

La necessitat de vincular l'ecologia de comunitats amb la d'ecosistemes per a la conservació de la biodiversitat

Michel Loreau

Laboratori d'Ecologia. Escola Normal Superior

Introducció

La vigorosa expansió de l'ecologia des dels seus orígens a principis d'aquest segle ha anat acompanyada de la creació de nombroses disciplines o subdisciplines. Tot i que l'especialització sembla inevitable, també és l'origen de diversos problemes. Amb el pas del temps, els marcs conceptuals de cadascuna de les àrees tendeixen a ser cada cop més divergents i dificulten la comunicació dins del conjunt de la disciplina. Aquesta divergència enlloc no és més evident que entre dues de les principals disciplines de l'ecologia: l'ecologia de poblacions i de comunitats, d'una banda, i l'ecologia d'ecosistemes, de l'altra. Ambdues s'han desenvolupat independentment i cadascuna compta amb conceptes, teories i metodologies pròpies. L'ecologia d'ecosistemes se centra principalment en el funcionament del conjunt del sistema, format d'organismes biològics i el seu entorn abiòtic; el seu objecte és el flux de matèria o d'energia entre els compartiments funcionals i remarca les limitacions químiques i físiques, així com la regularitat i la previsibilitat pel que fa al sistema. En canvi, l'ecologia de poblacions i de comunitats es concentra sobretot en la dinàmica i l'evolució dels components biològics dels ecosistemes; el seu objecte és la diversitat biològica, les poblacions d'organismes i les interaccions d'aquestes amb altres poblacions, i posa l'èmfasi en les limitacions biològiques i el canvi i la variabilitat dintre dels sistemes.

Aquesta separació entre ambdues disciplines és comprensible en la mesura que s'ocupen, en part, de temes en nivells jeràrquics distints i escales de temps i espai diferents. Alhora, però, és perjudicial perquè representa un obstacle per a la seva unitat i l'enriquiment mutu. En el món real, les poblacions i les comunitats no existeixen aïlladament, sinó que formen part d'ecosistemes i, per tant, estan subjectes a les restriccions que es deriven del funcionament d'aquests ecosistemes, en particular de la dissipació d'energia i del ciclat dels nutrients. Aquestes limitacions poden modificar profundament la naturalesa de les interaccions entre les espècies, així com les propietats de la comunitat, com ara l'estabilitat de la xarxa alimentària. D'altra banda, els ecosistemes no existeixen sense els seus components biològics; aquests últims imposen les seves pròpies limitacions en els processos ecosistèmics, tal com testimonien els trastorns generats per al-

gunes invasions biològiques. Davant de la creixent amenaça d'una pèrdua massiva de diversitat biològica, l'interès per la funció de la biodiversitat ens els processos de l'ecosistema va en augment. Per això, actualment, la integració de les dues disciplines s'ha convertit en una necessitat urgent (Jones i Lawton, 1995). Aquesta necessitat és particularment greu en l'àmbit teòric, en què cal concebre noves propostes a fi d'establir ponts conceptuals entre les disciplines. Ara per ara, han estat pocs els estudis teòrics d'aquesta mena que s'han realitzat, però s'estan desenvolupant de pressa i estan fomentant l'aparició d'una nova àrea en el punt de contacte entre l'ecologia de comunitats, la d'ecosistemes i l'evolutiva.

Aquí prendré en consideració dos temes vitals que em permetran il·lustrar la transcendència d'aquesta integració de l'ecologia de comunitats i la d'ecosistemes. El primer fa referència als efectes de la biodiversitat en el funcionament de l'ecosistema, tant a llarg com a curt termini; és un exemple de la penetració de l'ecologia de comunitats en l'ecologia d'ecosistemes. El segon té a veure amb les implicacions ecològiques i evolutives de les limitacions de l'ecosistema en les interaccions entre les espècies, amb un èmfasi especial en la controvèrsia de l'«optimització de l'herbivorisme»; és un exemple de penetració de l'ecologia d'ecosistemes en l'ecologia de comunitats i evolutiva. Tant l'una com l'altra condueixen cap a enriquiments fonamentals que no haurien estat possibles sense la interacció entre ambdues disciplines.

La biodiversitat i la seva relació amb el funcionament de l'ecosistema

La relació que s'estableix entre la biodiversitat i el funcionament de l'ecosistema s'ha erigit avui dia com un tema científic cabdal. Malgrat que la idea que una major diversitat de plantes permet una producció superior de biomassa es remunta a Darwin (McNaughton, 1993), no ha estat fins als darrers anys que l'interès en els efectes de la diversitat biològica sobre els processos ecosistèmics s'ha introduït en l'ecologia teòrica i experimental, on ara s'està estenent amb gran rapidesa. L'interès per aquest tema ha augmentat arran de la preocupació per les possibles conseqüències ecològiques de les pèrdues de biodiversitat presents i futures, que troben el seu origen en l'impacte creixent de les activitats humanes sobre els ecosistemes naturals i gestionats. Cada vegada és més generalitzada l'acceptació que els ecosistemes actuen de manera que proporcionen serveis ecològics als éssers humans, la importància econòmica dels quals podria ser considerable (Costanza *et al.*, 1997). Aquests serveis deriven del funcionament normal dels ecosistemes i plantegen la pregunta rellevant de si els ecosistemes empobrits rendeixen de manera diferent o menys eficient que els sistemes més rics en espècies dels quals provenen (Ehrlich i Wilson, 1991; Schulze i Mooney, 1993; UNEP, 1995; Chapin *et al.*, 1998).

S'han investigat dues qüestions fonamentals quant als efectes de la biodiversitat en el funcionament de l'ecosistema:

1. De quina manera la biodiversitat afecta la magnitud dels processos ecosistèmics? Aquesta pregunta analitza els efectes a curt termini de la biodiversitat.

2. De quina manera contribueix la biodiversitat a l'estabilitat i al manteniment dels processos ecosistèmics davant de les alteracions? Aquesta pregunta analitza els efectes a llarg termini de la biodiversitat.

Tot i que les dues qüestions s'interrelacionen, són diferents i poden conduir a respostes diferents. Una altra pregunta que cada vegada adquireix més importància gira entorn dels mecanismes dels efectes de la biodiversitat sobre els processos ecosistèmics, atès que diferents mecanismes poden tenir implicacions diferents.

Uns experiments a gran escala que s'han dut a terme recentment en ecosistemes de praderia han posat de manifest que la diversitat d'espècies vegetals afecta la magnitud dels processos ecosistèmics, en particular augmentant la productivitat primària i la retenció de nutrients (Tilman *et al.*, 1996, 1997a; Hector *et al.*, 1999). La dependència entre la producció de biomassa de parts aèries i la riquesa de les espècies vegetals sol ser loglineal, és a dir, que un increment en el nombre d'espècies d'una a dues espècies té gairebé el mateix efecte, en termes mitjans, que un increment des de setze a trenta-dues espècies. En conseqüència, els canvis en la diversitat de les espècies tenen una gran repercussió quan la riquesa d'espècies és baixa i la incidència és menor a mesura que aquesta riquesa augmenta. Aquests experiments han fet esclatar un debat entorn dels mecanismes responsables dels resultats observats. El treball teòric resultant sobre aquest tema (Tilman *et al.*, 1997b; Loreau, 1998b; Tilman, 1999) ha identificat dos tipus principals de mecanismes, que condueixen a dos tipus d'efectes de la biodiversitat (Loreau, 2000): 1) la complementarietat funcional del nínxol (*l'efecte de complementarietat*) i 2) la selecció de valors extrems de trets (*l'efecte de selecció*). En els dos casos, la biodiversitat proporciona una sèrie de variacions de trets que constitueixen la matèria prima per al funcionament d'aquests efectes. En l'efecte de complementarietat, la variació de trets és la base d'una diferenciació permanent de funcions entre espècies que millora el rendiment col·lectiu. En l'efecte de selecció, la variació de trets entra en joc com a condició inicial i, posteriorment, un procés selectiu promou que dominin les espècies que tenen uns valors de trets concrets. Malgrat que una sèrie d'autors (per exemple, Huston, 1997) han posat en dubte la rellevància de l'efecte de selecció, l'analogia que guarda amb la selecció natural dins l'àmbit de la biologia evolutiva suggereix que aquest tipus d'efecte no hauria d'excloure's perquè es consideri simplement no biològic i resultat d'artefactes. No obstant això, la teoria (Loreau, 1998b) i les anàlisis dels resultats experimentals (Loreau *et al.*, resultats no publicats) demostren que, en experiments sobre biodiversitat, els efectes de complementarietat acostumen a ser més forts i predictibles que els de selecció.

Alguns experiments i teories recents s'han centrat en l'efecte específic de la biodiversitat en els processos de l'ecosistema i l'han separat dels efectes que provoquen altres factors per mitjà de la manipulació experimental directa de la diversitat d'espècies. Una altra qüestió és si aquest efecte específic de la biodiversitat pot comportar correlacions predictibles entre la diversitat i la productivitat de les espècies quan es comparen les comunitats «naturals» en diferents indrets. En efecte, és temptador utilitzar aquestes comparacions, que han estat una pràctica habitual en el passat, per investigar de quina manera la diversitat en condicions «naturals» influeix en la pro-

ductivitat (per exemple, Wardle *et al.*, 1997b). La teoria ofereix una conclusió allisonadora en aquest punt. Les variacions en els factors abiòtics entre els diferents indrets tenen aleshores dos efectes sobre la productivitat: un de directe i un altre d'indirecte mitjançant canvis en la diversitat de les espècies. Un model teòric sobre la competència entre plantes per aconseguir els nutrients del sòl prediu que, en general, l'efecte directe hauria de ser major que l'indirecte (Loreau, 1998b, 2000). Per tant, l'efecte local de la diversitat en els processos ecosistèmics hauria de quedar encobert pels efectes dels paràmetres ambientals en aquests processos en comparacions entre les localitats, cosa que restringeix en gran mesura l'ús d'aquesta mena de comparacions. Els casos documentats de relacions negatives o d'absència de relacions entre la productivitat i la diversitat entre indrets són compatibles amb els efectes locals positius de la diversitat sobre la productivitat, fet que reconciliaria les contradiccions aparents expressades en la bibliografia sobre el tema. L'experiment BIODPTH, dut a terme a vuit localitats arreu d'Europa, va proporcionar uns resultats que avalen fortament aquesta conclusió teòrica (Hector *et al.*, 1999).

Els experiments en ecosistemes de praderia han comprovat els efectes a curt termini de la diversitat d'espècies en els processos ecosistèmics i han demostrat que la diversitat d'espècies té un impacte funcional principalment quan la riquesa en espècies és baixa. ¿Pot interpretar-se, doncs, que moltes de les espècies d'una comunitat no tenen un paper funcional perceptible i que són funcionalment «redundants» (és a dir, que realitzen la mateixa funció i que, per tant, la seva diversitat no és fonamental per preservar aquesta funció)? No necessàriament. En primer lloc, la redundància funcional pot dependre de la funció concreta que es prengui en consideració. En segon lloc, tot i que l'existència d'una diversitat elevada no és crucial per conservar els processos ecosistèmics en unes condicions ambientals constants o propícies, podria acabar sent important per mantenir-les a llarg termini, en condicions ambientals canviants. Aquesta idea és el fonament de la «hipòtesi de l'assegurança» (Walker, 1992; Lawton i Brown, 1993; Yachi i Loreau, 1999). Diversos experiments recents han explorat parcialment aquesta qüestió, en concret fent servir microcosmos aquàtics (McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem i Li, 1997; Petchey *et al.*, 1999). Els resultats, tant d'aquests experiments com d'altres anteriors (McNaughton, 1977), assenyalen que la biodiversitat disminueix la variabilitat dels processos ecosistèmics, per la qual cosa apunten cap a una major estabilitat. En certa manera, es tracta de l'antic debat entre estabilitat i complexitat que torna a sorgir amb una forma nova. La visió clàssica segons la qual la complexitat i la diversitat dels sistemes ecològics contribueixen a la seva estabilitat (Odum, 1953; MacArthur, 1955; Elton, 1958) semblava estar gairebé morta i enterrada després de les demostracions matemàtiques de May (1972, 1973), entre d'altres. Però és bàsicament aquesta visió la que reneix a conseqüència de l'últim estudi, si bé ho fa amb nous arguments i amb un rigor nou.

Un factor fonamental que explicaria la discrepància entre la teoria de May (1972, 1973) i els darrers experiments és una restricció fonamental en els enfocaments teòrics tradicionals al voltant de l'estabilitat, que es basen en una visió determinista i d'equilibri dels sistemes ecològics. El concepte d'*equilibri* podria ser una aproximació vàlida per a determinats processos en algunes escales, però en general abunden els processos de no equilibri. La causa de la influència estabilit-

zadora de la diversitat en els processos ecosistèmics podria raure precisament en fluctuacions allunyades de l'equilibri de les poblacions que els integren. Diversos autors han proposat per separat diferents tractaments teòrics d'aquest tema (Naeem, 1998; Doak *et al.*, 1998; Yachi i Loreau, 1999; Tilman, 1999).

Aquest treball teòric ha mostrat dues classes d'efectes de la biodiversitat sobre la productivitat de l'ecosistema en un ambient fluctuant (Yachi i Loreau, 1999): 1) un *efecte amortidor*, és a dir, una reducció en la variabilitat temporal (o altres mesures de variabilitat) de la productivitat de l'ecosistema, i 2) un *efecte de millora del rendiment*, és a dir, un increment en la mitjana temporal de la productivitat de l'ecosistema. Els mecanismes bàsics que actuen en aquests «efectes d'assegurança» a llarg termini són molt semblants als que operen en els efectes de la biodiversitat a curt termini: la complementarietat temporal del nínxol i la selecció de valors de trets extrems. L'efecte amortidor es genera a causa de la asincronia de les respostes de les espècies davant de les fluctuacions ambientals, que es poden interpretar com una mena de diferenciació temporal del nínxol entre espècies. La base de l'efecte de millora del rendiment és novament una mena d'efecte de selecció: la biodiversitat amplia la gamma de variació de trets disponible en qualsevol moment, i un procés selectiu, com ara la competició interespecífica, promou el domini per part de les espècies que més bé es desenvolupen en les condicions ambientals actuals. Per tant, aquest estudi teòric aporta una base teòrica sòlida a la idea que la biodiversitat actua com a «assegurança biològica» contra els efectes perjudicials de les fluctuacions ambientals en el funcionament de l'ecosistema. Probablement, l'efecte de selecció és important en una perspectiva a llarg termini, ja que en aquest cas, ni els canvis ambientals ni les respostes de les espècies davant d'aquests són del tot previsibles. Per tant, la capacitat de la diversitat d'espècies de proveir un reservori de variació que afavoreixi l'adaptació a condicions canviants podria ser fonamental, i seria anàloga a la importància de la diversitat genètica en el procés evolutiu.

Restriccions de l'ecosistema en les interaccions entre espècies: les implicacions ecològiques i evolutives de la conservació

Cada vegada és més palès que la biodiversitat és de gran valor per al funcionament de l'ecosistema i que, consegüentment, l'ecologia ecosistèmica no pot continuar ignorant l'ecologia de comunitats. Però també és cert el cas contrari: l'ecologia de comunitats, i fins i tot l'ecologia evolutiva, tampoc no pot continuar passant per alt l'ecologia ecosistèmica. Aquesta constatació té implicacions per a la conservació biològica.

Predir i comprendre els canvis evolutius i les seves implicacions exigeix la identificació del context adequat de limitacions dins del qual es produeix la selecció natural. Tradicionalment, els evolucionistes han considerat que les restriccions són inherents als organismes, com ara les distribucions entre necessitats en competència. Segons la visió «clàssica», l'entorn és extern a l'organisme i constant. La perspectiva «moderna» de la selecció natural reconeix que els organis-

mes interactuen amb el seu entorn i el modifiquen, i això genera un circuit de retroalimentació entre l'organisme i l'ambient quan la selecció natural actua (Lewontin, 1983). No obstant això, per arribar a entendre totes les implicacions d'aquest intercanvi, cal descompondre l'entorn d'un organisme en els seus components biològics, químics i físics reals, així com les seves interaccions. És el que anomeno «visió ecosistèmica de la selecció natural», ja que un ecosistema és justament un sistema local de components biòtics i abiòtics que interactuen. Com que l'ambient de cada organisme està format per altres organismes o components, el concepte d'*ecosistema* integra tant els organismes com els seus ambients, i, per tant, suprimeix la dualitat entre organisme i ambient. Identificar l'ecosistema com el context apropiat on es produeix la selecció natural i, per consegüent, l'evolució, és, avui dia, un repte primordial per a l'ecologia, que comporta implicacions rellevants tant per a la ciència en general com per a àmbits més aplicats, com per exemple la biologia de la conservació i la gestió dels ecosistemes.

Atesa la complexitat dels ecosistemes és possible que es produeixin multiplicitat d'interaccions indirectes entre els organismes (Puccia i Levins, 1985; Wootton, 1994). Aquests efectes indirectes poden ser dèbils o bé difícils de preveure (Yodzis, 1988), però n'hi ha d'altres de forts i previsibles. En concret, el ciclat de materials és un procés ecosistèmic clau que fa anar una cadena causal circular en els ecosistemes, i que transmet, en conseqüència, efectes ecològics indirectes i previsibles, a més de restriccions evolutives per a les espècies que el componen (Loreau, 1998a). Un exemple controvertit, però aclaridor, el proporcionen les interaccions entre les plantes i els herbívors. Aquestes interaccions s'han considerat tradicionalment antagoniques, perquè per mitjà del consum de biomassa els herbívors exerceixen un efecte directe negatiu sobre les plantes. No obstant això, la «hipòtesi de l'optimització de l'herbivorisme», que afirma que la productivitat primària, o fins i tot l'eficiència de la planta, es maximitza quan hi ha un nivell intermedi d'herbivorisme, ha posat en dubte aquesta percepció. Un mecanisme capaç de produir l'optimització de l'herbivorisme és el ciclat de nutrients, que aconsegueix que els herbívors transmetin un efecte indirecte positiu a les plantes. Tot i que aquesta hipòtesi ha estat objecte d'un debat acalorat, un estudi teòric recent ha pogut identificar normes generals que regulen l'optimització de la pastura en forma d'un augment de la producció primària a través del ciclatge d'un nutrient limitant (Loreau, 1995; De Mazancourt *et al.*, 1998). Qualitativament, això requereix que: 1) la proporció de nutrients que es perden mentre circulen al llarg de la ruta de reciclatge de l'herbivor sigui suficientment inferior a la proporció de nutrients perduts mentre flueixen per la resta de l'ecosistema, i que 2) les entrades de nutrients en el sistema superin un valor límit, que depèn de la sensibilitat de la taxa d'absorció de la planta respecte als nutrients minerals del sòl.

Implica això que les limitacions a l'escala de l'ecosistema fan que la interacció entre les plantes i els herbívors sigui, de fet, mutualista i no antagonista? Les conseqüències evolutives de l'optimització de l'herbivorisme i de les interaccions ecològiques indirectes en general són complexes per dues raons principals. Primerament, l'augment de productivitat vegetal no es tradueix necessàriament en una millora de l'eficiència de la planta. Segona, quan és així, el que compta no és l'eficiència absoluta, sinó la relativa. Si es barregen dos tipus de plantes (espècies o genotips), una

d'aquestes tolerant («mutualista») i l'altra resistent («antagonista») a l'herbivorisme, s'espera que el tipus resistent superi el tolerant, perquè es beneficia de l'efecte indirecte positiu de l'increment del ciclat de nutrients, però no pateix l'efecte negatiu directe del consum de l'herbívoro. Com a resultat, no es desenvoluparà tolerància encara que és indirectament beneficiosa.

Això no obstant, hi ha dos factors que contraresten aquest avantatge de defensa contra els herbívors. En primer lloc, l'estructura espacial del sistema planta-herbívoro pot generar un ciclat espacialment heterogeni de nutrients (De Mazancourt i Loreau, 2000). Si els herbívors reciclen els nutrients a prop de les plantes pasturades, o s'hi afegeixen plantes del mateix tipus, els herbívors tendeixen a reciclar proporcionalment més nutrients en les plantes que suporten una pastura més intensa, per la qual cosa augmenta el benefici indirecte de la pastura per a aquestes plantes. L'evolució es regeix aleshores per l'equilibri entre dos nivells de selecció oposats, tal com succeeix en l'evolució de l'altruisme (Wilson, 1980): la selecció individual dins de taques, que afavoreix el tipus resistent per sobre del tolerant perquè el primer posseeix una eficiència relativa més elevada, i la selecció de grup entre taques, que afavoreix les taques amb una major proporció del tipus tolerant atès que registra una mitjana més alta d'eficiència absoluta. El resultat de l'evolució depèn de la força de l'agregació espacial i de la mida de la taca; evoluciona la tolerància a l'herbivorisme sempre que l'agregació espacial sigui prou forta o la mida de la taca sigui prou petita (De Mazancourt i Loreau, 2000).

El segon factor que contraresta l'avantatge de la defensa contra els herbívors és el cost en termes d'inversió en nutrients, que genera un equilibri en les plantes entre defensa i absorció de nutrients. Un estudi teòric de la dinàmica d'adaptació de Dieckmann (1997) en un model d'ecosistema estructurat en l'espai mostra que, per a molts equilibris ecològicament versemblants, l'evolució de la planta condueix finalment a una única «estratègia contínuament estable» (CSS, *Continuously Stable Strategy*), és a dir, una estratègia vers la qual convergeix l'evolució i que cap altra estratègia tancada no és capaç d'envair (De Mazancourt, Loreau i Dieckmann, en preparació). Aquesta CSS evolutiva estableix relacions complexes amb les estratègies que maximitzen la producció o la biomassa vegetals, dependent de paràmetres de l'ecosistema. A causa d'aquesta complexitat, són possibles diferents situacions ecològiques i evolutives d'incorporació o eliminació d'herbívors, fet que posa de manifest l'ambigüitat de la noció de «mutualisme». Cal distingir dos tipus de mutualisme: l'ecològic, en què cada espècie obté un benefici de la presència de l'altra, en l'absència de qualsevol canvi evolutiu, tal com es posa de manifest, per exemple, mitjançant una pertorbació de pressió ecològica; i el mutualisme evolutiu, en què els beneficis mutus persisteixen fins i tot després que s'hagi produït l'evolució (De Mazancourt, Loreau i Dieckmann, en preparació). Les condicions perquè es produeixi un mutualisme evolutiu són més estrictes que les del mutualisme ecològic, ja que pot ser que les espècies que interactuen hagin desenvolupat una dependència mútua, de manera que l'eliminació d'una de les espècies incidiria negativament sobre l'altra a curt termini, malgrat que aquest impacte negatiu possiblement desapareixeria després que cadascuna de les espècies hagués tingut l'oportunitat d'evolucionar i d'adaptar-se a les noves condicions originades per l'absència de l'altra (Douglas i Smith, 1989; Law i Dieckmann, 1998).

Quan la capacitat reproductora d'una planta és determinada per la seva productivitat, l'herbivorisme pot realment millorar el rendiment de la planta a una escala temporal ecològica i evolutiva sempre que l'eficàcia del reciclatge de l'herbívor superi suficientment la de la planta, la qual cosa desencadena una interacció mutualista entre la planta i l'herbívor. Però, sorprenentment, a mesura que augmenta l'eficàcia de reciclatge de l'herbívor, la interacció planta-herbívor és cada cop més mutualista (primer, ecològicament; després, evolutiva), alhora que les plantes evolucionen per incrementar el seu nivell de defensa antiherbívors, ja que d'aquesta manera obtenen un major benefici del fet de no ser consumides en relació amb altres plantes amb menys defenses. Per tant, el mutualisme pot anar unit a l'augment de conflicte entre ambdues parts. Si bé a primera vista pot semblar paradoxal, aquests conflictes evolutius s'han detectat en d'altres interaccions mutualistes (Anstett *et al.*, 1997; Law i Dieckmann, 1998).

A partir d'aquest exemple, veiem que els trets de les espècies poden evolucionar de manera contrària a allò que indicaria la intuïció com a resultat dels complexos efectes indirectes mediatos per processos funcionals en l'àmbit d'ecosistemes complets. Aquests efectes pot ser que canviïn la naturalesa mateixa de les interaccions entre espècies, tant en sentit ecològic com evolutiu, sota condicions previsibles. Els trets de les espècies i la seva evolució estan limitades en darrer terme pels processos ecosistèmics, de la mateixa manera que les propietats de l'ecosistema estan limitades per la història ecològica i evolutiva de les espècies que hi interactuen. En definitiva, fusionar les perspectives evolutives amb les poblacionals, les de comunitat i les ecosistèmiques, que cada cop s'han separat més en l'ecologia moderna, és fonamental per predir les respostes dels sistemes ecològics davant dels canvis mediambientals. Els esforços de conservació haurien d'englobar tant les espècies com la rica xarxa d'interaccions en què es troben immerses en els ecosistemes naturals, i que determinen els seus trets actuals i la seva persistència.

Referències bibliogràfiques

- ANSTETT, M. C.; HOSSAERT-MCKEY, M.; KJELLBERG, F. (1997). «Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 12, p. 94-99.
- CHAPIN, F. S. III; SALA, O. E.; BURKE, I. C.; GRIME, J. P.; HOOPER, D. U.; LAUENROTH, W. K.; LOMBARD, A.; MOONEY, H. A.; MOSIER, A. R.; NAEEM, S.; PACALA, S. W.; ROY, J.; STEFFEN, W. L.; TILMAN, D. (1998). «Ecosystem consequences of changing biodiversity». *BioScience*, núm. 48, p. 45-52.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. (1997). «The value of the world's ecosystem services and natural capital». *Nature*, núm. 387, p. 253-260.
- DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M. (2000). «Grazing optimization, nutrient cycling and spatial heterogeneity of plant-herbivore interactions: should a palatable plant evolve?». *Evolution*, núm. 54, p. 81-92.

- DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M.; ABBADIE, L. (1998). «Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production?». *Ecology*, núm. 79, p. 2242-2252.
- DIECKMANN, U. (1997). «Can adaptive dynamics invade?». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 12, p. 128-131.
- DOAK, D. F.; BIGGER, D.; HARDING, E. K.; MARVIER, M. A.; O'MALLEY, R. E.; THOMSON, D. (1998). «The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology». *Am. Nat.*, núm. 151, p. 264-276.
- DOUGLAS, A. E.; SMITH, D. C. (1989). «Are endosymbioses mutualistic?». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 4, p. 350-352.
- EHRlich, P. R.; WILSON, E. O. (1991). «Biodiversity studies: science and policy». *Science*, núm. 253, p. 758-762.
- ELTON, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Londres: Methuen.
- HECTOR, A.; SCHMID, B.; BEIERKUHNLIN, C.; CALDEIRA, M. C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P. G.; FINN, J. A.; FREITAS, H.; GILLER, P. S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HÖGBERG, P.; HUSS-DANEL, K.; JOSHI, J.; JUMPPONEN, A.; KÖRNER, C.; LEADLEY, P. W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C. P. H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S. J.; PEREIRA, J. S.; PRINZ, A.; READ, D. J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E. D.; SIAMANTZIOURAS, A. S. D.; SPEHN, E. M.; TERRY, A. C.; TROUMBIS, A. Y.; WOODWARD, F. I.; YACHI, S.; LAWTON, J. H. (1999). «Plant diversity and productivity experiments in European grasslands». *Science*, núm. 286, p. 1123-1127.
- HILBERT, D. W.; SWIFT, D. M.; DETLING, J. K.; DYER, M. I. (1981). «Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis». *Oecologia*, núm. 51, p. 14-18.
- HUSTON, M. A. (1997). «Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity». *Oecologia*, núm. 110, p. 449-460.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H. [cur.] (1995). *Linking species and ecosystems*. Nova York: Chapman and Hall.
- LAW, R.; DIECKMANN, U. (1998). «Symbiosis through exploitation and the merger of lineages in evolution». *Proc. R. Soc. London B*265, p. 1245-1253.
- LAWTON, J. H.; BROWN, V. K. (1993). «Redundancy in ecosystems». A: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [cur.]. *Biodiversity and ecosystem function*. Berlín: Springer, p. 255-270
- LEWONTIN, R. C. (1983). «The organism as the subject and object of evolution». *Scientia*, núm. 118, p. 65-81.
- LOREAU, M. (1995). «Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems». *Am. Nat.*, núm. 145, p. 22-42.
- (1998a). «Ecosystem development explained by competition within and between material cycles». *Proc. R. Soc. London B*265, p. 33-38.
- (1998b). «Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, núm. 95, p. 5632-5636.
- (2000). «Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances». *Oikos*.
- MACARTHUR, R. H. (1955). «Fluctuations of animal populations and a measure of community stability». *Ecology*, núm. 36, p. 533-536.

- MAY, R. M. (1972). «What is the chance that a large complex system will be stable?». *Nature*, núm. 237, p. 413-414.
- (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- MCGRADY-STEED, J.; HARRIS, P. M.; MORIN, P. J. (1997). «Biodiversity regulates ecosystem predictability». *Nature*, núm. 390, p. 162-165.
- MCNAUGHTON, S. J. (1977). «Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology». *Am. Nat.*, núm. 111, p. 515-525.
- (1979). «Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti». *Am. Nat.*, núm. 113, p. 691-703.
- (1993). «Biodiversity and function of grazing ecosystems». A: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [cur.]. *Biodiversity and ecosystem function*. Berlín: Springer, p. 361-383.
- NAEEM, S. (1998). «Species redundancy and ecosystem reliability». *Conserv. Biol.*, núm. 12, p. 39-45.
- NAEEM, S.; LI, S. (1997). «Biodiversity enhances ecosystem reliability». *Nature*, núm. 390, p. 507-509.
- ODUM, E. P. (1953). *Fundamentals of ecology*. Filadèlfia: Saunders.
- OWEN, D. F.; WIEGERT, R. G. (1976). «Do consumers maximize plant fitness?». *Oikos*, núm. 27, p. 488-492.
- PETCHY, O. L.; MCPHEARSON, P. T.; CASEY, T. M.; MORIN, P. J. (1999). «Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function». *Nature*, núm. 402, p. 69-72.
- PUCCIA, C. J.; LEVINS, R. (1985). *Qualitative modeling of complex systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. Berlín: Springer.
- TILMAN, D. (1999). «The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles». *Ecology*, núm. 80, p. 1455-1474.
- TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M.; SIEMANN, E. (1997a). «The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes». *Science*, núm. 277, p. 1300-1302.
- TILMAN, D.; LEHMAN, C.; THOMPSON, K. (1997b). «Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, núm. 94, p. 1857-1861.
- TILMAN, D.; WEDIN, D.; KNOPS, J. (1996). «Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems». *Nature*, núm. 379, p. 718-720.
- UNEP (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- WALKER, B. H. (1992). «Biodiversity and ecological redundancy». *Conserv. Biol.*, núm. 6, p. 18-23.
- WARDLE, D. A.; ZACKRISSON, O.; HÖRNBERG, G.; GALLET, C. (1997b). «The influence of island area on ecosystem properties». *Science*, núm. 277, p. 1296-1299.
- WILSON, D. S. (1980). *The natural selection of populations and communities*. Menlo Park: Benjamin Cummings.
- WOOTTON, J. T. (1994). «The nature and consequences of indirect effects in ecological communities». *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 25, p. 443-466.

- YACHI, S.; LOREAU, M. (1999). «Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, núm. 96, p. 1463-1468.
- YODZIS, P. (1988). «The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments». *Ecology*, núm. 69, p. 508-515.