superior però distint als d'organisme i població, amb els quals no s'ha de confondre. L'estudi separat de qualsevol component de l'ecosistema és incomplet (Gregory *et al.*, 1991), puix que ignora els processos que tenen lloc a altres escales, i és incapaç d'explicar la dinàmica observada.

Malgrat no tenir una base gaire sòlida, la idea d'un superorganisme ha donat lloc a una versió més extrema, i més insostenible: la hipòtesi «Gaia», segons la qual és la biosfera sencera qui té homeòstasi i manté nivells acceptables per a la màxima capacitat de contenir vida (Lovelock, 1987). Es tracta de la constatació que hi ha cicles

biogeoquímics a escala global: això en si mateix ja és prou important, perquè està en la línia dels descobriments sobre l'efecte de l'escala espacial sobre el comportament dels ecosistemes, i sobre les conseqüències evolutives de la interacció entre organisme i ambient.

Per molt popular que s'hagi fet aquesta hipòtesi avui en dia (fins al punt d'esser títol de llibres de text d'ensenyament secundari!), o potser com a causa d'això mateix, té un contingut força ideològic. El fet que se n'hagi fet un símbol poderós respon, més que a un descobriment revolucionari, a la demanda, quasi pueril per insistent, d'una «teoria científica» que doni suport a postures pròpies de l'ecologisme més fatalista i penitent. Perquè segons aquests plantejaments, si la Terra genera vida i nosaltres la volem matar, o ens apliquem el *Maleus maleficorum*, o cauran sobre les nostres espatlles les plagues bíbliques, i la Terra mateixa es desfarà de l'escòria que és la humanitat..., amén!

Retorn a la història

Davant d'auguris tan nefastos, val més girar l'esguard vers el passat, que ben mirat és l'única cosa segura; si més no, ja no es pot alterar. El problema, naturalment, rau a estar-ne segurs, del passat... Acceptant que el component històric és força rellevant en ecologia (Ricklefs, 1987; Cornell i Lawton, 1992), la qüestió no és gens trivial. De fet, la preocupació per esbrinar l'evolució dels ecosistemes és un dels cavalls de tir de l'ecologia actual.

Els organismes que viuen en simbiosi presenten un seguit de meravelloses característiques per a poder dur a terme activitats conjuntes. Una idea poderosa i simple és creure que la capacitat de viure junts resulta d'una evolució on cadascun dels participants afecta els altres: la *coevolució* (Thompson, 1982; Loehle i Pechmann, 1988). Aquest és un concepte del qual hom ha abusat enormement, i que cal matisar molt (Paulus, 1988; Traveset, 1992).

Per a poder inferir que hi ha hagut coevolució, cal demostrar que els participants han evolucionat junts exercint pressions selectives mútues. El perill d'inferir erròniament a partir de simples observacions és evident aquí (Howe, 1985). De fet, l'estudi detallat de moltes interaccions, aparentment força refinades, ha demostrat que són el resultat de l'encontre dels participants en l'espai i en el temps, no d'una trajectòria de creixent sofisticació (Wheelwright i Orians, 1982; Futuyma i Slatkin, 1983; Tomback, 1983; Herrera, 1985). No és possible, doncs, llegir la història evolutiva directament del present ecològic: l'adaptació resulta només d'un procés selectiu, encara que un acoblament adequat a les condicions ambientals pot esser degut a la pura casualitat.

Per a discernir què és una adaptació, i què no ho és —i per tant, no té una base genètica, ni tampoc correlacions amb altres característiques dels organismes—, cal una anàlisi dels coneixements ecològics prenent com a base la filogènia dels organismes implicats (Coddington, 1988). La raó fonamental està en la necessitat d'estimacions acurades de les relacions de parentiu entre les espècies, per tal de realitzar comparacions entre diferents llinatges, les úniques entitats comparables en termes evolutius (Wanntorp *et al.*, 1990; Armbruster, 1992). Això és important perquè una filogènia ben coneguda conté molta més informació (i costa bastant més d'inferir) que una taxonomia linneana.

Precisament per la necessitat de conèixer el passat, la sistemàtica és l'eina fonamental de la biologia comparada; a través d'ella els estudis sobre evolució i biogeografia poden passar, d'una etapa narrativa i particularista, a integrar-se en el paradigma hipotètic-deductiu de la ciència moderna.

Per una renaixença de la biologia

L'ecologia disposa cada cop de més enfocaments, i alhora el nombre d'aquests que li

són exclusius es va reduint. Els conceptes crucials dels ecòlegs són cada cop més cruïlles de trobada amb altres disciplines, i es fa difícil mantenir la delimitació tradicional entre perspectives imbricades. Els estudis ecològics, tant teòrics com experimentals, necessiten eines cada volta més poderoses, l'ús de les quals comporta i referma una interdisciplinarietat creixent i desbordant (vegeu, per exemple, Margalef, 1980; Legendre i Demers, 1984; Hoelzel i Dover, 1991). Paral·lela a un augment dels coneixements que calen per a fer recerca en ecologia, es fa palesa la necessitat d'un procés de desespecialització; no com a pèrdua del domini d'un tema concret, sinó com a guany en el bagatge imprescindible. Donada la limitació intrínseca de la persona humana, la col·laboració i la formació d'equips pluridisciplinaris són tendències desitjables i inevitables.

La visió de la biosfera capaç de lligar els enfocaments variats hauria d'esser la perspectiva de l'organisme sencer, funcional i al món real. De la biologia molecular a l'ecologia, ja no és possible erigir tanques per a impedir el flux de tècniques, resultats, projectes i idees. Així, la divisió dels bidèlegs entre els de «bata» i els de «bota», a part de tenir una certa gràcia, es converteix en un esquema obsolet, ancorador.

En aquest sentit, hi ha coses prou senzilles, per bé que poc fàcils, que poden fer els ecòlegs. D'una banda, reforçar les relacions de la teoria amb l'experimentació, una necessitat de l'activitat científica que ha estat tradicionalment poc atesa en aquest camp (Kingsland, 1982). El mateix cal fer amb la sistemàtica, la qual ha d'esser concebuda com a disciplina científica, no pas com un «art» on l'autoritat prima per sobre de la raó. I amb les disciplines de laboratori, on ja existeixen eines analítiques sovint només somiades pels ecòlegs.

D'una altra, oblidar una pila de conceptes que hom podria anomenar «rèmores». Per exemple, la discussió maniquea i estèril entre holisme i reduccionisme, ni reflecteix la realitat de la recerca, ni condueix a cap síntesi... per bé que respon a concepcions molt arrelades i

rarament explícites (Levins i Lewontin, 1985; Ghilarov, 1992).

També cal descartar els adjectius, heretats d'una concepció històricament antropocèntrica i finalista de l'Univers, que indiquen el suposat valor dels organismes: ni hi ha plantes o animals «inferiors», ni tenen sentit paraules buides com «criptògama» o «invertebrat». Acceptant que la història de la vida és de diversificació, com podríem defensar l'ús d'aquests termes sense suposar que el llinatge que condueix a nosaltres és el centre del món?

Quin llenguatge hem d'emprar? Hom agrairia un esforç per a evitar l'argot especialitzat, generalment superflu i de funció purament sectària. Lògicament, cal expressar les idees en termes precisos, comprovables, falsables. Idealment, voldríem desenvolupar, com a complement almenys, una generació de models matemàtics que foren força més propers a la realitat coneguda que no els que tenim a l'abast. L'objectiu hauria d'esser tendir vers una teoria ecològica emmarcada en una biologia global.

Les repercussions socials de la recerca en ecologia tenen cada vegada unes proporcions majors. Per això, la responsabilitat dels ecòlegs és també cada cop més gran. Cal generar coneixements vàlids, integrant disciplines, per al maneig dels sistemes naturals i la conservació del patrimoni que contenen. S'imposa un diàleg amb el moviment ecologista, encara que mai no s'hauria de perdre el sentit de la diferència entre l'ecologia com a quefer científic i l'ecologisme com a preocupació social. Agradi o no, la professionalització seriosa de la gestió de la natura (digueu-li *medi*, o *ambient*, o com més us plagui) és necessària, com és inevitable un increment de les responsabilitats. Estar a l'altura de les necessitats socials no serà gens fàcil, però tampoc no és impossible (Altabà, 1992).

És clar, un tema primordial és el de l'ensenyament. En la formació dels nous professionals haurien de ser omnipresents temes com ara la història de la vida, la complexitat dels ecosistemes reals, i, evidentment, l'ètica. Per a fer possible el somni d'Einstein, on els resultats

de la recerca siguin una benaurança, i no una maledicció, per als semblants. Fora de la recerca, la divulgació de l'ecologia, ara tant de moda, planteja problemes greus: no deia ja Cajal que qui no investiga no pot ensenyar a investigar? De manera idèntica, qui no està al dia del que es cou en la recerca activa, malament pot divulgar. Ho dic perquè, per poca atenció que hom hi pari, en la divulgació ecològica actual abunden les referències a conceptes criticables o simplement caducs, alguns dels quals han estat esmentats aquí.

Potser valdria més dir adéu a visions del passat, que arriben a passar per erudites sota el vernís grogós de la tradició mal entesa, i emprendre la renovació i posada al dia dels materials per a l'educació. No només calen noves guies de recerca i d'ensenyament universitari: fan falta, amb la mateixa urgència, ponts entre els investigadors i el professorat de primer i segon cicle, per tal de comunicar el que se sap, i no transmetre el que ha estat abandonat per inútil.

A tall de conclusió, potser cal preguntar si les perspectives de l'ecologia contemporània són brillants. Crec que sí, atesa l'empenta que duu la recerca experimental, les novetats en la teoria, i la grandíssima urgència dels problemes ambientals. Confio que sabrem respondre als reptes que se'ns presenten amb capacitat, dignitat i eficàcia. Si més no, en el viatge a Ítaca anem aprenent. Per força hi ha discrepàncies en la ruta que cal seguir, però la discussió genera nous paradigmes i evita la letargia. Del que estic segur és del dubte: si el text precedent pareix revulsiu, si arribo a estar convençut del resultat de la pròpia reflexió, és per a establir el diàleg capaç de crear la crítica fecunda. Com a creient en els ideals del Renaixement i de la Il·lustració, voldria una política acadèmica, científica, educativa, i de gestió de la natura, adequada a la construcció d'una societat, com ens dirà sempre Salvador Espriu, «noble, culta, rica, desvetllada i feliç.»

Agraïments

Per bé que les idees i opinions expressades ací provenen originalment d'una recol·lecció extensiva però poc metòdica de la bibliografia ecològica, les condicions de fermentació, i per tant el producte final, són responsabilitat exclusiva de l'autor: *mea culpa*. No podria fer la llista de totes les persones que han sofert discussions sobre temes tractats aquí, però, sense implicar cap ordre martiriològic, haig de recordar amb gratitud sincera les aportacions de Peter Petraitis, Bob Ricklefs, Art Dunham, Ramon Margalef, Joan Armengol, Santi Sabaté, Emilia Gutiérrez, Paco Comín, Josh Kohn, Ramon Folch, Toni Martínez-Taberner i Lina Ponsell. Agraeixo l'amabilitat de la resta de participants en aquesta Jornada de Biologia: Juli Peretó, Martí Domínguez, Alfred Giner-Sorolla, Mercè Durfort, Antoni Granell, Lluís Serra i Isabel Esteve. I especialment a Anna Traveset, per endur-se la palma quant a aportacions, crítiques i sofertes disquisicions.

BIBLIOGRAFIA

- ABRAHAMSON, W. G. (ed.) (1989). **Plant-animal interactions**. McGraw-Hill. Nova York.
- ADDICOTT, J. F. (1986). On the population consequences of mutualism. In: **Community Ecology**. (Eds. J. Diamond i T. J. Case). Harper & Row. Nova York. p. 425-436.
- ALTABA, C. R. (1991). The importance of ecological and historical factors in the production of benzaldehyde by tiger beetles. **Systematic Zoology** 40: 101-105.
- ALTABA, C. R. (1992). La protecció de la natura: motius i models. In: **Terra i sòl**. Institut d'Estudis Catalans (en premsa).
- ARMBRUSTER, W. S. (1992). Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. **Bioscience** 42: 12-20.
- BOUCHER, D. H. (ed.) (1985). **The biology of mutualism: ecology and evolution**. Oxford University Press. Nova York.
- CAFFEY, H. M. (1985). Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. **Ecol. Monogr.** 55: 313-332.
- CHESSON, P. L. i T. J. CASE. (1986). Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: **Community**

- Ecology.** (Eds. J. Diamond i T. J. Case). Harper & Row. Nova York. p. 229-239
- CODDINGTON, J. A. (1988). Cladistic tests of adaptational hypotheses. **Cladistics**. **4**: 3-22.
- CONNELL, J. H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos** **35**: 131-138.
- CONNELL, J. H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. **Am. Nat.** **122**: 661-696.
- CORNELL, H. V. i J. H. LAWTON. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **J. Anim. Ecol.** **61**: 1-12.
- COUSINS, S. (1987). The decline of the trophic level concept. **Trends Ecol. Evol.** **2**: 312-316.
- DRURY, W. H. i I. C. T. NISBET. (1973). Succession. **J. Arnold Arboretum** **54**: 331-368.
- EMLEN, J. M. (1984). **Population biology: The coevolution of population dynamics and behavior.** Macmillan. Nova York.
- ENGELBERG, J. i L. L. BOYARSKY. (1979). The noncybernetic nature of ecosystems. **Am. Nat.** **114**: 317-324.
- FOSTER, M. S. (1990). Organization of macroalgal assemblages in the North-east Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. **Hydrobiologia**. **192**: 21-33.
- FUTUYMA, D. J. i M. SLATKIN. (1983). The study of coevolution. In: **Coevolution.** (Eds. Futuyma, D. J. i M. Slatkin). Sinauer. Sunderland, Massachusetts. p. 431-458.
- GAUCH, H. G., JR. (1982). **Multivariate analysis in community ecology.** Cambridge University Press. Cambridge.
- GHILAROV, A. M. (1992). Ecology, mythology and the organismic way of thinking in limnology. **Trends Ecol. Evol.** **7**: 22-25.
- GOULD, S. J. i R. C. LEWONTIN. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. **Proc. R. Soc. London B** **205**: 581-598.
- GREGORY, S. V., F. J. SWANSON, W. A. MCKEE i K. W. CUMMINS. (1991). An ecosystem perspective of riparian zones. **Bioscience** **41**: 540-551.
- HERRERA, C. M. (1985). Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. **Oikos** **44**: 132-141.
- HOELZEL, A. R. i G. A. DOVER. (1991). **Molecular genetic ecology.** IRL Press. Oxford.
- HOWE, H. F. (1985). Gomphothere fruits: a critique. **Am. Nat.** **125**: 853-865.
- JACOB, F. (1982). **The possible and the actual.** Pantheon Books. New York.
- JAMES, F. C. i C. E. MCCULLOCH. (1990). Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? **Annu. Rev. Ecol. Syst.** **21**: 129-166.
- JORDAN, C. F. (1981). Do ecosystems exist? **Am. Nat.** **118**: 284-287.
- KAREIVA, P. i R. SAHAKIAN. (1990). Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. **Nature** **345**: 433-434.
- KINGSLAND, S. (1982). The refractory model: The logistic curve and the history of population ecology. **Quart. Rev. Biol.** **57**: 29-52.
- KOLASA, J. (1989). Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. **Ecology**. **70**: 36-47.
- KROES, H. W. (1977). The niche structure of ecosystems. **J. Theor. Biol.** **65**: 317-326.
- LEGENDRE, L. i S. DEMERS. (1984). Towards dynamic biological oceanography and limnology. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** **41**: 2-19.
- LEVINS, R. i R. LEWONTIN. (1985). **The Dialectical Biologist.** Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- LOEHLE, C. i J. H. K. PECHMANN. (1988). Evolution: the missing ingredient in systems ecology. **Am. Nat.** **132**: 884-899.
- LOVELOCK, J. E. (1987). **Gaia: A new look at life on Earth.** Oxford University Press. Oxford.
- MACARTHUR, R. H. (1972). **Geographical ecology: patterns in the distribution of species.** Harper & Row. Nova York.
- MARGALEF, R. (1971). Les lleis d'organització del conjunt de la biosfera, les necessitats i l'esdevenidor de l'home dins enllà. **Col·loquis Soc. Cat. Biol.** **6**: 77-93.
- MARGALEF, R. (1974). **Ecología.** Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1980). **La biosfera: entre la termodinámica y el juego.** Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1983). **Limnología.** Omega. Barcelona.
- MAURER, B. A. (1985). Avian community dynamics in desert grasslands: observational scale and hierarchical structure. **Ecol. Monogr.** **55**: 295-312.
- MORAN, V. C. (1980). Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* hosts. **Ecol. Entom.** **5**: 153-164.
- MORRIS, D. W. (1987). Ecological scale and habitat use. **Ecology**. **68**: 362-369.
- ODUM, E. P. i L. J. BIEVER. (1984). Resource quality, mutualism and energy partitioning in food chains. **Am. Nat.** **122**: 45-52.
- OKSANEN, L. i L. ERICSON. (1987). Concluding remarks: trophic exploitation and community structure. **Oikos** **50**: 417-422.
- OKSANEN, L. (1988). Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain Darwinian struggle for existence? **Am. Nat.** **131**: 424-444.
- PAINÉ, R. T. (1992). Food-web analysis through field measurements of per capita interaction strength. **Nature** **355**: 73-75.
- PAULUS, H. F. (1988). Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäuber-Systemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution. **Verh. Dtsch. Zool. Ges.** **81**: 25-46.

- PETERS, R. H. (1976). Tautology in evolution and ecology. **Am. Nat.** 110: 1-12.
- POLIS, G. A. i R. D. HOLT. (1992). Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. **Trends Ecol. Evol.** 7: 151-154.
- POOL, R. (1989). Ecologists flirt with chaos. **Science** 243: 310-313.
- QUINN, J. F. i A. E. DUNHAM. (1983). On hypothesis testing in ecology and evolution. **Am. Nat.** 122: 602-617.
- RICKLEFS, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science** 235: 167-171.
- ROS, J. i J. RODRÍGUEZ. (1985). La simbiosis algal en *Elysis timida* Risso 1818. Primeros resultados. **An. Biol.** 4 (**Biol. Amb.**) 1: 37-47.
- SALE, P. F. (1978). Coexistence in coral reef fishes: a lottery for living space. **Env. Biol. Fishes.** 3: 85-102.
- SCHOENER, T. W. (1987). Axes of controversy in community ecology. In: **Community and evolutionary ecology of North American stream fishes**. (Eds. W. J. Matthews i D. C. Heins) University of Oklahoma. Press. Norman. p. 8-16.
- SCHWARTZMANN, D. W. i T. VOLK. (1989). Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth. **Nature.** 340: 457-460.
- SOUSA, W. P. (1984). Intertidal mosaics: patch size, propagule availability and spatially variable patterns of succession. **Ecology** 65: 1918-1935.
- STRONG, D. R. JR., D. SIMBERLOFF, L. G. ABELE, i A. B. THISTLE (eds.) (1984). **Ecological communities: Conceptual issues and the evidence**. Princeton University Press. Princeton.
- STRONG, D. R., JR. (1983). Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. **Am. Nat.** 122: 636-660.
- THOMPSON, J. N. (1982). **Interaction and coevolution**. John Wiley & Sons. Nova York.
- TOMBACK, D. F. (1983). Nutcrackers and pines: coevolution or coadaptation? In: **Coevolution**. (Ed. Nitecki, M.H.). University of Chicago Press. Xicago. p. 279-223.
- TRAVESET, A. (1991). Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. **Oecologia (Berl.)** 87: 570-576.
- TRAVESET, A. (1992). Effect of vertebrate frugivores on bruchid beetles that prey on *Acacia farnesiana* seeds. **Oikos** 63: 200-206.
- TURNER, J. R. G., J. J. LENNON i J. A. LAWRENSEN. (1988). British bird species distributions and the energy theory. **Nature** 335: 539-541.
- UNDERWOOD, A. J. (1990). Experiments in ecology and management: their logics, functions and interpretations. **Aust. J. Ecol.** 15: 365-389.
- WANNTORP, H.-E., D. R. BROOKS, T. NILSSON, S. NYLIN, F. RONQUIST, S. C. STEARNS i N. WEDELL. (1990). Phylogenetic approaches in ecology. **Oikos** 57: 119-132.
- WHEELWRIGHT, N. T. i G. H. ORIANS. (1982). Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. **Am. Nat.** 119: 402-413.
- WIENS, J. N. (1984). On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: **Ecological communities: Conceptual issues and the evidence**. (Eds. Strong, D. R. Jr., D. Simberloff, L. G. Abele, i A. B. Thistle). Princeton University Press. Princeton. p. 439-457.
- WRIGHT, S. J. (1992). Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. **Trends Ecol. Evol.** 7: 260-263.