

Introducció

Els augments generalitzats de les taxes d'extinció de les espècies (Ehrlich i Ehrlich, 1992; Jenkins, 1992; Lawton i May, 1994; Stork, 1997) i l'increment de les poblacions amenaçades, que aboca a extincions locals i globals (Bascompte i Solé, 1996; Hughes *et al.*, 1997; Wilcove *et al.*, 1998), han despertat un considerable interès per fer de la pèrdua de la biodiversitat una qüestió primordial en els estudis sobre canvi global (Wilson, 1988; Solbrig, 1991; Soulé, 1991; Groombridge, 1992; Huston, 1994; Pimm *et al.*, 1995; Gaston, 1996; Reaka-Kudla *et al.*, 1997). Tot i que aquestes pèrdues han fet sorgir avaluacions dels valors de mercat i dels valors de no-mercat de la biodiversitat (Perrings *et al.*, 1995; Swanson, 1995; Folke *et al.*, 1996; Kunin i Lawton, 1996; Perlman i Adelson, 1997; Pimentel *et al.*, 1997), les implicacions en l'ecosistema de la pèrdua de la biodiversitat no s'acaben de comprendre (Schulze i Mooney, 1993; Chapin III *et al.*, 1997). Quan parlem de «funcionament de l'ecosistema» ens referim a l'activitat d'un ecosistema (i no al propòsit) com ara les seves taxes de flux energètic o el ciclat de nutrients.

Malgrat que no hi ha dubte que la capacitat de funcionament d'un ecosistema està vinculada amb la seva biota, no és del tot clar que els centenars a milers d'espècies típiques de la majoria dels ecosistemes siguin necessàries per aconseguir un funcionament complet i segur. En les recerques ecològiques recents, s'ha prestat una gran atenció a la pregunta següent: el funcionament d'un ecosistema, mesurat en termes de taxes, magnituds o propietats dinàmiques de flux d'energia o ciclat de nutrients, és sensible als canvis en la biodiversitat?

La resposta a aquesta pregunta és important perquè el funcionament de l'ecosistema és essencial per a la regulació de la qualitat ambiental, que, al seu torn, és essencial per al benestar humà (De Groot, 1992; Costanza *et al.*, 1997; Daily *et al.*, 1997; Gatto i De Leo, 2000). Alguns estudis experimentals (Naeem *et al.*, 1994, 1995; Naeem *et al.*, 1996; Hooper i Vitousek, 1997; McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem i Li, 1997; Tilman *et al.*, 1997a; Wardle *et al.*, 1997a; Hooper, 1998; Hooper i Vitousek, 1998; Symstad *et al.*, 1998; Van der Heijden *et al.*, 1998; Hector *et al.*, 1999; Mulder *et al.*, 1999; Naeem *et al.*, 2000; Norberg, 2000; Symstad, 2000; Wardle *et al.*,

2000) i teòrics (Tilman *et al.*, 1997b; Doak *et al.*, 1998; Hughes i Roughgarden, 1998; Loreau, 1998a; Mikola i Setälä, 1998c; Naeem, 1998; Allison, 1999; Yachi i Loreau, 1999) recents han permès de fer-nos una idea clara de la varietat de temes que envolten aquesta qüestió. Aquests estudis també han posat de manifest, però, que la resposta a aquesta qüestió aparentment tan senzilla no és pas tan simple. Mentre que la majoria dels estudis han trobat indicis d'un paper positiu de la biodiversitat en el seu sentit més ampli, d'altres no n'han trobat. La controvèrsia també envolta la interpretació correcta dels resultats experimentals (André *et al.*, 1994; Givnish, 1994; Aarssen, 1997; Garnier *et al.*, 1997; Grime, 1997; Huston, 1997; Wardle *et al.*, 1997b; Hector, 1998; Hodgson *et al.*, 1998; Lawton *et al.*, 1998; Loreau, 1998b; Wardle, 1998; Naeem, 1999; Wardle, 1999). Tot i que la discussió continua, pocs estarien en desacord amb el fet que la naturalesa de les espècies que formen part d'una comunitat pot afectar la manera en què funciona un ecosistema (Schläpfer i Schmid, 1999; Schläpfer *et al.*, 1999).

D'aquests treballs ha sorgit el difícil repte de reconèixer que les mesures taxonòmiques de la biodiversitat, com ara la riquesa d'espècies (nombre d'espècies) o l'equitat d'espècies (abundància relativa), no donen una idea prou clara de les conseqüències que té en l'ecosistema la pèrdua de la biodiversitat. La contribució d'una espècie als processos de l'ecosistema està determinada per molts aspectes, com ara la seva capacitat de fixar CO₂ o N₂, i la distribució d'aquests trets entre els tàxons no necessàriament segueix els esquemes de classificació tradicional o filogenètica. Per tant, tot i que és clar que la relació entre la biodiversitat i el funcionament de l'ecosistema es mesura millor en termes de diversitat funcional, aquest component de la biodiversitat sol ser, tanmateix, obviat en els estudis sobre biodiversitat.

Malgrat que l'agrupament d'espècies per trets o propietats que no estan vinculats a denominacions taxonòmiques com ara les formes biològiques (Raunkiaer, 1934), els gremis (Root, 1967) o els nivells tròfics (Lindeman, 1942; Burns, 1989) és molt habitual, l'agrupament d'espècies segons la seva funció en l'ecosistema planteja molts problemes. D'una banda, aquesta mena d'agrupament per trets funcionals introdueix el concepte de la redundància d'espècies (Walker, 1992; Lawton i Brown, 1993; Walker, 1995; Gitay *et al.*, 1996), que contradiu la pràctica taxonòmica de considerar les espècies com a entitats úniques (Naeem, 1998). Centrar-se en la diversitat funcional, tanmateix, persegueix uns objectius diferents dels de la recerca en biodiversitat de base taxonòmica. El caràcter únic de les espècies, tot i ser un principi bàsic de la taxonomia, simplement no és important en l'estudi del funcionament de l'ecosistema. Lamentablement, tal vegada perquè a l'estudi de la diversitat funcional li manca la familiaritat o l'atractiu de la taxonomia basada en l'evolució, els avenços en el coneixement de la diversitat funcional no segueixen el mateix ritme que els que hi ha en diversitat taxonòmica.

No entra dins de l'abast d'aquest treball fer un estudi complet de tots els aspectes que envolten la diversitat funcional. En lloc d'això, em centraré més aviat en la importància de distingir entre la diversitat funcional intratròfica i la intertròfica. (Per *intratròfica* em refereixo a la que hi ha dintre d'un mateix grup tròfic, com ara en els autòtrofs o en els descomponedors, mentre que per *intertròfica* entenc la que hi ha entre grups tròfics diferents, com ara les interaccions entre

plantes i descomponedors.) Per il·lustrar-ho, repassaré primer els aspectes fonamentals que tenen a veure amb els components de la biodiversitat. Després comentaré els plantejaments experimentals usats fins al moment en la recerca sobre biodiversitat. També donaré un exemple d'un nou estudi iniciat per Peter Reich, David Tilman, Johannes Knops i jo mateix que assenyalen la importància potencial de la realimentació entre els nivells tròfics, que dificulta les interpretacions de la recerca en biodiversitat. Finalment, proposaré alguns suggeriments sobre línies d'investigació futures que podrien resoldre els problemes que sorgeixen de la recerca en diversitat funcional.

Diversitat funcional i diversitat taxonòmica

L'ordenació de la informació de la natura és un procés fonamental en la ciència (Foucault, 1970). Aquesta ordenació té dos propòsits ben diferents però relacionats: un de pràctic i l'altre, científic. Un exemple d'una enciclopèdia xinesa no referenciada que classificava els animals en grups funcionals (Foucault, 1970; p. xv) il·lustra molts punts relatius a la diversitat funcional. En aquest sistema, els animals es classificaven en els grups següents:

1. Pertanyents a l'emperador
2. Embalsamats
3. Domesticats
4. Garrins
5. Sirenes
6. Fabulosos
7. Gossos del carrer
8. Embogits
9. Incomptables
10. Que acaben de sortir de la mare
11. Etcètera
12. Pintats amb un pinzell de pèl de camell molt fi
13. Que de lluny semblen mosques.

Tot i que aparentment aquesta llista sembla estranya en un primer moment, una reflexió més aprofundida posa de manifest que aquest sistema de classificació té molta utilitat. Possiblement era molt important reconèixer quines espècies pertanyien a l'emperador i quines no, i probablement també era important, per qüestions sanitàries o administratives, distingir-les d'espècies com ara els gossos del carrer. Els esquemes de classificació han existit probablement des que els humans van començar a ordenar la informació sobre el seu món per primera vegada, i, a falta d'un marc evolutiu, la classificació d'espècies en grups proporcionava un mitjà útil de relacionar-se amb la complexa i aclaparadora biota. Per exemple, un herbari o un catàleg de les espècies de

plantes podria organitzar-ne el material basant-se en trets compartits o derivats, en propietats medicinals o fins i tot en les propietats místiques, com feien alguns herbaris antics. És important recordar que els principis evolutius que orienten els esquemes de classificació taxonòmica actuals no tan sols són molt recents sinó que, a més, no tenen necessàriament un propòsit de classificació. Linné, sense anar més lluny, va elaborar uns esquemes de classificació que encara avui s'empren, tot i el seu rebuig per la teoria de l'evolució.

La classificació de la nostra biota segons la seva contribució als processos biogeoquímics o ecosistèmics pot semblar estranya però aquests tipus d'esquemes són necessaris si volem avançar en el coneixement del paper de la biodiversitat en l'ecosistema. Tot i la manca d'una biogeoquímica moderna, sempre s'ha reconegut l'estret vincle que hi ha entre una biota i el seu entorn químic, a partir de treballs pioners a càrrec de paracelsians com el científic belga Jean Baptiste van Helmont (1577-1644) i el científic anglès Robert Fludd (1574-1637). La química dels segles XVI i XVII va ser, en gran mesura, la de l'alquímia, centrada en quatre elements complexos coneguts col·loquialment com a *foc*, *aire*, *aigua* i *terra*. Tots aquest elements es relacionaven entre si per graus de llum i obscuritat, de bondat i maldat, i per altres propietats. Aquests elements i els gradients obscur-lluminós que els definien proporcionaven un mitjà per donar sentit a una biota d'altra manera incomprendible.

L'aparició fa poc temps de la ciència de l'evolució va dirigir l'enfocament cap a la diferència entre els trets anàlegs i els homòlegs i a la utilització d'aquests darrers per proporcionar una base científica única i unificadora per organitzar la informació sobre la biota de la terra. Basant-se en especial en els avantpassats compartits i l'origen comú, els mètodes taxonòmics de base evolutiva ens permeten quantificar la diversitat tant en el temps com en l'espai, amb uns procediments que s'han demostrat extraordinàriament útils per comprendre la biodiversitat. Mitjançant aquest mètode, tanmateix, en un primer moment els trets anàlegs es percebien com una font de confusió i com alguna cosa que calia evitar a l'hora de classificar les espècies. Dissortadament, aquest enfocament deu haver esbiaixat la nostra percepció de la utilitat d'agrupar les espècies per analogia o funció.

No sorprèn, doncs, que, a partir de l'èxit de la teoria de l'evolució, la quantificació de la biodiversitat s'hagi centrat en la riquesa de les espècies, l'equitat de les espècies i en models espacials de distribució i abundància (Pielou, 1975; Magurran, 1988; Colwell i Coddington, 1995), en què s'assumeix que les espècies constitueixen les unitats fonamentals de la biodiversitat. De fet, és possible que alguns investigadors considerin la diversitat taxonòmica i la biodiversitat com a sinònims. Aquests mètodes de quantificació de la biodiversitat de base taxonòmica, no poden, però, funcionar com a mesures vàlides de la biodiversitat perquè no contenen informació sobre filogènia, diversitat funcional o altres aspectes de la biodiversitat. Tot i que s'ha fet algun avenç en la integració de la informació filogenètica en la quantificació de la biodiversitat (Farris, 1979; Vane-Wright *et al.*, 1991; Warwick i Clarke, 1995; Horn *et al.*, 1996; Hall i Greenstreet, 1998), la integració de la diversitat funcional en aquestes mesures continua sense ser estudiada. Cal utilitzar mesures diferents de la diversitat per a objectius diferents.

Grups funcionals intertròfics i intratròfics

El funcionament de l'ecosistema té a veure amb el flux d'energia i materials a través d'un ecosistema; per tant, la quantificació de la biodiversitat amb l'objectiu d'estudiar el seu paper en el funcionament de l'ecosistema requereix l'estudi dels grups «funcionals». La importància de la biodiversitat en el funcionament de l'ecosistema té a veure amb els processos biogeoquímics o amb als processos geoquímics mediat biològicament. Bàsicament, es tracta de les transformacions dels compostos inorgànics (com CO_2 , H_2S , N_2 o NO_3) en compostos bioorgànics (per exemple, proteïnes, àcids nucleics, compostos estructurals com la cel·lulosa, la quitina o la lignina) que resideixen en la biomassa viva, en la biomassa orgànica morta, compostos dissolts o orgànics, partícules en suspensió en l'aigua o dins de substrats com el sòl o els sediments. La figura 1 enumera els components bàsics d'un ecosistema: biomassa dels autòtrofs, biomassa dels descomponedors i biomassa dels consumidors, relacionades mitjançant fluxos de carboni i nutrients. La

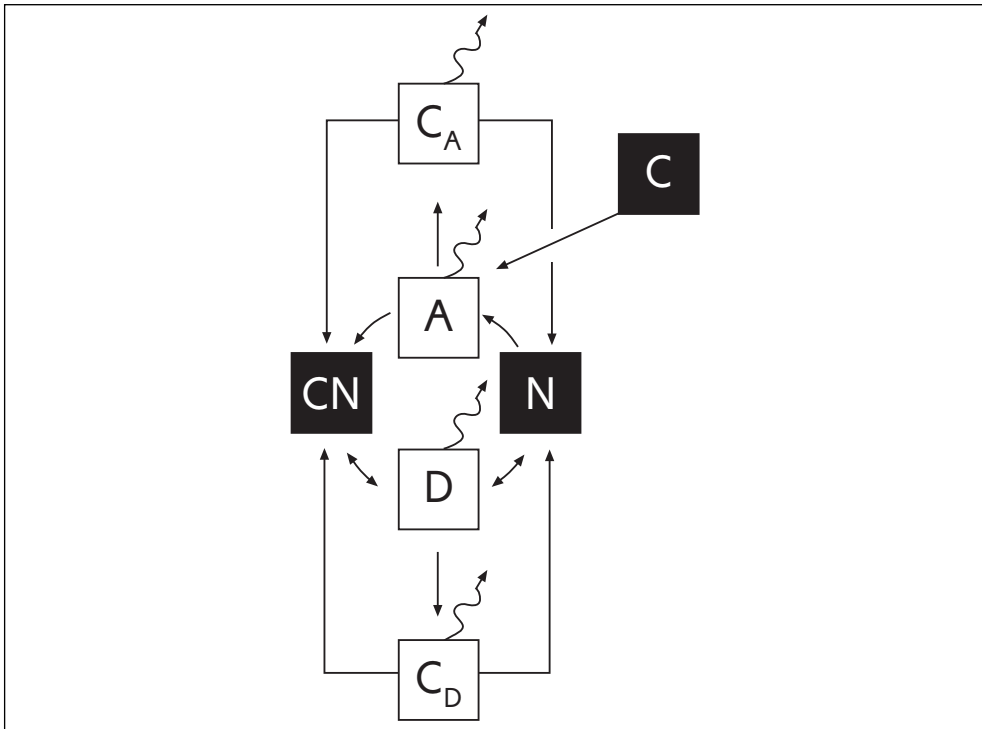


FIGURA 1. Grups funcionals tròfics. Relació entre autòtrofs (A), descomponedors (D) i consumidors (C_A o C_D) i els seus impactes en la transformació de la matèria d'orgànica a inorgànica (CN –C o N). Aquí, C pot tractar-se com a carboni inorgànic com el CO_2 que és adquirit per l'autòtrof i transformat en matèria orgànica que conté carboni i nutrients (N). Les fletxes ondulants indiquen que el carboni retorna a la reserva inorgànica via respiració.

respiració es tracta com el procés primari pel qual tots els organismes converteixen el carboni orgànic en carboni inorgànic. A la natura, evidentment, hi ha moltes complexitats que aquesta figura no mostra, però la part essencial de la majoria d'ecosistemes està molt ben representada mitjançant aquests components i els fluxos que hi ha entre si.

Com en taxonomia, fer unes grans divisions és el primer pas per desenvolupar un esquema de classificació funcional. Les divisions tròfiques constitueixen un punt de partida molt clar perquè impliquen els passos fonamentals de la transformació de la matèria orgànica a inorgànica. El desenvolupament d'aquest esquema de classificació està més avançat en l'estudi dels bacteris, que constitueixen els participants originals i encara avui principals dels processos biogeoquímics (Brock i Schlegel, 1989; Fenchel *et al.*, 1998). Les divisions principals que hi trobem són: autòtrof (obté el carboni d'una font inorgànica), heteròtrof (obté carboni d'una font orgànica) i mixòtrof (el carboni s'obté tant de fonts orgàniques com inorgàniques). La segona divisió es refereix a la font d'energia per a l'adquisició del carboni, que pot ser o bé la llum solar (en el cas dels fotoautòtrofs o fotoheteròtrofs) o bé l'energia química (quimioautòtrofs o quimioheteròtrofs).

Durant la major part de la història de la Terra, la biogeoquímica se centrava principalment en procariotes com els arqueus i els bacteris, però l'aparició d'autòtrofs i heteròtrofs eucariòtics poc després que els nivells d'oxigen de l'atmosfera de la Terra assolissin els índexs actuals va modificar aquest quadre. Encara es considera, però, que la major part de la biodiversitat contemporània és eucariòtica (Stork, 1997), malgrat que això podria canviar fàcilment si reconsiderem la manera com es defineixen les espècies (Colwell *et al.*, 1995; Tiedje, 1995; Pace, 1997).

Tot i que els procariotes (arqueus i bacteris) són les espècies dominants que governen els processos ecosistèmics (Fenchel *et al.*, 1998), les associacions amb els eucariotes poden tenir un fort impacte en les contribucions procariòtiques a la biogeoquímica. Les algues eucariòtiques i les metafites (plantes pluricel·lulars) constitueixen uns components significatius de la biomassa fotoautòtrofa que influeixen en els cicles del carboni i del nitrogen juntament amb els procariotes. Els simbiotes dels bacteris fixadors del nitrogen, com les lleguminoses, tenen un paper important en el cicle del nitrogen terrestre (Sprent i Sprent, 1990). En els sistemes terrestres, les espècies de fongs tenen un paper important en la transformació de la matèria orgànica en inorgànica, especialment les espècies micoríciques, que obtenen la seva energia de les plantes de la rizosfera (Hobbie, 1992; Rossman, 1994; Hartnett i Wilson, 1999). Potser encara més important, però menys conegut, és el paper dels brostejadors eucariòtics de bacteris com ara els flagel·lats i ciliats bacterívors i el dels metazous detritívors com molts components del zooplàncton (Berman-Frank i Dubinsky, 1999), la fauna del sòl i els sediments com els àcars, els nemàtodes, els annèl·lids, i altres invertebrats (Wall i Moore, 1999).

Molt probablement, els metazous funcionen principalment com espècies que afecten les taxes de canvi i de ciclat (Loreau, 1995; Grover i Loreau, 1996; Zheng *et al.*, 1997; De Mazancourt *et al.*, 1998). O bé fan augmentar les taxes de flux de material orgànic que es troba a la biomassa viva cap a compartiments orgànics morts, o bé augmenten les taxes de flux de nutrients orgànics cap a compartiments inorgànics mitjançant la mineralització (com la producció d'amoni mitjançant l'excreció).

L'ús de la diversitat funcional

Tenint en compte l'anterior, hi ha diversos components de la biodiversitat que són essencialment importants en el context del funcionament de l'ecosistema. En primer lloc, el nombre total de grups funcionals tròfics (F_T), o riquesa dels grups funcionals tròfics. En segon lloc, podríem parlar també de grups funcionals intratròfics (F_i), on i es refereix al iè grup funcional. Per exemple, dividir els autòtrofs en C3, C4, CAM i altres grups funcionals de plantes implica fer divisions dins d'un únic grup funcional tròfic. En tercer lloc, el nombre d'espècies (S) per grup funcional tròfic (S/F_T) pot proporcionar informació útil sobre redundància si les espècies que formen els grups funcionals són substituïbles i es reemplacen les unes a les altres per mitjà de creixement compensatori quan una espècie pateix extinció local. Aquest plantejament ja ha estat tractat en altres ocasions (Naeem i Li, 1997; Naeem, 1998; Naeem i Li, 1998b; Wardle, 1998; Rastetter *et al.*, 1999).

Sense conèixer F_T o S_i , variar la riquesa d'espècies aleatòriament podria provocar rèpliques que no serien una mostra efectiva de la possibilitat de combinacions de S/F_i . Per exemple, suposeu que hi ha tres grups funcionals i deu espècies per grup funcional. Una manipulació aleatòria de les espècies podria produir rèpliques de baixa diversitat ($S = 10$) que només tinguessin un únic grup funcional o tots tres. Això és similar a l'efecte de mostreig, però més pronunciat amb els grups funcionals. Aquest raonament s'aplica també al grup intrafuncional. Un estudi que manipuli espècies aleatòriament dins d'un grup funcional tròfic també haurà de trobar un equilibri per als grups interfuncionals.

Possiblement, les designacions dels grups intrafuncionals són més problemàtiques que les de grups funcionals intertròfics. Per exemple, dintre dels fotoautòtrofs, pràcticament qualsevol planta proporcionarà carboni orgànic per als heteròtrofs. Dintre dels fotoautòtrofs, tanmateix, les distincions entre herbes C₃, herbes C₄, lleguminoses, plantes no lleguminoses, i espècies llenyoses representen grups que només són diferents en l'espai de trets multidimensionals. Evidentment, les C₃ i les C₄ no són tan diferents entre si com ho són de les plantes que fixen nitrogen (més concretament, de les plantes associades amb procarïotes que fixen nitrogen).

La taxonomia resol aquests problemes d'agrupament d'espècies que difereixen en la seva proximitat utilitzant esquemes jeràrquics en els quals espècies similars es classifiquen dins de grups taxonòmics superiors, sobre la base de grups relacionats amb la distància evolutiva entre espècies. La distància entre les espècies es considera determinada principalment pel temps transcorregut des de la divergència respecte a un avantpassat comú. Per a grups funcionals, la «distància» pot ser l'equivalent a la distància euclídia en l'espai de trets funcionals multidimensionals, però no sol haver-hi prou informació per dur a terme una anàlisi d'aquestes característiques. En molts casos, els agrupaments taxonòmics solen bastar com a indicadors per als grups funcionals. Les herbes, per exemple, són taxonòmicament i funcional més similars entre si que no pas en relació amb els arbres. Tanmateix, no sempre es dóna aquesta equivalència. L'hàbit llenyós, per exemple, apareix en moltes famílies de plantes dicotiledònies que també inclouen espècies herbàcies. Els

grups funcionals de les plantes s'han revisat recentment (Körner, 1993; Smith *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 1997) i la major part dels experiments en biodiversitat s'han centrat en aquest element intratròfic (autotròfic o planta) de la diversitat funcional.

L'estudi de la biodiversitat funcional depèn completament del context (Smith *et al.*, 1993). Per tant, les espècies poden tenir més d'una funció i la determinació d'aquesta funció pot dependre del context i canviar segons les espècies que estiguin presents o l'hàbitat en què es trobi l'espècie. Després de definir una funció ecosistèmica, també cal determinar els papers que tenen les espècies en aquestes funcions. Chapin (Chapin III *et al.*, 1996) presenta un mètode molt útil per considerar quants grups intrafuncionals poden identificar-se. Aquest enfocament proposa seleccionar una funció de l'ecosistema i determinar la manera com cada espècie d'una comunitat contribueix a aquesta funció. L'exemple que Chapin usa, la fixació del N_2 , apareix a la figura 2. Aquest exemple és vàlid perquè la funció és clara i només hi ha dos grups d'espècies relativament petits; els que poden fixar N_2 i els que no. Si es tracta, en canvi, d'una funció com la producció, hi ha moltes espècies que hi contribueixen de maneres molt diferents. En els autòtrofs, la distribució sol ser unimodal, i alguns mostren nivells de creixement o de producció de biomassa baixos, mentre que d'altres mostren nivells de creixement alts. Un segon factor, com ara la temperatura, la humitat del sòl o l'estacionalitat, pot dividir les espècies. Les plantes de principi o final de temporada (com les usades per Hooper i Vitousek, 1997) o les herbes de les estacions fresques (C_3) o les de les càlides (C_4), usades per Tilman *et al.* (1997) i Wardle *et al.* (2000) representen grups funcionals intratròfics diferents. Aquests plantejaments, però, són problemàtics, per tal com poden provocar definicions circulars dels grups funcionals, en què els grups funcionals siguin simplement funcions d'altres grups funcionals (Smith *et al.*, 1993).

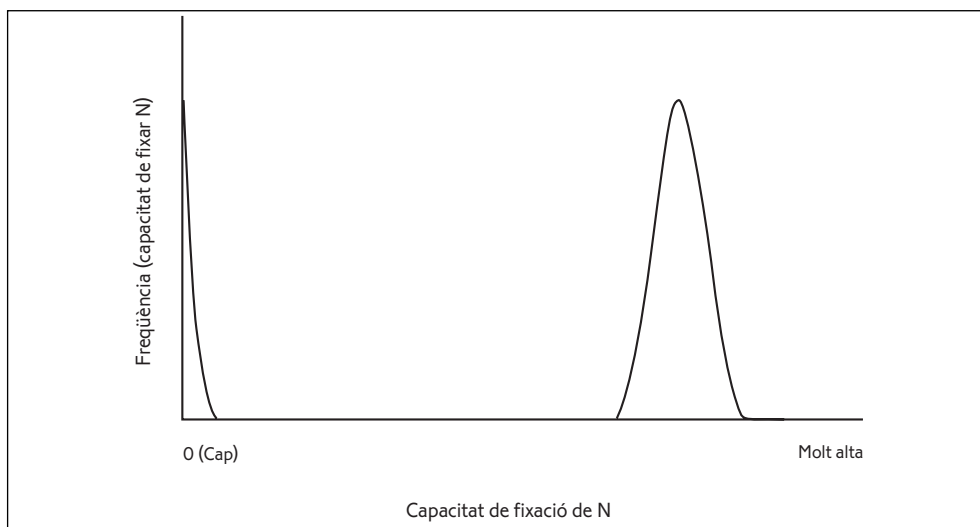


FIGURA 2. Exemple d'una manera d'identificar grups funcionals intratròfics.
FONT: Chapin III *et al.*, 1996.

Els grups funcionals intratròfics han d'agrupar-se de la mateixa manera que els taxonomistes agrupen les espècies en gèneres i els gèneres en famílies, etc. Les denominacions C_3 i C_4 són molt diferents de les plantes que fixen nitrogen. La classificació d'espècies mitjançant l'autoecologia no és fiable perquè les espècies actuen de manera molt diferent en comunitats i hàbitats diferents. Els experiments eliminatoris com els proposats per Power *et al.* (1996) per determinar els valors d'importància de la comunitat poden ser un mètode valuós per identificar el paper de les espècies en funcions específiques dins del context adequat. Per exemple, Symstad *et al.* (1998) van elaborar rèpliques de comunitats de plantes en recipients en què mancaven algunes espècies, i van demostrar que la presència o l'absència d'un únic grup funcional intratròfic podia tenir unes conseqüències més importants que no pas la variació de la diversitat o la presència o absència d'altres grups funcionals intratròfics. Tanmateix, aquest tipus d'experiments no són fàcils de dur a terme.

Resum

En aquesta revisió he raonat el següent:

En primer lloc, la classificació funcional de les espècies és una pràctica establerta que no s'ha de confondre amb la taxonomia. Principis com ara el de la parsimònia, el monofiletisme i l'evitació de l'analogia no són aplicables a les classificacions funcionals. Per exemple, la mixotròfia no és poc habitual, especialment en comunitats microbianes i l'omnivorisme també pot ser molt comú en algunes comunitats. En els esquemes de classificació funcional aquests grups requereixen agrupacions mixtes o tricotomies. Estem avesats als criteris de monofiletisme en la sistemàtica i als arbres dicotòmics en la taxonomia, cosa que fa que les tricotomies d'un esquema de classificació semblin problemàtiques quan, en realitat, no ho són.

En segon lloc, cada funció de l'ecosistema, i en podríem anomenar un nombre potencialment infinitat, requereix l'elaboració d'un esquema de classificació funcional que sigui vàlid per al seu propòsit.

En tercer lloc, hi ha diverses raons per les quals la classificació funcional no s'ha de veure com alguna cosa descoratjadora. La primera raó és que és probable que la diversitat taxonòmica i la funcional estiguin vinculades. La segona, que les funcions d'interès de l'ecosistema solen estar relacionades amb mesures com ara la producció o la respiració de la comunitat, amb les quals totes les altres funcions de l'ecosistema estan, en última instància, vinculades. Alguns esquemes funcionals força desenvolupats per a la producció, la respiració de la comunitat i els cicles del nitrogen i el carboni també poden funcionar.

En quart lloc, és essencial tenir un enfocament jeràrquic. En aquest treball m'he centrat en els agrupaments intratròfics i intertròfics com a possibilitat de classificació d'espècies en grups funcionals petits, però calen esquemes de classificació més desenvolupats.

Un exemple extret del BioCO₂N

A continuació posaré un exemple d'alguns dels punts esmentats des del principi que assenyalava la importància de tenir en compte les designacions de grups funcionals a l'hora d'estudiar la biodiversitat i el funcionament de l'ecosistema. El sistema d'estudi es coneix com a BioCO₂N perquè manipula la biodiversitat de les plantes en un conjunt de 296 parcel·les experimentals de plantes de praderia (amb 1, 4, 9 i 16 espècies), amb diòxid de carboni (CO₂) atmosfèric (ambiental enfront de l'augmentat a 550 μmol mol⁻¹) per sobre d'aquestes parcel·les, i nitrogen (N) (ambiental i enriquit 4 g m⁻² any⁻¹). En un altre lloc ja s'ha donat informació més detallada d'aquest experiment, els seus dissenys i els seus resultats preliminars (Reich *et al.*, en premsa). Ara em centraré en els aspectes relatius a la diversitat intrafuncional i interfuncional de l'experiment. El meu propòsit és posar de manifest la importància de considerar primordials aquests aspectes de la biodiversitat a l'hora d'interpretar els resultats dels experiments sobre biodiversitat.

En aquest experiment es van trobar indicis que la riquesa de les espècies de les plantes, el CO₂ i l'N tenien un impacte important en una gran varietat de funcions de l'ecosistema, incloent-hi la producció per sobre la terra i per sota. Els efectes en la diversitat eren molt similars als efectes asimptòtics observats en estudis anteriors fets en associacions de plantes herbàcies (Tilman *et al.*, 1996; Tilman *et al.*, 1997a), però modificats per les addicions de CO₂ i N. En general, la producció augmentava amb les addicions de N i CO₂ i arribava al nivell més alt quan tots dos es potenciaven. Podeu trobar-ne l'informe complet en un altre treball (Reich *et al.*, en premsa).

La diversitat funcional intratròfica es correlaciona amb la riquesa de les espècies

La manipulació de la diversitat de les plantes es va aconseguir sembrant dotze grams de llavors repartides entre les espècies determinades per a cada tractament. Les espècies emprades es mostren a la taula 1. Es van usar quatre grups funcionals intratròfics (C₃, C₄, llegums i plantes no lleguminoses; vegeu la taula 1).

El disseny experimental per a la diversitat de les plantes apareix gràficament a la figura 3a. Alguns dels problemes que plantegen aquest tipus d'experiments es poden apreciar ràpidament. En primer lloc, els monocultius representen només un grup funcional intratròfic, mentre que cada grup funcional intratròfic pot incloure diverses espècies. Això provoca una distribució triangular dels tractaments en què $S_T \geq F_T$.

L'estima del percentatge de recobriment per mesurar l'abundància relativa i la presència o absència d'espècies demostra que els tractaments van ser força efectius (vegeu la figura 3b). Algunes espècies, tanmateix, van esdevenir rares o es van extingir localment, de manera que el nombre real de S m⁻² és inferior al que originalment s'havia determinat. A més, es van trobar combinacions de S_T i F_T molt més efectives. La probabilitat que un grup funcional esdevingui rar o localment extint és més baixa que la probabilitat que una espècie esdevingui rara o extinta localment.

TAULA 1. *Espècies de plantes emprades en l'experiment BioCO₂N. Són herbàcies, espècies d'herbes de prats nadiues de l'Àrea d'Història Natural de Cedar Creek, als comptats d'Anoka i Isanti, Minnesota, EUA, o que hi estan naturalitzades. Se'n pot trobar més informació a Reich et al. (en premsa)*

Espècie	Funció
<i>Andropogon gerardii</i>	C4
<i>Bouteloua gracilis</i>	C4
<i>Schizachyrium scoparium</i>	C4
<i>Sorghastrum nutans</i>	C4
<i>Agropyron repens</i>	C3
<i>Bromus inermis</i>	C3
<i>Koeleria cristata</i>	C3
<i>Poa pratensis</i>	C3
<i>Achillea millefolium</i>	F
<i>Anemone cylindrica</i>	F
<i>Asclepias tuberosa</i>	F
<i>Solidago rigida</i>	F
<i>Amorpha canescens</i>	L
<i>Lespedeza capitata</i>	L
<i>Lupinus perennis</i>	L
<i>Petalostemum villosum</i>	L

Malgrat aquests canvis en l'abundància relativa de les espècies i els grups funcionals intratròfics, la diversitat de les comunitats de plantes tal com la mesura l'índex de Shannon-Wiener indica una correlació considerable entre la riquesa funcional i la d'espècies (vegeu la figura 3c).

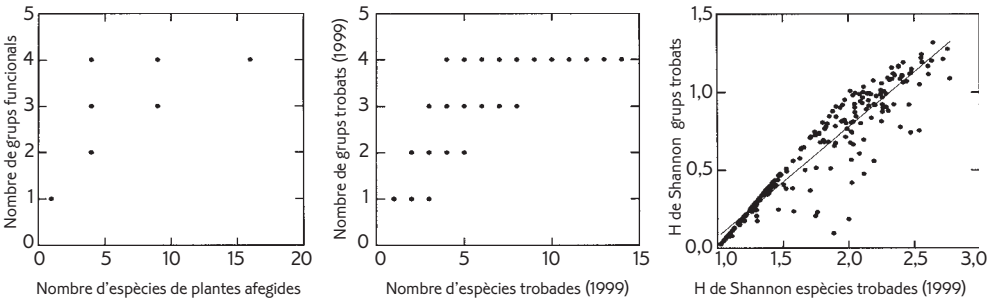


FIGURA 3. La relació entre la diversitat funcional i la diversitat d'espècies en l'experiment BioCO₂N. Esquerra, disseny original de l'experiment. Cada punt representa combinacions d'espècies i grups funcionals usats en terrenys replicats. Al mig, nombre reals dels grups d'espècies i funcionals trobats l'agost de 1999 basat en les inspeccions de coberta percentuals. Dreta, la diversitat basada en l'abundància relativa, usant l'índex de diversitat de Shannon-Wiener, H, per a espècies i grups funcionals observat l'agost de 1999.

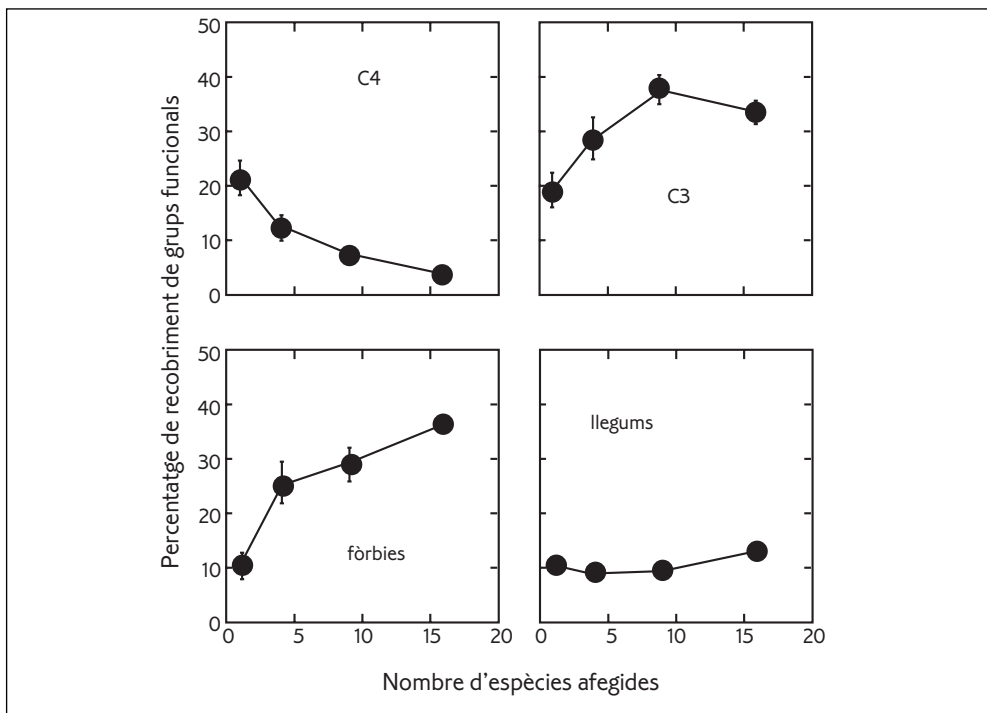


FIGURA 4. Percentatge de recobriment de plantes de grup funcional i espècies. El nombre d'espècies afegides es basa en la designació original del tractament. Es van realitzar càlculs de cobertura percentual l'agost de 1999. Els punts són mitjanes i les barres són una desviació estàndard de la mitjana.

Finalment, el percentatge de recobriment del grup funcional en relació amb el nombre d'espècies afegides va variar enormement (vegeu la figura 4). L'índex de Shannon-Wiener és confusoriari pel que fa als grups funcionals reals que conformen la comunitat. La representació de les plantes C_4 disminuïa a mesura que augmentava la diversitat, mentre que les C_3 i les plantes no lleguminoses augmentaven. Les lleguminoses romanien baixes en tots els tractaments.

Interaccions intertròfiques

Malgrat que els ecosistemes contenen consumidors d'autòtrofs i descomponedors, els últims dos grups funcionals tròfics són essencials per a qualsevol ecosistema (Harte i Kinzig, 1993; Naeem i Li, 1998a; Naeem *et al.*, 2000; figura 1). Les espècies de descomponedors (bacteris i fongs) no van ser manipulades, però es van mesurar diverses respostes d'espècies de descomponedors bacterians. Vam enumerar les densitats bacterianes per mitjà del recompte DAPI (Porter i Feig, 1980) i vam quantificar l'ús de carboni aeròbic dels cultivables mitjançant mètodes Biolog (Garland i Mills, 1991). La utilització de mètodes estàndard d'anàlisi de la variància (ANOVA) va posar

TAULA 2. Anàlisi de la variació en les variables de resposta del descomponedor bacterià als tractaments en l'experiment BioCO₂N. La densitat es va mesurar en bacteris per gram de sòl en 20 cm de nuclis de sòl profund. L'activitat ecològica total és la suma de la metabolització de la font de carboni detectada per a les trenta-una úniques fonts de carboni de les plaques Ecolog fabricades per Biolog. La diversitat Ecolog és la suma de les fonts de carboni que mostren un nivell d'activitat metabòlica significativament superior als antecedents (*Sp* = nombre d'espècies de plantes plantades per parcel·la)

Font	Densitat (1998)	Densitat (1999)	Activitat total Ecolog (1999)	Diversitat Ecolog (1999)
CO ₂	*	ns	**	ns
N	ns	ns	ns	ns
S	*	ns	ns	*
CO ₂ *N	ns	ns	ns	ns
CO ₂ *S	ns	ns	ns	ns
N*S	ns	ns	ns	ns
CO ₂ *N*S _p	ns	ns	ns	ns

de manifest només algunes respostes al CO₂, a la riquesa d'espècies de les plantes o a l'addició de N (vegeu la taula 2). En tots els casos, tant el CO₂ com la riquesa d'espècies de la planta, van tenir efectes significatius en les variables de resposta bacteriana.

D'aquests resultats es podria concloure que les respostes microbianes no estan estretament relacionades amb la riquesa d'espècies de les plantes o altres factors de l'experiment, però un examen més profund revela que aquest no és el cas. Els microbis del sòl són sensibles a condicions com ara la temperatura, l'aigua, el pH i moltes altres condicions físiques i químiques (Paul i Clark, 1996). Anàlisis de regressió múltiple han posat de manifest que el pH, la temperatura del sòl i la diversitat de les plantes eren els principals factors associats amb l'abundància microbiana (vegeu la taula 3). L'estudi de les densitats bacterianes en resposta a la temperatura del sòl va evidenciar distribucions diferents entre les parcel·les amb CO₂ ambiental i les que tenien un alt nivell de CO₂ (vegeu la figura 5a). Aquestes diferències eren significatives sota condicions de N ambiental el 1998 i el 1999 (prova de Kolmogorov-Smirnov, de dues mostres, de dues vies, $P < 0,05$), però no eren significatives en nivells alts de N.

TAULA 3. Regressió múltiple amb supressió escalonada de les densitats bacterianes del sòl (g^{-1}) en nuclis centrals de 20 cm de profunditat com a resposta a les mesures del BioCO₂N. Només van romandre tres variables després de les supressions. La diversitat H de Shannon de plantes representa l'índex de diversitat de Shannon-Wiener basat en les estimes de cobertura percentual

Variable	Coefficient	p
Constant	1,17 x 10 ⁹	**
pH	-1,06 x 10 ⁸	*
Temperatura del sòl	-8,40 x 10 ⁷	**
Diversitat H de Shannon de plantes	2,88 x 10 ⁷	*

La distribució de les temperatures del sòl explica aquest model. Les diferències en la temperatura del sòl eren significativament diferents (prova de Kolmogorov-Smirnov, de dues mostres, de dues vies, $P < 0,05$) entre els nivells de CO_2 ambiental i reforçat, independentment dels nivells d'addició de N el 1998 i el 1999 (vegeu la figura 5b).

Atès que les densitats dels bacteris del sòl estan influïdes per la temperatura del sòl i la temperatura del sòl està influïda per la vegetació, els nostres resultats indiquen que el canvi en la vegetació induït pel CO_2 pot ser el mecanisme per a aquest efecte. Els ANOVA van posar de manifest que la temperatura del sòl responia principalment a la riquesa de les espècies de plantes més que no pas a les manipulacions amb CO_2 o N (vegeu la taula 4).

Discussió

Resum dels resultats del BioCO₂N i diversitat intrafuncional i interfuncional

Malgrat que aquests resultats del BioCO₂N presenten certes limitacions per orientar els molts aspectes apareguts anteriorment relatius a la diversitat funcional intertròfica i intratròfica, serveixen per il·lustrar la importància de la diversitat funcional en la recerca sobre el funcionament de l'ecosistema i la biodiversitat. En primer lloc, ni la riquesa d'espècies de plantes ni la riquesa funcional intratròfica (autotròfica) no eren prou informatives per si soles. Les figures 3 i 4 mostren que aquests dos components de la biodiversitat estan estretament relacionats amb la diversitat funcional. També mostren que és probable que la diversitat funcional intratròfica romangui més intacta al llarg del temps que no pas la riquesa d'espècies. Els canvis en l'abundància relati-

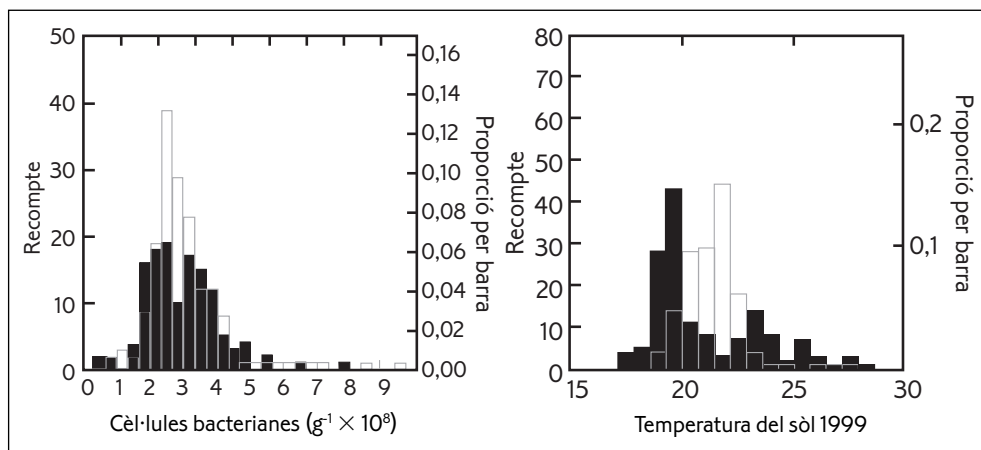


FIGURA 5. Histogrames de freqüència de densitats bacterianes i temperatures del sòl entre 295 parcel·les replicades l'agost de 1999 per a l'experiment BioCO₂N. Les barres plenes representen parcel·les amb tractament de CO_2 ambiental mentre que les barres obertes representen rèpliques amb tractament de CO_2 augmentat.

TAULA 4. L'anàlisi de la taula de variació per a la temperatura del sòl en l'experiment BioCO₂N. S = riquesa d'espècies de plantes

Font	D. f.	F	P
CO ₂	1	0,08	0,78
N	1	3,52	0,06
S	3	3,50	0,02*
CO ₂ *N	1	0,12	0,73
CO ₂ *S	3	0,53	0,66
N*S _p	3	0,02	0,99
CO ₂ *N*S	3	0,09	0,97

va, tanmateix, poden produir comunitats substancialment diferents amb el temps (vegeu la figura 4), fins i tot si les mesures taxonòmiques de la riquesa no indiquen un canvi dràstic.

En segon lloc, és probable que les interaccions amb altres nivells tròfics, en aquest cas els descomponedors microbians, siguin mediades mitjançant efectes indirectes dels canvis en la vegetació que no estiguin únicament relacionats amb la producció. Tal com es planteja hipotèticament a la figura 6, pot ser que hi hagi implicacions tant globals com locals d'aquests efectes indirectes.

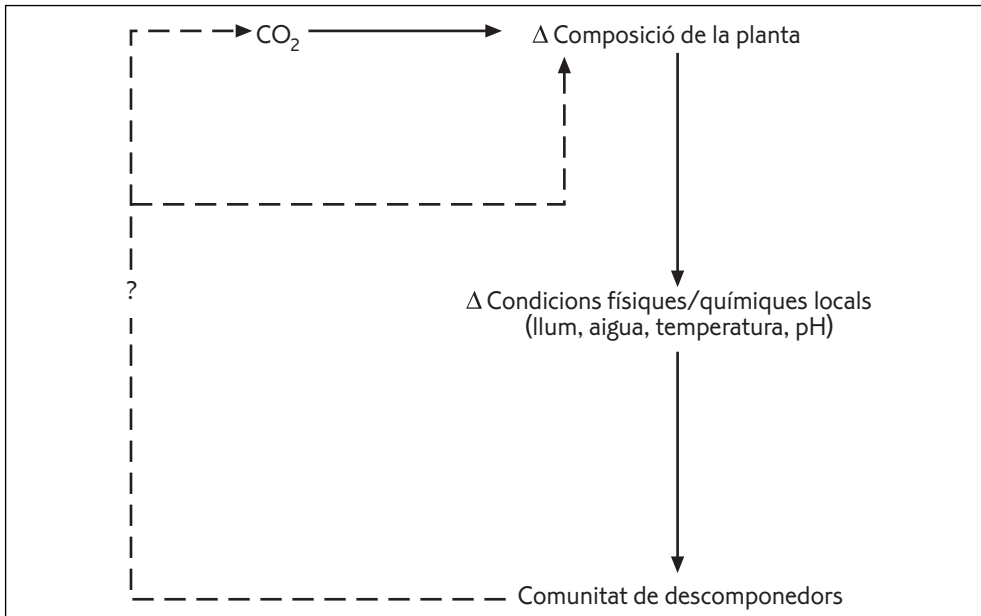
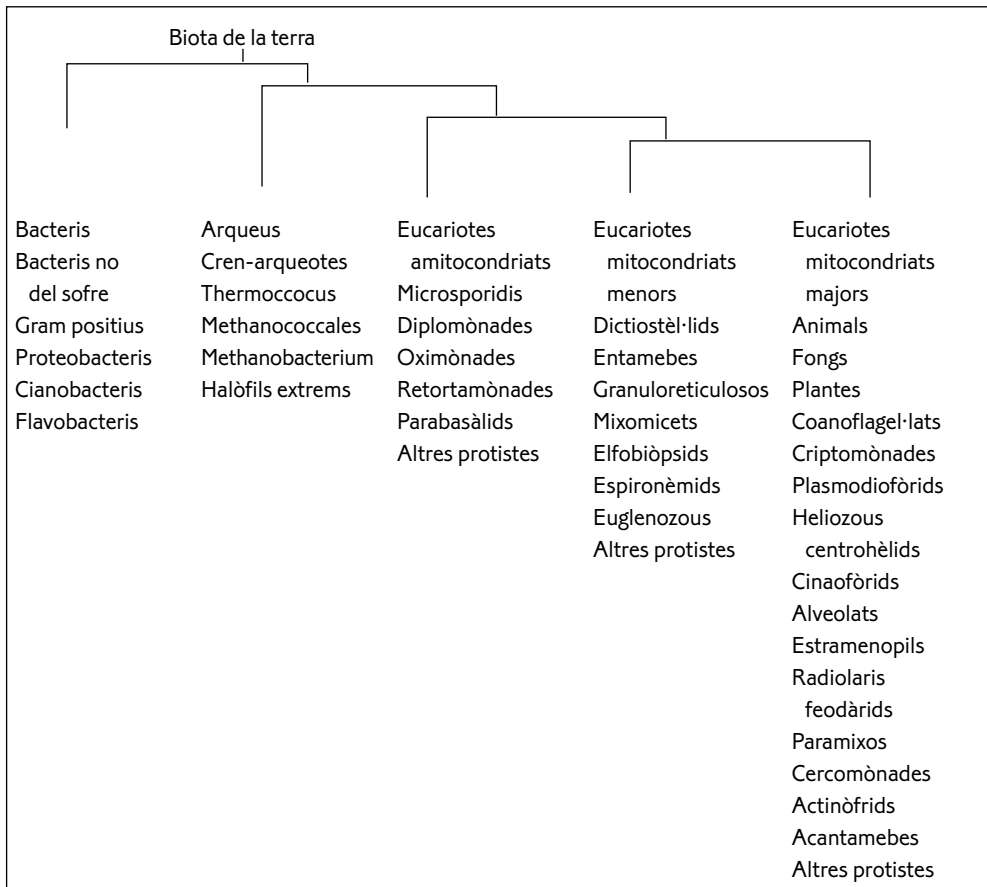


FIGURA 6. Relacions hipotètiques entre canvis en la composició de les plantes (abundància relativa de les espècies i grups funcionals), els seus efectes en les propietats físiques i químiques locals del sòl, els efectes d'aquestes propietats en la comunitat de descomponedors i el seu impacte sobre el CO₂ en l'àmbit global i directament en la composició de les plantes per efectes en el reciclat local de nutrients i el cicle del C.

El BioCO₂N és representatiu d'una tendència creixent en la recerca en biodiversitat que busca explorar la biodiversitat en un marc més ampli que el dels estudis basats només en plantes, que són els que han dominat aquest camp. Malgrat que s'han estudiat recentment les interaccions entre artròpodes consumidors i la diversitat de les plantes (Mulder *et al.*, 1999; Wardle *et al.*, 2000), la diversitat de fongs micorizes i la diversitat de plantes (Van der Heijden *et al.*, 1998), els microbis i la fauna del sòl (Mikola i Setälä, 1998a, 1998b, 1998c), la funció de l'ecosistema i la complexitat tròfica dels microcosmos microbians (McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem i Li, 1997, 1998a; Naeem *et al.*, 2000) i la producció d'algues i la diversitat del zooplàncton (Norberg, 2000), encara queda molt per fer.

Tanmateix, ampliar els resultats d'aquestes recerques requerirà millors mètodes de quantificació i identificació de la diversitat funcional dintre de les comunitats. A la quantificació de la diversitat funcional se li plantegen grans reptes i el progrés en la recerca en biodiversitat està



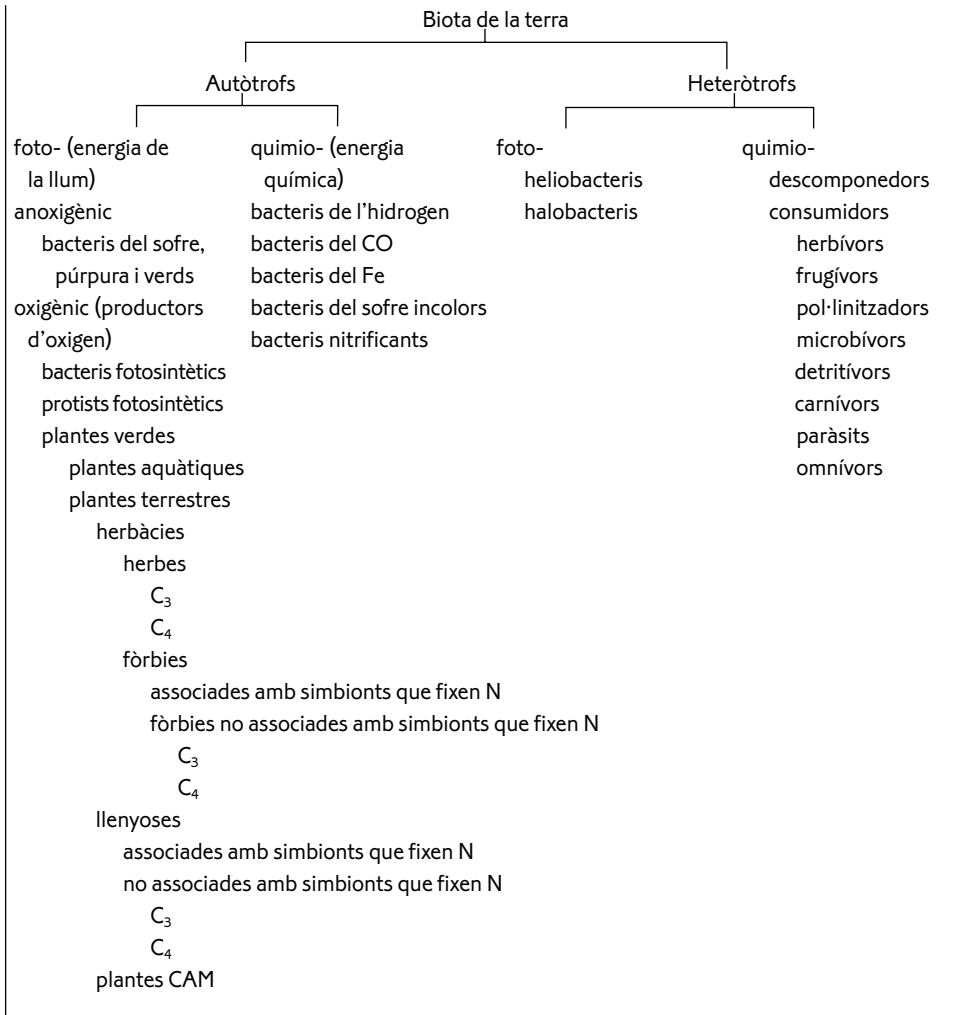


FIGURA 7. Esquemes taxonòmics i de classificació funcional de la biota de la terra. El primer, basat en filogènies actuals, divideix els tàxons en grups principals incloent-hi els tres dominis dels Bacteris, els Arqueus i els Eucariotes (que inclouen eucariotes amitocondriats i eucariotes mitocondriats inferiors i superiors). El segon, els dominis funcionals proposats basats en l'adquisició de carboni (fonts inorgàniques = autòtrof, fonts orgàniques = heteròtrof) i font energètica (foto = llum, químio = enllaços químics). Els mixòtrofs s'han eliminat per motius de simplicitat.

vinculat a la nostra capacitat de poder fer front a aquests reptes. La delimitació clara de què són les espècies, de com es poden elaborar millor les filogènies i de com es poden elaborar millor els esquemes de classificació de base taxonòmica més apropiats continua essent una tasca extraordinàriament difícil. No és d'estranyar, doncs, que la delimitació de què són els grups funcionals i de com es poden elaborar millor els esquemes de classificació de base funcional suposi també un

repte. Els esquemes de classificació funcionals són particularment problemàtics perquè hom pot aplicar molts esquemes a la mateixa biota. A més, la denominació funcional concreta d'una espècie pot dependre del context i estar subjecta a canvis, una característica necessària per tenir esquemes de classificació funcional efectius, però que contradiu el mètode de funcionament dels esquemes taxonòmics monofilètics.

De la mateixa manera que el sistema xinès antic de classificació d'animals que va estudiar Foucault era vàlid sens dubte per als qui el van dissenyar per poder classificar les espècies, els esquemes de classificació funcional també seran vàlids per a l'estudi de la biodiversitat i el funcionament de l'ecosistema. He presentat un exemple basat en les discussions anteriors. De la mateixa manera que els dominis o els regnes en taxonomia són els primers passos per a una classificació taxonòmica (vegeu la figura 7a), podem elaborar un esquema de classificació similar en què les principals divisions es basin en l'adquisició de carboni (autòtrof vs. heteròtrof) i la font de l'energia química (quimiosintètic vs. fotosintètic). Dins d'aquests «dominis» tròfics també podem dividir les espècies en grups funcionals tròfics i dintre d'aquests, en grups funcionals intratròfics (vegeu la figura 7b). Un esquema de classificació com aquest només podria ser vàlid per a l'estudi de la producció o dels cicles del carboni i els nutrients i caldria desenvolupar esquemes completament diferents per a altres funcions de l'ecosistema com la retenció d'aigua, la predisposició al foc o la generació de bioaerosols atmosfèrics (Andreae i Crutzen, 1997), que són de gran importància per al procés climàtic.

Agraïments

Dono les gràcies a l'Institut d'Estudis Catalans per haver-me convidat a contribuir en aquest simposi. També m'agradaria agrair a P. B. Reich, D. Tilman i J. Knops les seves col·laboracions en el programa de recerca BioCO₂N. K. Wrage, J. Craine, J. Goth, W. Bengston i C. Lehman van fer possibles molts aspectes d'aquesta investigació. Gràcies també a molts estudiants, massa per anomenar-los, que han fet aquest treball possible. S. F. Tjossem va avaluar críticament el manuscrit. Agraïeixo el finançament de NSF i DOE.

Referències bibliogràfiques

- AARSSSEN, L. W. (1997). «High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species?». *Oikos*, núm. 80, p. 183-184.
- ALLISON, G. W. (1999). «The implications of experimental design for biodiversity manipulations». *American Naturalist*, núm. 153, p. 26-45.
- ANDRÉ, M.; BRÉCHIGNAC, F.; THIBAUT, P. (1994). «Biodiversity in model ecosystems». *Nature*, núm. 371, p. 565.
- ANDREAEE, M. O.; CRUTZEN, P. J. (1997). «Atmospheric aerosols: biogeochemical sources and role in atmospheric chemistry». *Science*, núm. 276, p. 1052-1058.

- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. V. (1996). «Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models». *Journal of Animal Ecology*, núm. 65, p. 465-473.
- BERMAN-FRANK, I.; DUBINSKY, Z. (1999). «Balanced growth in aquatic plants: myth or reality?». *BioScience*, núm. 49, p. 29-37.
- BROCK, T. D.; SCHLEGEL, H. G. (1989). «Introduction». A: SCHLEGEL, H. G.; BOWEIN, B. [cur.]. *Autotrophic bacteria*. Madison: Science Tech Publishers, p. 1-15.
- BURNS, T. P. (1989). «Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems». *Ecology*, núm. 70, p. 1355-1362.
- CHAPIN III, F. S.; REYNOLDS, H. L.; D'ANTONIO, C. M.; ECKHART V. M. (1996). «The functional role of species in terrestrial ecosystems». A: WALKER, B.; STEFFAN, W. [cur.]. *Global change and terrestrial ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 403-428.
- CHAPIN III, F. S.; WALKER, B. H.; HOBBS, R. J.; HOOPER, D. U.; LAWTON, J. H.; SALA, O.; TILMAN, D. (1997). «Biotic control over the functioning of ecosystems». *Science*, núm. 277, p. 500-503.
- COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. (1995). «Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation». A: HAWKSWORTH, D. L. [cur.]. *Biodiversity measurement and estimation*. Londres: Chapman and Hall, p. 101-119.
- COLWELL, R. R.; CLAYTON, R. A.; ORTIZ-CONDE, B. A.; JACOBS, D.; RUSSEK-COHEN, E. (1995). «The microbial species concept and biodiversity». A: ALLSOPP, D.; COLWELL, R. R.; HAWKSWORTH, D. L. [cur.]. *Microbial diversity and ecosystem function*. Oxon: CAB International, p. 3-16.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEIL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; BELT, M. Van Den (1997). «The value of the world's ecosystem services and natural capital». *Nature*, núm. 387, p. 253-260.
- DAILY, G. C.; ALEXANDER, S.; EHRLICH, P. R.; GOULER, L.; LUBCHENCO, J.; MATSON, P. A.; MOONEY, H. A.; POSTEL, S.; SCHNEIDER, S. H.; TILMAN, D.; WOODWELL, G. M. (1997). *Ecosystem services: Benefits supplied to human societies by natural ecosystems*. Vol. 2.
- DE GROOT, R. S. (1992). *Functions of nature*. Groningen: Wolters Noordhoff BV.
- 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.
- DIEHL, S. (1993). «Relative consumer sizes and strengths of direct and indirect interaction in omnivorous feeding relationships». *Oikos*, núm. 68, p. 151-157.
- DOAK, D. F.; BIGGER, D.; HARDING-SMITH, E.; MARVIER, M. A.; O'MALLEY, R.; THOMSON, D. (1998). «The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology». *American Naturalist*, núm. 151, p. 264-276.
- EHRLICH, P. R.; EHRLICH, A. H. (1992). *Extinction: the causes and consequences of the disappearance species*. Nova York: Random House.
- FARRIS, J. S. (1979). «The information content of the phylogenetic system». *Systematic Zoology*, núm. 28, p. 483-519.
- FENCHEL, T.; KING, G. M.; BLACKBURN, T. H. (1998). *Bacterial biogeochemistry: The ecophysiology of mineral cycling*. San Diego: Academic Press.
- FOLKE, C.; HOLLING, C. S.; PERRINGS, C. (1996). «Biological diversity, ecosystems and the human scale». *Ecological Applications*, núm. 6, p. 1018-1024.

- FOUCAULT, M. (1970). *The order of things: An archaeology of the human sciences*. Nova York: Random House. (Vintage Books)
- GARLAND, J. L.; MILLS, A. L. (1991). «Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization». *Applied and Environmental Microbiology*, núm. 57, p. 2351-2359.
- GARNIER, E.; NAVAS, M. L.; AUSTIN, M. P.; LILLEY, J. M.; GIFFORD, R. M. (1997). «A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures?». *Acta Oecologica*, núm. 18, p. 657-670.
- GASTON, K. [cur.] (1996). *Biodiversity: A biology of numbers and differences*. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- GATTO, M.; DE LEO, G. A. (2000). «Pricing biodiversity and ecosystem services: The never-ending story». *BioScience*, núm. 50, p. 347-355.
- GITAY, H.; WILSON, J. B.; LEE, W. G. (1996). «Species redundancy: a redundant concept?». *Journal of Ecology*, núm. 84, p. 121-124.
- GIVNISH, T. J. (1994). «Does biodiversity beget stability?». *Nature*, núm. 371, p. 113-114.
- GRIME, J. P. (1997). «Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens». *Science*, núm. 277, p. 1260-1261.
- GROOMBRIDGE, B. [cur.] (1992). *Global biodiversity*. Londres: Chapman and Hall.
- GROVER, J. P.; LOREAU, M. (1996). «Linking communities and ecosystems: trophic interactions as nutrient cycling pathways». A: HOCHBERG, M. E.; CLOBERT, J.; BARBAULT, R. [cur.]. *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity*. Oxford: Oxford University Press, p. 180-193.
- HALL, S. J.; GREENSTREET, S. P. (1998). «Taxonomic distinctness and diversity measures responses in marine fish communities». *Marine Ecology Progress Series*, núm. 166, p. 227-229.
- HARTE, J.; KINZIG, A. P. (1993). «Mutualism and competition between plants and decomposers: implications for nutrient allocation in ecosystems». *American Naturalist*, núm. 141, p. 829-846.
- HARTNETT, D. C.; WILSON, G. W. T. (1999). «Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie». *Ecology*, núm. 80, p. 1187-1195.
- HECTOR, A. (1998). «The effects of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity». *Oikos*, núm. 82, p. 597-599.
- HECTOR, A.; SCHMID, B.; BEIERKUHNLIN, C.; CALDIERA, M. C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P. G.; FINN, J. A.; FREITAS, H.; GILLER, P. S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HIGBERG, P.; HUSS-DANEL, K.; JOSHI, J.; JUMPPONEN, A.; KORNER, C.; LEADLY, P. W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C. P. H.; O'DONOVAN, G. O.; OTWAY, S. J.; PEREIRA, J. S.; PRINZ, A.; READ, D. J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E. D.; SIAMANTZIOURAS, A. S.; SPEHN, D. 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.
- HOBBIE, S. E. (1992). «Effects of plant species on nutrient cycling». *Trends in Ecology and Evolution*, núm. 7, p. 336-339.
- HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; BOGAARD, A.; WILSON, P. J. (1998). «Does biodiversity determine ecosystem function? The Ecotron experiment reconsidered». *Functional Ecology*, núm. 12, p. 843-848.
- HOOPER, D. U. (1998). «The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity». *Ecology*, núm. 79, p. 704-719.

- HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. (1997). «The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes». *Science*, núm. 277, p. 1302-1305.
- (1998). «Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling». *Ecological Monographs*, núm. 68, p. 121-149.
- HORN, M. T.; FAITH, D. P.; WALKER, P. A. (1996). «The phylogenetic momentæa new diversity measure, with procedures for measurement optimization». *Environment and Planning A*, núm. 28, p. 2139-2154.
- HUGHES, J. B.; DAILY, G. C.; EHRLICH, P. R. (1997). «Population diversity: its extent and extinction». *Science*, núm. 278, p. 689-692.
- HUGHES, J. B.; ROUGHGARDEN, J. (1998). «Aggregate community properties and the strength of species interactions». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, núm. 95, p. 6837-6842.
- HUSTON, M. A. (1994). *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- (1997). «Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity». *Oecologia*, núm. 110, p. 449-460.
- JENKINS, M. (1992). «Species extinction». A: GROOMBRIDGE, B. [cur.]. *Global biodiversity*. Londres: World Conservation Monitoring Centre, p. 192-205.
- JØRGENSEN, B. B. (1989). «Biogeochemistry of chemoautotrophic bacteria». A: SCHLEGEL, H. G.; BOWEIN, B. [cur.]. *Autotrophic bacteria*. Madison: Science Tech Publishers, p. 117-146.
- KÖRNER, C. (1993). «Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups». A: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [cur.]. *Biodiversity and ecosystem functioning*. Berlín: Springer-Verlag, p. 117-132.
- KUNIN, W. E.; LAWTON, J. H. (1996). «Does biodiversity matter? Evaluating the case for conserving species». A: GASTON, K. [cur.]. *Biodiversity: A biology of numbers and differences*. Oxford: Blackwell Science Ltd., p. 283-308.
- LAWTON, J. H.; BROWN, V. K. (1993). «Redundancy in ecosystems». A: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [cur.]. *Biodiversity and ecosystem function*. Nova York: Springer Verlag, p. 255-270.
- LAWTON, J. H.; MAY, R. H. [cur.] (1994). *Extinction rates*. Oxford: Oxford University Press.
- LAWTON, J. H.; NAEEM, S.; THOMPSON, L. J.; HECTOR, A.; CRAWLEY, M. J. (1998). «Biodiversity and ecosystem functioning: Getting the Ecotron experiment in its correct context». *Functional Ecology*, núm. 12, p. 843-856.
- LINDEMAN, R. E. (1942). «The trophic dynamic aspect of ecology». *Ecology*, núm. 23, p. 399-418.
- LOREAU, M. (1995). «Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems». *American Naturalist*, núm. 145, p. 22-42.
- (1998a). «Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, núm. 95, p. 5632-5636.
- (1998b). «Separating sampling and other effects in biodiversity experiments». *Oikos*, núm. 82, p. 600-602.
- MAGURRAN, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton University Press.
- MCGRADY-STEED, J.; HARRIS, P. M.; MORIN, P. J. (1997). «Biodiversity regulates ecosystem predictability». *Nature*, núm. 390, p. 162-165.

- MIKOLA, J.; SETÄLÄ, H. (1998a). «No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web». *Ecology*, núm. 79, p. 153-164.
- (1998b). «Productivity and trophic-level biomasses in a microbial-based soil food web». *Oikos*, núm. 82, p. 158-168.
- (1998c). «Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web». *Oikos*, núm. 83.
- MULDER, C. P. H.; KORICHEVA, J.; HUSS-DANELL, K.; HÖGBERG, P.; JOSHI, J. (1999). «Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes». *Ecology Letters*, núm. 2, p. 237-246.
- NAEEM, S. (1998). «Species redundancy and ecosystem reliability». *Conservation Biology*, núm. 12, p. 39-45.
- (1999). «Power behind Nature's throne». *Nature*, núm. 401, p. 653-654.
- NAEEM, S.; HAAKENSON, K.; THOMPSON, L. J.; LAWTON, J. H.; CRAWLEY, M. J. (1996). «Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species». *Oikos*, núm. 76, p. 259-264.
- NAEEM, S.; HAHN, D.; SCHUURMAN, G. (2000). «Producer-decomposer codependency modulates biodiversity effects». *Nature*, núm. 403, p. 762-764.
- NAEEM, S.; LI, S. (1997). «Biodiversity enhances ecosystem reliability». *Nature*, núm. 390, p. 507-509.
- (1998a). «Consumer species richness and autotrophic biomass». *Ecology*, núm. 79, p. 2603-2615.
- (1998b). «A more reliable design for biodiversity study? Reply». *Nature*, núm. 394, p. 30-31.
- NAEEM, S.; THOMPSON, L. J.; LAWLER, S. P.; LAWTON, J. H.; WOODFIN, R. M. (1994). «Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems». *Nature*, núm. 368, p. 734-737.
- (1995). «Biodiversity and ecosystem functioning: empirical evidence from experimental microcosms». *Endeavour*, núm. 19, p. 58-63.
- NORBERG, J. (2000). «Resource-niche complementarity and autotrophic compensation determines ecosystem-level responses to increased cladoceran species richness». *Oecologia*, núm. 122, p. 264-272.
- PACE, N. R. (1997). «A molecular view of microbial diversity and the biosphere». *Science*, núm. 276, p. 734-740.
- PAUL, E. A.; CLARK, F. E. (1996). *Soil microbiology and biochemistry*. San Diego: Academic Press.
- PERLMAN, D. L.; ADELSON, G. (1997). *Biodiversity: Exploring values and priorities in conservation*. Maiden: Blackwell Science.
- PERRINGS, C.; MÄLER, K.-G.; FOLKE, C.; HOLLING, C. S.; JANSSON, B.-O. [cur.] (1995). *Biodiversity loss: Economic and ecological issues*. Cambridge: Cambridge University Press.
- PIELOU, E. C. (1975). *Ecological diversity*. Nova York: Wiley.
- PIMENTEL, D.; WILSON, C.; MCCULLUM, C.; HUANG, R.; DWEN, P.; FLACK, J.; TRAN, Q.; SALTMAN, T.; CLIFF, B. (1997). «Economic and environmental benefits of biodiversity». *BioScience*, núm. 7, p. 747-757.
- PIMM, S. L.; RUSSEL, G. J.; GITTLEMAN, J. L.; BROOKS, T. M. (1995). «The future of biodiversity». *Science*, núm. 269, p. 347-350.
- PORTER, K. G.; FEIG, Y. S. (1980). «The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 25, p. 943-948.
- PORTER, K. G.; SHERR, E. B.; SHERR, B. F.; PACE, M.; SANDERS, R. W. (1985). «Protozoa in planktonic food webs». *Journal of Protozoology*, núm. 32, p. 409-415.

- POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A.; MENGE, B. A.; BOND, W. J.; MILLS, S.; DAILY, G.; CASTILLA, J. C.; LUBCHENCO, J.; PAINE, R. T. (1996). «Challenges in the quest for keystones». *BioScience*, núm. 46, p. 609-620.
- RASTETTER, E. B.; GOUGH, L.; HARTLEY, A. E.; HERBERT, D. A.; NADELHOFFER, K. J.; WILLIAMS, M. (1999). «A revised assessment of species redundancy and ecosystem reliability». *Conservation Biology*, núm. 13, p. 440-443.
- RAUNKIAER, C. (1934). *The life form of plants and statistical plant geography*. Oxford: Oxford University Press.
- REAKA-KUDLA, M. L.; WILSON, D. E.; WILSON, E. O. [cur.] (1997). *Biodiversity II*. Washington DC: Island Press.
- REICH, P. B.; KNOPS, J.; TILMAN, D.; CRAINE, J.; ELLSWORTH, D.; TJOELKER, M.; LEE, T.; WEDIN, D.; NAEEM, S.; BAHAUDDIN, D.; HENDREY, G.; JOSE, S.; WRAGE, K. «Plant diversity influences ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen enrichment». *Science*. [En prensa]
- ROOT, R. B. (1967). «The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher». *Ecological Monographs*, núm. 37, p. 317-350.
- ROSSMAN, A. Y. (1994). «The evolution of fungal diversity». A: COLWELL, R. R.; SIMIDU, U.; OHWADA, K. [cur.]. *Microbial diversity in time and space*. Nova York: Plenum Press, p. 33-39
- ROTHAUP, K. O. (1996a). «Laboratory experiments with a mixotrophic chrysophyte and obligately phagotrophic and phototrophic competitors». *Ecology*, núm. 77, p. 716-724.
- (1996b). «Utilization of substitutable carbon and phosphorus sources by the mixotrophic chrysophyte *Ochromonas* sp». *Ecology*, núm. 77, p. 706-715.
- SCHLÄPFER, F.; SCHMID, B. (1999). «Ecosystem effects of biodiversity: A classification of hypotheses and exploration of empirical results». *Ecological Applications*, núm. 9, p. 893-912.
- SCHLÄPFER, F.; SCHMID, B.; SEIDL, I. (1999). «Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services». *Oikos*, núm. 84, p. 386.
- SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [cur.] (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. Nova York: Springer Verlag.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H.; WOODWARD, F. I. [cur.] (1997). *Plant functional types*. Cambridge: Cambridge University Press.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H.; WOODWARD, F. I.; BURTON, P. J. (1993). «Plant functional types». A: SOLOMON A. M.; SHUGART, H. H. [cur.]. *Vegetation dynamics and global change*. Nova York: Chapman and Hall, p. 272-292
- SOLBRIG, O. T. (1991). *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. Cambridge: IUBS.
- SOULÉ, M. E. (1991). «Conservation: tactics for a constant crisis». *Science*, núm. 253, p. 744-750.
- SPRENT, J. I.; SPRENT, P. (1990). *Nitrogen fixing organisms: Pure and applied aspects*. Londres: Chapman and Hall.
- STORK, N. (1997). «Measuring global biodiversity and its decline». A: REAKA-KUDLA, M. L.; WILSON, D. E.; WILSON, E. O. [cur.]. *Biodiversity II*. Washington DC: Island Press, p. 41-68.
- SWANSON, T. M. [cur.] (1995). *The economics of biodiversity loss*. Cambridge: Cambridge University Press.
- SYMSTAD, A. J. (2000). «A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility». *Ecology*, núm. 81, p. 99-109.

- SYMSTAD, A. J.; TILMAN, D.; WILSON, J.; KNOPS, J. (1998). «Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition». *Oikos*, núm. 81, p. 389-397.
- TIEDJE, J. M. (1995). «Approaches to the comprehensive evaluation of prokaryote diversity of a habitat». A: ALLSOPP, D.; COLWELL, R. R.; HAWKSWORTH, D. L. [cur.]. *Microbial diversity and ecosystem function*. Oxon: CAB International, p. 73-87.
- TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE M.; SIEMAN E. (1997a). «The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes». *Science*, núm. 277, p. 1300-1302.
- TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; THOMSON, K. T. (1997b). «Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations». *Proceedings of the National Academy of Science*, 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.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; KLIRONOMAS, J. N.; URSIC, M.; MOUTOGOLIA, P.; STREITWOLF-ENGEL, R.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A.; SANDERS, I. R. (1998). «Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity». *Nature*, núm. 396, p. 69-72.
- VANE-WRIGHT, R. I.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, P. H. (1991). «What to protect? Systematics and the agony of choice.» *Biological Conservation*, núm. 55, p. 235-254.
- WALKER, B. (1995). «Conserving biological diversity through ecosystem resilience». *Conservation Biology*, núm. 9, p. 747-752.
- WALKER, B. H. (1992). «Biological diversity and ecological redundancy». *Conservation Biology*, núm. 6, p. 18-23.
- WALL, D. H.; MOORE, J. C. (1999). «Interactions underground». *BioScience*, núm. 49, p. 109-117.
- WARDLE, D. A. (1998). «A more reliable design for biodiversity study?». *Nature*, núm. 394, p. 30.
- (1999). «Is “sampling effect” a problem for experiments investigating biodiversity — ecosystem function relationships?». *Oikos*, núm. 87, p. 403-407.
- WARDLE, D. A.; BONNER, K. I.; BARKER, G. M. (2000). «Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition». *Oikos*, núm. 89, p. 11-23.
- WARDLE, D. A.; BONNER, K. I.; NICHOLSON, K. S. (1997a). «Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function». *Oikos*, núm. 79, p. 247-258.
- WARDLE, D. A.; ZACKRISSON, O.; HORNBERG G.; GALLET, C. (1997b). «Biodiversity and ecosystem properties». *Science*, núm. 278, p. 1867-1869.
- WARWICK, R. M.; CLARKE, K. R. (1995). «New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress». *Marine Ecology Progress Series*, núm. 129, p. 301-305.
- WILCOVE, D. S.; ROTHSTEIN, D.; DUBOW, J.; PHILIPS A.; LOSOS E. (1998). «Quantifying threats to imperiled species in the United States». *BioScience*, núm. 48, p. 607-615.
- WILSON, E. O. (1988). *Biodiversity*. Washington DC: National Academy Press.
- YACHI, S.; LOREAU M. (1999). «Biodiversity and ecosystem functioning in a fluctuating environment: The insurance hypothesis». *Proceedings of the National Academy of Science*, núm. 96, p. 1463-1468.
- ZHENG, D. W.; BENGTSSON J.; ÅGREN G. I. (1997). «Soil food webs and ecosystem processes: decomposition in donor-control and Lotka-Volterra systems». *American Naturalist*, núm. 149, p. 125-148.