

1. Introducció

Hi ha una preocupació creixent per la magnitud de la reducció global de la diversitat biològica, fins fa poc insospitada. Potser assistim a una acceleració de les taxes d'extinció de les espècies sense precedents en la història geològica del planeta. És la conseqüència dramàtica de la destrucció progressiva dels hàbitats terrestres i la creixent facilitació de les invasions biològiques entre els dominis biogeogràfics de la Terra. En el dimensionament del problema destaquen, per damunt de tot, les taxes de pèrdua d'espècies per desforestació a les regions tropicals, on les projeccions per als propers cinquanta anys indiquen ritmes d'extinció que suposen la reducció a la meitat del còmput global d'espècies.

En aquest procés de desconstrucció de la Terra (McCann, 2000), els hàbitats de bona part de les latituds temperades, i molt especialment els de la regió mediterrània, es troben en una etapa avançada de transformació, amb cicles històrics d'ocupació i transformació de les cobertes del sòl, règim d'extincions i redistribució d'espècies vegetals i animals. El resultat són els sistemes d'hàbitats en mosaic, humanitzats i potser quasi reinventats, a vegades miniaturitzats, amb característiques locals diferenciades, però en què es reconeix una riquesa biològica genuïna encara satisfactòria (Myers *et al.*, 2000). Una perspectiva suggestiva és estudiar-los com a experiments conduïts a escales temporals i espacials d'altra manera inassequibles, en què l'estudi dels patrons ecològics que n'han emergit pot resultar rellevant, si atenem al tipus de problemàtica que té plantejada la recerca dels mecanismes a llarg termini que sustenten la diversitat biològica.

Un bon context de referència el trobem dins la visió que aporta la macroecologia (Brown, 1995), que pretén combinar amb una base estadística els patrons geogràfics i històrics amb els processos locals on es produeix la interacció ecològica, en una revisió del fons comú a l'ecologia, la biogeografia i l'evolució. Des d'aquest punt de vista és justificable una mesura de biodiversitat com la riquesa d'espècies, entesa no com un número de referència de què cal evitar un ús simplista amb vista als interlocutors socials (Purvis i Hector, 2000), sinó com una magnitud que és operativa a diferents escales espacials i arrel de les quals es poden extraure patrons amb signifi-

cat. La riquesa d'espècies és particularment valuosa en estudis de biodiversitat extensius que pretenen compilar la riquesa regional i estudiar-ne les propietats extensives espacials. Els inventaris de presència/absència dissenyats de manera oportuna, com en la Corba del Recol·lector (Pielou, 1977) permetran inferències estadístiques i mètodes d'extrapolació útils als propòsits que aquí es plantegen (Chao, 1984; Colwell i Coddington, 1995).

Cal, però, reconèixer que reduir la noció ecològica de biodiversitat al concepte elemental de la riquesa d'espècies representa passar per alt molts aspectes de la teoria ecològica que relacionen la diversitat amb la funcionalitat dels ecosistemes. És en aquest context que s'han elaborat tradicionalment índexs de diversitat, que pretenen ressaltar les diferències en la composició d'abundàncies de les espècies comunes i minimitzar el significat de les espècies més rares, que sovint s'interpreten com una mena de soroll biològic amb poc significat funcional. Índexs com el de Simpson o el de Shannon pertanyen a una família de mesures que responen a una mateixa noció general de diversitat biològica (Hill, 1973) relacionada amb la informació (Margalef, 1957). Com a valors presos localment, es tradueixen en senyals ecològicament menys significatius que si s'analitzen conjuntament a partir de mesures seriadades en un context espacial. En aquest sentit, l'ús dels índexs esmentats com a descriptors dels mosaics ecològics són un precedent en l'intent de capturar components específics de l'escala en la diversitat, com els definits en l'àmbit local (alfa diversitat), de mosaic (beta diversitat) o regional (gamma diversitat; Whittaker, 1967; Blondel i Aronson, 1999).

2. Escales d'observació i controls de la biodiversitat

En efecte, un aspecte essencial en la discussió de mecanismes i controls en ecologia és reconèixer que l'escala espacial en què situem els sistemes de mesura serà determinant a l'hora d'identificar els processos dominants que determinen els patrons ecològics observables (Peterson *et al.*, 1998). En particular, ens serà útil per ordenar la problemàtica de la biodiversitat en diferents àmbits, i suggerir en cada cas quins són els mecanismes específics d'escala que caldrà preservar. En primer lloc, i com a marc més ampli, trobem la distribució geogràfica de les espècies i patrons com la vicariança associats a processos temporals que se situen en l'escala de temps geològica. El més important d'aquests processos és el de la taxa de producció de noves espècies, per fenòmens de radiació adaptativa, a escala evolutiva, que contraresta l'extinció en el balanç global de la biodiversitat. La paleontologia, la sistemàtica filogenètica o la biogeografia històrica tracten d'establir els principals patrons o regularitats que s'observen a aquestes escales: si els ritmes d'especiació són regulars i graduals o bé discontinus. Els principals patrons geogràfics de la riquesa d'espècies també s'observen en l'àmbit continental, amb el gradient latitudinal de biodiversitat, que remarca la importància dels hàbitats tropicals pel fet de suportar la màxima concentració de riquesa del planeta.

A una escala inferior podem plantejar-nos també com és el balanç de la biodiversitat. Ara les

fronteres espacials de les regions d'estudi delimiten superfícies normalment més petites que les àrees de distribució de les espècies. Per això, aquesta no es pot plantejar com un balanç entre especiació i extinció de les espècies sinó com un balanç entre *colonització* i extinció *local*. Aquest tipus d'extinció es deu a mecanismes diferents dels que poden actuar en l'extinció definitiva d'una espècie, en particular a causa del pes de l'estocasticitat local derivada de biaixos més probables entorn dels equilibris demogràfics i de perturbacions locals poc predictibles localment, però que són de major periodicitat regional. No sempre, com suposàvem, una espècie, abans d'extingir-se, ha d'haver esdevingut rara localment, és a dir, s'ha d'haver reduït a un conjunt dispers de poblacions locals. Per una banda, algunes espècies són rares sense perillar, de manera aparentment estable (Rosenzweig i Lomolino, 1997). Per l'altra, tenim simulacions numèriques de processos espacialment explícits de competència entre espècies que indiquen una major facilitat per extingir-se de les espècies més comunes i competitives davant la destrucció progressiva dels hàbitats. Resulten, en aquest cas, d'imposar propietats inverses entre les habilitats competitives i la capacitat de dispersió de les espècies (Tilman *et al.*, 1997).

A causa de la coexistència real pròpia de l'escala local, sorgeix la interacció competitiva entre les espècies. Les interaccions dins la comunitat influeixen sobre les expectatives de persistència de les poblacions. Sense interacció competitiva, la biodiversitat regional quedaria representada proporcionalment a escala local, d'acord únicament amb condicionants aleatoris. En cas d'observar aquesta relació simple, ens trobaríem davant de conjunts biològics locals no saturats. En canvi, situacions amb un fort component de control per a la comunitat originarien conjunts asintòtics saturats, amb un límit a l'acumulació de riquesa en espècies. S'accepta que, en la gran majoria dels casos revisats, la insaturació és la situació dominant (Caley i Schluter, 1997; Cornell i Karlson, 1997). La panoràmica cap on apunten aquestes relacions és relativament senzilla: la diversitat local dels inventaris s'entén com una conseqüència dels mecanismes a escales regionals, on no tenen cabuda les interaccions complexes de l'ecologia tradicional, sinó la suma dels processos que actuen sobre cada una de les espècies per separat. Cal reforçar, doncs, la comprensió de la biodiversitat regional no interactiva, és a dir, la basada en l'autoecologia dels individus, els tipus d'agregats espacials de les poblacions, i els tipus d'estadis i fenologia dels cicles vitals, que marquen les potencialitats dispersives de les espècies en el sistema d'hàbitats dins la matriu territorial.

A una determinada escala espacial, hi intervenen mecanismes ecològics la freqüència dels quals determina també la corresponent escala temporal associada. Però la connexió entre ambdues no és trivial, i depèn fonamentalment del grau d'aïllament geogràfic de la regió d'estudi. Aquí prendrà significat el grau d'endemisme de la biota, que reflecteix bé l'escala temporal dels mecanismes dominants. Aquestes consideracions ens permetran explorar més a fons el potencial explicatiu de les nombroses relacions trobades fins avui entre el nombre d'espècies i l'àrea geogràfica, regularitats empíriques d'altra banda ben consolidades en ecologia i biogeografia (Rosenzweig, 1995). De l'ajust lineal d'aquestes ordenacions, en resulta un exponent o paràmetre característic, que se situa entre 0 i 1. Atès que el gràfic es representa en eixos logarítmics, en realitat proporciona una fa-

cilitat per presentar conjuntament observacions fetes a totes les escales espacials o rangs geogràfics en què es poden estudiar les relacions entre espècies i àrea. Posem primer el punt de mira en l'escala més gran possible, el conjunt de la Terra. Les unitats geogràfiques són ara les províncies biogeogràfiques, d'escala continental, amb la corresponent escala temporal de milions d'anys. Els moviments tectònics són els responsables de la modificació en àrea de les províncies. Els exponents característics de les relacions espècies/àrea per a aquestes escales són els més alts d'entre tots els possibles. Si suposéssim per simplificar aquest valor d'1, la relació seria lineal, cosa que simplement vindria a dir que sumant àrees continentals se sumen les quantitats d'espècies, ja que, en aquest cas ideal, cap no seria comuna a ambdós continents. L'origen de les seves espècies seria totalment per especiació evolutiva i mai per colonització d'una a l'altra, i tractaríem àrees amb un 100 % d'endemisme. En realitat, però, els valors característics estan per sota de la unitat. Hi ha raons per suposar que l'exponent de la relació espècies/àrea entre províncies és pròxim a 0,8. Aquest fet és suficient per estimar que la provincialització de la Terra en cinc continents seria responsable d'un increment en el 38 % de la biodiversitat global del planeta (Rosenzweig, 1995). Per contra, l'aparició de l'istme de Panamà, fa dos milions d'anys, ajuntà la província neàrtica i la neotropical i facilità, d'aquesta manera, la dispersió de faunes inicialment recloses als dos subcontinents americans. La desprovincialització podria haver estat responsable de l'extinció d'un 24 % de les famílies de mamífers. Efectes semblants o encara majors es poden perfilar en els canvis en la riquesa biològica dels oceans, però aquests mecanismes de desprovincialització no són prou importants per explicar les extincions massives de les espècies marines que marquen les principals transicions amb què definim les eres geològiques.

Per sota de l'escala continental, l'exponent de les relacions espècies/àrea marca l'escala temporal en què podem situar els mecanismes responsables. Si entre províncies tenim els exponents més elevats, segueixen els exponents dels conjunts d'illes que conformen arxipèlags oceànics llunyans, seguits dels arxipèlags cada vegada més propers als continents, per acabar amb les relacions entre àrees interiors dins d'un fragment continental (Rosenzweig, 1995). Així, per una mateixa escala espacial o àrea total considerada, el grau d'aïllament determina també l'escala temporal dels processos, és a dir, la freqüència dels mecanismes de migració envers els d'especiació. Si els processos de dispersió són tan rars que es donen en taxes equivalents o inferiors a les taxes de diferenciació evolutiva local de les espècies, tenim efectes de barrera molt importants, i això passa tant entre províncies biogeogràfiques com entre continent i illes oceàniques remotes. El resultat és la prevalença de l'endemisme en les biotes respectives, independentment de l'extensió geogràfica. Les illes Hawaii gaudeixen de més d'un 90 % d'espècies endèmiques, segons els taxa, i així molts altres conjunts oceànics, com Nova Zelanda (81 %) o Nova Caledònia (76 %; Huston, 1994). Intensitats semblants de diferenciació són igualment conegudes per la biota aquàtica de llacs antics com el Baikal. Clarament, l'exponent de la relació espècies/àrea ens diu com d'improbable és la dispersió entre les unitats geogràfiques en estudi. A major connectivitat, menor exponent. Illes properes als continents reben un flux moderat de propàguls que frenen les possibilitats de diferenciació local i complementàriament n'augmenten la riquesa d'espècies. Encara més gran

és la freqüència de la dispersió entre fragments d'hàbitats continentals, on trobarem els exponents més baixos, així com naturalment les taxes d'endemicitat més reduïdes. Tant és així que, a aquesta escala, les relacions espècies/àrea atribuïbles a la freqüència dels processos de dispersió són indiferenciables d'altres hipòtesis explicatives basades en la distribució aleatòria de les espècies en un espai mostral continu, fet que va propiciar polèmiques raonables entre els defensors dels models nuls i els que proposaven mecanismes diferenciats del simple atzar. Com a corol·lari per a l'ecologia del paisatge, que s'ocupa d'aquesta escala inferior dels processos de colonització i extinció, notarem que la influència de la fragmentació, si no va acompanyada de pèrdua d'hàbitat, serà encara més beneficiosa per a la riquesa local d'espècies que un efecte equivalent de provincialització per a la riquesa global de la Terra. El problema rau en el fet que la fragmentació dels hàbitats és un procés correlatiu a la seva destrucció prèvia, o reducció de l'àrea total, i també a la dificultat creixent de dispersió entre subàrees per l'hostilitat dels hàbitats de pas excessivament antropitzats. Finalment, les mides insuficients dels hàbitats locals podran provocar també alteracions dels factors ambientals que els caracteritzen, ja que poden fer-los poc qualificats per al manteniment dels cicles biològics de les espècies.

En aquest context és també oportú tenir en compte el lloc que ocupen les invasions biològiques induïdes per l'home. És clar que l'efecte nociu de les invasions serà més notori com més intenses siguin les barreres naturals de les àrees envaïdes, tant si es tracta d'àrees continentals com d'àrees insulars d'arxipèlags remots, totes aquestes amb exponents alts de la relació espècies/àrea. En aquest sentit, l'home és un nou agent que introdueix una freqüència de dispersió inusual a les escales en què acostumava a privar la diferenciació. Actua en el sentit de transformar el planeta cap a un model a una única escala, de tipus intraprovincial o d'illa propera al continent. És fàcil adonar-se que, per una banda, les invasions biològiques per antropocòria a les illes oceàniques i als indrets continentals aïllats (Austràlia), limnètics o marins altament diferenciats i, per una altra, la destrucció i fragmentació dels hàbitats continentals (desforestació, dessecació) es poden veure com a extrems oposats d'un mateix procés de simplificació d'un món inicialment multiescalar, cap a un model que tendeix a organitzar-se a una única escala i un únic conjunt de mecanismes dominants que influiran sobre la biodiversitat local. Les illes oceàniques i les províncies biogeogràfiques continentals s'aproximen entre si quan s'afavoreixen les invasions, mentre que els hàbitats continentals es distancien per destrucció i fragmentació dels hàbitats primigenis que s'insularitzen i insaturen en espècies locals. El paisatge, més que una escala pròpia, sembla destinat a esdevenir un model al qual tendeix la naturalesa de manera recurrent en resposta a l'impacte de l'home.

3. Ecologia espacial

En els apartats previs hem focalitzat el component regional de la riquesa d'espècies, que estudia les extincions locals com una part activa del mecanisme de preservació de la biodiversitat. En particular, aquesta dinàmica local suggereix repensar l'eficàcia de part de les estratègies de

conservació. No es tracta tant de garantir uns hàbitats particulars que concentren una determinada proporció de la biodiversitat, sinó de preservar l'entramat descentralitzat del sistema d'hàbitats en mosaic que s'escampen pel territori i que mantenen entre si relacions de proximitat, mides i fronteres característiques que en determinen la qualitat com a hàbitats temporals per a les poblacions naturals. D'aquí ve que l'ecologia s'hagi fet seu el terme imprecís, però suggeridor, de *paisatge*, per tal d'identificar aquest sistema de relacions entre hàbitats, a través dels quals la diversitat regional penetra les escales locals. Per una banda, l'ecologia del paisatge tracta d'establir bons mètodes per tipificar les connexions potencials entre retalls d'hàbitat. Per l'altra, l'ecologia de poblacions està superant una etapa centrada en els balanços demogràfics d'equilibri en un espai homogeni, i ha saltat amb èxit a la modelització d'un sistema de subpoblacions locals, que poden ser efímeres, i que es recolonitzen entre si en un espai amb coordenades geogràfiques reals, on els hàbitats s'entenen com un sistema insularitzat i interconnectat per la migració. Amb el nom d'*ecologia espacial* s'identifica el conjunt d'aquestes aproximacions espacialment realistes, que pretenen acostar-se als casos concrets de distribucions observades en paisatges reals. Entorn d'aquesta, cal esperar que es puguin expressar en el futur vies de síntesi cap a la modelització de la riquesa d'espècies del paisatge, i que se'n puguin derivar estratègies de planificació per a la totalitat del territori, que reconeguin la configuració espacial dels retalls d'hàbitat com una propietat rellevant en les garanties de permanència de les espècies.

En qualsevol cas, no podem esperar una relació senzilla entre el nínxol fonamental d'una espècie i la seva distribució en el paisatge. Per una banda, una metapoblació ocupa l'espai de manera dinàmica, i l'absència de l'espècie en un retall del paisatge no és un element de judici suficient per concloure que aquest retall no és necessari per a la persistència a llarg termini de la població. En segon lloc, les metapoblacions que s'organitzin en hàbitats font i embornal (Pulliam, 1988), amb taxes netes demogràfiques positives i negatives, respectivament, generen un flux asimètric de població entre els fragments d'hàbitats en mosaic, i algunes localitats no arriben a l'extinció per efecte rescat o pel manteniment continu d'una subpoblació en declivi per l'arribada contínua de propàguls que no s'acabaran estabilitzant demogràficament. En conseqüència, la distribució espacial, observada en un instant donat, repartida en els diferents hàbitats, pot reflectir nínxols aparents o realitzats fins i tot més grans que els nínxols fonamentals de la població, cosa que proveeix falses expectatives sobre la seva pervivència. La mateixa asimetria del flux poblacional, en tant que asimetria del flux gènic, evitaria millores adaptatives de les subpoblacions dels hàbitats secundaris. Aquests efectes maladaptatius dels hàbitats minoritaris s'han detectat en la sincronització de l'època de posta d'ocells com la mallerenga blava (*Parus caeruleus*), respecte al moment de màxima disponibilitat d'erugues, que determinen l'èxit en la cria dels polls. Les poblacions genèticament aïllades de la Provença i de Còrsega tenen els pics de cria desplaçats quatre setmanes de manera localment adaptativa respecte del pic de producció d'erugues dels hàbitats dominants. En canvi, les poblacions dels hàbitats menys freqüents segueixen la mateixa pauta que en els hàbitats principals de cada regió, i en aquest cas esdevenen respostes maladaptatives com ho indiquen les deficientes taxes de renovació demogràfica (Blondel i Aronson, 1999).

En resum, s'ha experimentat un progrés considerable en les possibilitats d'aplicació de models poblacionals uniespecífics per a la preservació de la biodiversitat d'espècies diana (Hanski, 1999). Tanmateix, però, si pensem en la regió mediterrània o altres entorns amb elevada biodiversitat, on les amenaces queden sovint repartides difusament per conjunts taxonòmics rics en espècies, es fa difícil pensar en l'aproximació metapoblacional com l'única via de treball possible. Per raons pràctiques i d'urgència, és raonable recórrer a aproximacions complementàries que tractin de perseguir un coneixement més extensiu de la importància de l'estructura dels mosaics en la preservació dels col·lectius d'espècies. Es planteja, de fet, com es pot assolir un coneixement previ, que no alternatiu, centrat directament en l'àmbit d'inventari de biodiversitat més que no pas en l'àmbit uniespecífic o d'espècie diana. La idea de funció d'incidència per a una espècie (Diamond, 1975; Gilpin i Diamond, 1982) suggereix vies per a regionalitzar la diversitat biològica a una escala geogràfica en consonància amb els dominis territorials on es fa la planificació. La incidència és la probabilitat de trobar una espècie en un indret a partir del coneixement dels seus atributs espacials, com l'àrea de l'hàbitat o l'heterogeneïtat d'hàbitats d'una finestra entorn del punt. Si atenem a un col·lectiu taxonòmic, la riquesa d'espècies en el punt no seria altra cosa que la suma de les probabilitats derivades de modelitzar cada espècie de la reserva (*pool*) regional per separat. La manera en què en un territori d'hàbitats en mosaic es reparteix les probabilitats de trobar les diferents espècies donarà compte del comportament local de la biodiversitat. Entra dins aquest domini conceptual valorar el paper de cada fragment d'hàbitat en suportar cada espècie, i definir el que s'ha anomenat la capacitat metapoblacional d'un paisatge fragmentat (Hanski i Ovaskainen, 2000). Per casos selectes en què s'han parametritzat els models i s'han fet córrer simulacions eliminant o reduint parts de l'hàbitat, com el de la metapoblació de la papallona *Melitaea cinxia* de les illes Åland, es pot valorar quantitativament la importància de cada acció futura sobre el territori; per exemple, s'aprecia bé com la reducció progressiva de les àrees dels fragments d'hàbitat té efectes no lineals de tipus lliandar més dramàtics que la pèrdua d'elements complets, però isolats del mosaic ocupable.

Diversitat genètica i connectivitat espacial

La reducció i fragmentació dels hàbitats repercuteix en el grau d'aïllament genètic de les poblacions, de tal manera que en pot resultar també lesionat aquest nivell infraespecífic de biodiversitat. La reducció concomitant dels efectius poblacionals que conviuen en fragments reduïts del retall del paisatge imposa colls d'ampolla i dificultats addicionals de tipus estocàstic que porten a un empobriment genètic per fixació aleatòria d'al·lells, homozigosi i major expressió de gens deleteris, en una síndrome reunida sota el concepte de depressió endogàmica. Aquesta pèrdua té el sentit de reduir el ventall de respostes adaptatives futures davant de canvis en les condicions ambientals. La diversitat genètica és també una propietat velada de la biodiversitat, pel fet que no podem avaluar-la a partir de la diversitat fenotípica, directament observable.

L'aïllament per distància en una població contínua no fragmentada és el model de referència

bàsic enfront del qual es demostren els graus de fragmentació demogràfica de les poblacions. Els índexs de fixació de Wright mesuren el grau de disminució de l'heterozigosi dèmica de la metapoblació per deriva genètica respecte d'un màxim possible. Revelaran si l'aparent fragmentació dels hàbitats té conseqüències en la segregació demogràfica, o bé si, per contra, les capacitats de dispersió dels individus toleren un cert grau de fragmentació. Els efectes de l'aïllament en la pèrdua de diversitat genètica s'aprecien en poblacions d'endemismes microgeogràfics o en poblacions insulars (Affre *et al.*, 1997; Viard *et al.*, 1997; Widmer *et al.*, 1998; Barrowclough *et al.*, 1999; Castro *et al.*, 1999; Lynch *et al.*, 1999). S'han trobat respostes no lineals en les mesures de percolació a través d'hàbitats primigenis continus que es van clapejant per progressiva ocupació del sòl (Bascompte i Solé, 1996). Suggereixen que el flux o la connectivitat poblacional es trenca més sobtadament del que podria fer preveure un procés suposadament gradual de fragmentació dels hàbitats. Aquests llinars teòrics fan sospitar que hi ha d'haver extincions sobtades imprevistes i desproporcionades davant de petites noves agressions al medi, o bé degudes al retard en respondre a les agressions passades, expectació coneguda amb el terme de «deute de l'extinció». Atès que la selecció de trets adaptatius davant d'ambients nous pot ser ràpida, es pot especular sobre si la fragmentació com a escenari futur haurà d'afavorir la selecció de trets relacionats amb la dispersió (Leimar *et al.*, 1997), que incrementarien les aptituds invasores de les espècies, tendència equivalent a la que es dona de manera natural en espècies pròpies d'hàbitats aïllats, com és el cas dels organismes d'ambients aquàtics, que representen models d'estudi excel·lents (Nürnberger, 1996; Nürnberger i Harrison, 1995; Weider i Hobaek, 1997).

4. Regionalització de la biodiversitat

D'entre les aproximacions clàssiques al problema de l'estima de la riquesa d'espècies i la recerca de mesures alternatives de diversitat biològica, és obligat recordar els intents d'analitzar les regularitats en la distribució d'individus en espècies. En particular, cal fer esment dels treballs de Frank W. Preston (1948, 1962) entorn de les potencialitats de la distribució lognormal (Pielou, 1975; Palmer, 1990, 1991). Tot i que Rosenzweig (1995) parla d'un abús del prestonisme, en referència a l'extensió de les seves idees envers les teories del binomi diversitat/productivitat, Lawton (1999), en unes conclusions sobre les principals fites en ecologia de comunitats i de poblacions, reconeix en primer terme la distribució truncada lognormal. Tanmateix, és en els temps de Preston que comencen a agafar cos les possibilitats d'inferir la quantitat d'espècies d'una localitat, adduint les raons d'ordre ecològic o estadístic que l'expliquen. Malgrat la ubiqüitat de les distribucions lognormals, alguns autors no combreguen amb el fet que aquesta s'hagi de fonamentar en un principi de distribució de base aleatòria. En particular, la identitat taxonòmica de les espècies que són rares i les que són comunes senzillament no és intercanviable, i de fet es troba que les ordenacions d'abundància segueixen patrons taxonòmics semblants en situacions ecològiques ben diferenciades (Rosenzweig i Lomolino, 1997).

La transcendència de la corba lognormal radica també en el fet que amb aquesta es va fer la unificació del problema de les distribucions d'individus en espècies amb el de les relacions espècies/àrea, i donà el tret de sortida per a elaboracions posteriors dels models d'equilibri dinàmic basats en les taxes de colonització i d'extinció (MacArthur i Wilson, 1967). Fou també en aquells temps que Richard Levins, centrat en els problemes de l'entomologia aplicada i preocupat per l'efecte de la variabilitat i especialment la covariància temporal dels ambients en l'extinció (Levins, 1969), definí el primer model metapoblacional. Tot plegat, l'ecologia de comunitats i la biologia de poblacions estaven plantejades en uns termes comuns demogràfics, però eren encara massa tímidament espacials. L'atracció intel·lectual dels models d'equilibri d'aquell temps, de fet, suposaven implícitament excessives assumpcions i plantejaven situacions inversemblants, basades, entre altres coses, en la infinitud i la barreja completa o la manca d'adscripció espacial dels hàbitats en qüestió.

Preston (1948) compara la tasca de l'ecòleg que disposa d'un coneixement parcialment velat de l'univers que mostreja —a causa de la dificultat de precisar les espècies rares— amb la del geòleg que sondeja una vena amb mineral de la qual necessita informació mostral per obtenir-ne un coneixement precís de què no pot disposar a simple vista. L'analogia és apropiada perquè aleshores també Sichel (1947, 1949) per primer cop s'ocupava de descriure la distribució de la riquesa en or en mostres de les mines sud-africanes, a partir de la qual va derivar també la distribució lognormal (Davis, 1973; Isaaks i Srivastava, 1989; Samper i Carrera, 1990). I va ser precisament en el camp de la mineria on nasqué la branca de l'estadística que s'ocupa de conèixer el comportament de variables espacialment referenciades, tal com la formularen els enginyers de mines Krige (1951) i Matheron (1961). La geoestadística, que té uns fonaments afins al de l'anàlisi de sèries temporals o l'anàlisi del senyal, té per objectiu comprendre les relacions de complicitat espacial de les variables, i tracta de predir el valor d'un punt a partir de les seves coordenades espacials, un cop conegut el comportament de la variable en mostres aleatòries de posició coneguda repartides per l'àrea d'estudi. És així com connecta les escales regional i local en l'estudi d'una variable espacialment referenciada. Una variable espacial ha de ser entesa com si hi contribuís un procés regional determinista, més un component local impredecible. Aquest component regional es manifesta a una escala espacial més gran, i serà l'eina per regionalitzar el patró espacial més rellevant. Una segona particularitat és la possibilitat de dissenyar *a posteriori* els llocs de mostreig que han de permetre retenir amb el mínim esforç logístic la màxima informació sobre la variabilitat temporal de la variable. Si pensem en el problema del seguiment ambiental de variables biològiques de difícil automatització i elevat cost, s'entén que el seu ús es vagi prodigant (Legendre i Fortin, 1989; Bourgault *et al.*, 1992; Liebhold *et al.*, 1993; Pearson i Carroll, 1999).

Riquesa d'espècies regional

La tasca de la geoestadística és modelar observacions espacialment dependents, i es basa en el concepte d'*autocorrelació espacial*. L'eina bàsica és el variograma. Es tracta del càlcul de la va-

riància de les dades per subconjunts de parells de punts que estan a diferents classes de distància. Cal esperar que, per distribucions senzilles, les classes properes siguin més homogènies i tinguin menor variància, però s'arriba a una distància característica a partir de la qual la variància s'estabilitza. S'ha utilitzat el variograma per descriure o tipificar la complexitat de les distribucions d'abundàncies dins el rang geogràfic de passeriformes, com una manera de comprendre el grau de fragmentació demogràfica d'una espècie (Maurer, 1994). Aquesta dependència de l'espai es deu a mecanismes que estan relacionats amb les propietats expansives de les poblacions, però també amb la mateixa autocorrelació dels hàbitats de què depenen. El variograma explora els components determinístics de la distribució espacial regional d'una variable. La variació residual és de tipus aleatori i s'associa al component purament local de variabilitat. Aquesta mena de soroll fa inviable la interpolació de nous punts com una simple regla de tres en relació amb la distància dels punts mesurats més propers que el circumscriuen. Per dur a terme el procés de contornejat s'ha d'aprofitar la informació del variograma per obtenir mapes realistes, a través de la tècnica del *kriging*. Per contra, per mitjà d'ajusts polinomials, com en l'anàlisi ja clàssica de superfícies de tendència, emergeixen els patrons regionals a l'escala més gran que admeten les dades, a l'extrem oposat d'un conjunt cada cop més nombrós de possibilitats d'aplicació d'alternatives de suavitzat i interpolació. Més enllà d'aquests procediments de contornejat, potser les aplicacions dels conceptes geoestadístics amb més projecció o rellevància dins l'ecologia en els darrers anys són les que provenen del camp de la inferència o test d'hipòtesis. El fet que dues variables independents tinguin cadascuna per separat una autodependència espacial genera una il·lusió o artefacte estadístic de dependència mútua que, de fet, és inexistent. La simple companyia no explica la correlació en què basem les discussions. En aquests casos, és molt útil considerar les coordenades espacials dels punts de mostreig com a noves variables independents de referència per extraure la variació residual que interessa testar. Així, les estructures de dependència de les relacions entre espècies i factors ecològics queden considerablement depurades i esclarides (Legendre i Troussellier, 1988; Borcard *et al.*, 1992; Dutilleul, 1998).

Hi ha altres vies per a l'estudi de la biodiversitat regional que tracten de definir més específicament el grau en què les mesures de protecció d'espais s'avenen amb la distribució de les espècies protegides. Aquests mapes de biodiversitat s'elaboren a partir de la correlació de la distribució de les espècies amb els principals hàbitats basats en la tipologia de la vegetació (GAP analysis, essent 100 ha la unitat d'estudi, Scott *et al.*, 1991). En gran part, no tenen en compte més que la suposició de relacions estàtiques senzilles i sense consideracions estrictament de dependència espacial en la distribució de les espècies per categories d'hàbitat (Conroy i Noon, 1996). Tot i així, les tècniques d'anàlisi GAP es justifiquen per la seva missió pràctica de reconèixer buits (*gaps*) en la protecció del territori (Scott *et al.*, 1993), i operen sobre extensions geogràfiques molt grans i de resolució espacial grollera per a les quals es disposa d'informació cartogràfica, com l'originada en la classificació d'imatges de satèl·lit supervisada, és a dir, entrenada a partir d'informació de referència sobre el terreny.

La informació regional de base geoestadística sobre el comportament espacial de variables com la riquesa d'espècies o sobre l'estima de la connectivitat de les poblacions amb marcadors

genètics forneix resultats en el continu espacial que destaquen fonamentalment la variació en gradients, que donat el cas poden ser intensos, però no donen compte de les discontinuïtats físiques de l'entorn. Proporcionen una reconstrucció pel que fa al paisatge que sempre està suavitzada en comparació amb les observacions perceptibles, marcades per l'existència de discontinuïtats notables en el medi (Lobo *et al.*, 1998). Un procediment complementari consisteix en la modelització de la distribució de les espècies en relació amb índexs que descriuen el component estructural del paisatge a diferents escales espacials. La incorporació de corbes resposta en campanya de Gauss per a una espècie envers un tret ambiental quantitatiu, en contrast amb el model lineal de la regressió clàssica, permet incorporar gradients ecològics molt més grans (Birks, 1998), més en consonància amb l'exercici de regionalització geogràfica esmentat més amunt. Per dades de presència/absència de les espècies, els models lineals generalitzats, com la regressió logística, fan factible el càlcul de les probabilitats de trobar l'espècie en un punt conegudes les característiques ambientals. S'obren moltes expectatives amb l'ús de noves tècniques de suavitzat no paramètriques de les corbes resposta (Yee i Mitchell, 1991; Bio *et al.*, 1998). En certa manera, la flexibilització de les tècniques estadístiques ha de tendir a fer la tasca de modelatge més pròxima a la intuïció del naturalista. Per exemple, el concepte probabilístic d'*incidència* que s'ha esmentat més amunt és generalitzable a mesures d'estructura del mosaic paisatgístic (Lauga i Joachim, 1992). Si es disposa de bona informació sobre el terreny, per exemple, la derivable d'imatges amb elevada resolució i extensió espacial, com les de satèl·lit, es fa factible l'extrapolació i regionalització de variables biològiques, tant pel que fa a les espècies (Hepistall i Sader, 1997) com a la riquesa d'espècies (Jørgensen i Nøhr, 1996). Tot aquest ordre de coses ha de permetre en el futur incorporar una dimensió temporal a la problemàtica de la biodiversitat regional, en termes dinàmics, segons anem coneixent la sensitivitat de les estructures espacials derivades dels hàbitats en mosaic als condicionants climàtics i antròpics que modelen el territori.

Agraïments

A Guillem Chust, Miquel Truyol i Rita Marquès, per la seva col·laboració.

Bibliografia

- AFFRE, L.; THOMPSON, J. D.; DEBUSSCHE, M. (1997). «Genetic structure of continental and island populations of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* (Primulaceae)». *American Journal of Botany*, núm. 84 (4), p. 437-451.
- BARROWCLOUGH, G. F.; GUTIÉRREZ, R. J.; GROTH, J. G. (1999). «Phylogeography of spotted owl (*Strix occidentalis*) populations on mitochondrial DNA sequences: gene flow, genetic structure, and a novel biogeographic pattern». *Evolution*, núm. 53 (3), p. 919-931.

- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. V. (1996). «Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models». *Journal of Animal Ecology*, núm. 65, p. 465-473.
- BIO, A. M. F.; ALKEMANDE, R.; BARENDREGT, A. (1998). «Determining alternative models for vegetation response analysis: a non-parametric approach». *J. Veg. Sci.*, núm. 9, p. 5-16.
- BIRKS, H. J. (1998). «Numerical tools in palaeolimnology –Progress, potentialities, and problems». *Journal of Paleolimnology*, núm. 20, p. 307-332.
- BLONDEL, J.; ARONSON, J. (1999). *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford: Oxford University Press.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. (1992). «Partialing out the spatial component of ecological variation». *Ecology*, núm. 73, p. 1045-1055.
- BOURGAULT, G.; MARCOTTE, D.; LEGENDRE, P. (1992). «The multivariate (co)variogram as a spatial weighting function in classification methods». *Mathematical Geology*, núm. 24 (5), p. 463-478.
- BROWN, J. H. (1995). *Macroecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- CALEY, M. J.; SCHLUTER, D. (1997). «The relationship between local and regional diversity». *Ecology*, núm. 78, p. 70-80.
- CASTRO, J. A.; RAMON, M.; PICORNELL, A.; MOYA, A. (1999). «The genetic structure of *Drosophila subobscura* populations from the islands of Majorca and Minorca (Balearic Islands, Spain) based on allozymes and mitochondrial DNA». *Heredity*, núm. 83, p. 271-279.
- CHAO, A. (1984). «Non-parametric estimation of the number of classes in a population». *Scand. Journal of Statistics*, núm. 11, p. 265-270.
- COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. (1995). «Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation». *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, núm. 345, p. 101-118.
- CONROY, M. J.; NOON, B. R. (1996). «Mapping of species richness for conservation of biological diversity: conceptual and methodological issues». *Ecological Applications*, núm. 6 (3), p. 763-773.
- CORNELL, H. V.; KARLSON, R. H. (1997). «Local and regional processes as controls of species richness. A: TILMAN, D.; KAREIVA, P. [cur.]. *Spatial ecology, the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton: Princeton University Press, p. 250-268.
- DAVIS, J. C. (1973). *Statistics and data analysis in geology*. Nova York: John Wiley & Sons.
- DIAMOND, J. M. (1975). «The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves». *Biol. Cons.*, núm. 7, p. 129-146.
- DUTILLEUL, P. (1998). «Incorporating scale in ecological experiments: data analysis». A: PETERSON, D. L.; PARKER, V. T. [cur.]. *Ecological scale, theory and applications*. Nova York: Columbia University Press, p. 387-425.
- GILPIN, M. E.; DIAMOND, J. M.; (1981). «Immigration and extinction probabilities for individual species: relation to incidence functions and species colonization curves». *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, núm. 78, p. 392-396.
- HANSKI, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- HANSKI, I.; OVASKAINEN, O. (2000). «The metapopulation capacity of a fragmented landscape». *Nature*, núm. 404, p. 755-758.

- HEPISNTALL, J. A.; SADER, S. A. (1997). «Using Bayesian statistics, Thematic Mapper satellite imagery, and breeding bird survey data to model bird species probability of occurrence in Maine». *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, núm. 63 (10), p. 1231-1237.
- HILL, M. O. (1973). «Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences». *Ecology*, núm. 54 (2), p. 427-432.
- HUSTON, M. (1994). *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: [s. n.].
- ISAAKS, E. H.; SRIVASTAVA, R. M. (1989). *Applied geostatistics*. Oxford: Oxford University Press.
- JØRGENSEN, A. F.; NØHR, H. (1996). «The use of satellite images for mapping of landscape and biological diversity in the Sahel». *International Journal of Remote Sensing*, núm. 17 (1), p. 91-109.
- KRIGE, D. G. (1951). *A statistical approach to some mine valuation and allied problems on the Witwatersrand*. Johannesburg: University of Johannesburg. [Projecte de màster Sc. Eng]
- LAUGA, J.; JOACHIM, J. (1992). «Modelling the effects of forest fragmentation on certain species of forest-breeding birds». *Landscape ecology*, núm. 6 (3), p. 183-193.
- LAWTON, J. H. (1999). «Are there general laws in ecology?». *Oikos*, núm. 84, p. 177-192.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. (1989). «Spatial pattern and ecological analysis». *Vegetatio*, núm. 80, p. 107-138.
- LEIMAR, O.; NORBERG, U. (1997). «Metapopulation extinction and genetic variation in dispersal-related traits». *Oikos*, núm. 80, p. 448-458.
- LEVINS, R. (1969) «The effect of random variation of different types on a population growth». *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, núm. 62, p. 1061-1065.
- LIEBHOLD, A. M.; ROSSI, R. E.; KEMP, W. P. (1993). «Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology». *Ann. Rev. Entomol.*, núm. 38, p. 303-327.
- LOBO, A.; MOLONEY, K.; CHIC, O; CHIARIELLO, N. (1998). «Analysis of fine-scale spatial pattern of a grassland from remotely-sensed imagery and field collected data». *Landscape Ecology*, núm. 13, p. 111-131.
- LYNCH, M.; PFRENDER, M.; SPITZE, K.; LEHMAN, N.; HICKS, J.; ALLEN, D.; LATTI, L.; OTTENE, M.; BOGUE, F.; COLBOURNE, J. (1999). «The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species». *Evolution*, núm. 53 (1), p. 100-110.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- MARGALEF, R. (1957). «La teoría de la información en ecología». *Mem. Real Acad. Ciencias y Artes de Barcelona*, núm. 32 (13), p. 373-449.
- MAURER, B. A. (1994). *Geographical population analysis: tools for the analysis of biodiversity*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- MCCANN, K. S. (2000). «The diversity-stability debate». *Nature*, núm. 405, p. 228-233.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G; DA FONSECA G. A. B.; KENT, J. (2000). «Biodiversity hotspots for conservation priorities». *Nature*, núm. 403, p. 853-858.

- NÜRNBERGER, B. (1996). «Local dynamics and dispersal in a structured population of the whirligig beetle *Dineutus assimilis*». *Oecologia*, núm. 106, p. 325-336.
- NÜRNBERGER, B.; HARRISON, R. G. (1995). «Spatial population structure in the whirligig beetle *Dineutus assimilis*: evolutionary inferences based on mitochondrial DNA and field data». *Evolution*, núm. 49 (2), p. 266-275.
- PALMER, M. W. (1990). «The estimation of species richness by extrapolation». *Ecology*, núm. 71 (3), p. 1195-1198.
- (1991). «Estimating species richness: the second-order jackknife reconsidered». *Ecology*, núm. 72, p. 1512-1513.
- PEARSON, D. L.; CARROLL, S. S. (1999). «The influence of spatial scale on cross-taxon congruence patterns and prediction accuracy of species richness». *Journal of Biogeography*, núm. 26, p. 1079-1090.
- PETERSON, D.; PARKER, V. T. [cur.] (1998). *Ecological scale: Theory and applications*. Nova York: Columbia University Press.
- PIELOU, E. C. (1977). *Mathematical ecology*. Nova York: John Wiley & Sons.
- PRESTON, F. W. (1948). «The commonness and rarity of species». *Ecology*, núm. 29, p. 254-283.
- (1962). «The canonical distribution of commonness and rarity». *Ecology*, núm. 43, p. 185-215 (part i) i p. 410-432 (part ii).
- PULLIAM, H. R. (1988). «Sources, sinks, and population regulation». *Am. Nat.*, núm. 132, p. 652-661.
- PURVIS, A.; HECTOR, A. (2000). «Getting the measure of biodiversity». *Nature*, núm. 405, p. 212-219.
- ROSENZWEIG, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ROSENZWEIG, M. L.; LOMOLINO, M. V. (1997). «Who gets the short bits of the broken stick?». A: KUNIN, W. E.; GASTON, K. J. [cur.]. *The biology of rarity. Causes and consequences of rare-common differences*. Londres: Chapman & Hall, p. 63-90.
- SAMPER, F. J.; CARRERA, J. (1990). *Geoestadística: Aplicaciones a la hidrología subterránea*. Barcelona: Centre Internacional de Mètodes Numèrics en Enginyeria: Universitat Politècnica de Catalunya.
- SCOTT, J. M.; CSUTI, B; CAICCO, S. (1991). «Gap analysis: assessing protection needs». A: Hudson, W. E. [cur.]. *Landscape linkages and biodiversity, defenders of wildlife*. Washington: Island Press, p. 15-26.
- SICHEL, H. S. (1947). «An experimental and theoretical investigation of bias error in mine sampling with special reference to narrow gold reefs». *Trans. Inst. Min. Metall.*, núm. 56, p. 403-473.
- (1949). *Mine valuation and maximum likelihood*. Johannesburg: University of Witwatersrand. [Projecte de màster]
- TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; YIN, C. (1997). «Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities». *American Naturalist*, núm. 149, p. 407-435.

- VIARD, F.; JUSTY, F.; JARNE, P. (1997). «Population dynamics inferred from temporal variation in microsatellite loci in the selfing snail *Bulinus truncatus*». *Genetics*, núm. 146, p. 973-982.
- WEIDER, L. J.; HOBÆK, A. (1997). «Postglacial dispersal, glacial refugia, and clonal structure in Russian/Siberian populations of the arctic *Daphnia pulex* complex». *Heredity*, núm. 78, p. 363-372.
- WHITTAKER, R. H. (1967). «Gradient analysis of vegetation». *Biological Reviews*, núm. 42, p. 207-264.
- WIDMER, A.; SCHMID-HEMPEL, P.; ESTOUP, A.; SCHOLL, A. (1998). «Population genetic structure and colonization history of *Bombus terrestris* s.l. (Hymenoptera:Apidae) from the Canary Islands and Madeira». *Heredity*, núm. 81, p. 563-572.
- YEE, T. W.; MITCHELL, N. D. (1991). «Generalized additive models in plant ecology». *Journal of Vegetation Science*, núm. 2, p. 587-602.