



*JORNADES SOBRE  
BIODIVERSITAT  
I CONSERVACIÓ  
BIOLÒGICA*

*SEMINAR ON  
BIODIVERSITY  
AND BIOLOGICAL  
CONSERVATION*

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS

10

*sèrie jornades científiques*





10

sèrie jornades científiques

Jornades de  
l'Institut d'Estudis  
Catalans

*Jornades sobre Biodiversitat  
i Conservació Biològica*

*Seminar on Biodiversity  
and Biological Conservation*

*Editors*

Montserrat Vilà  
Ferran Rodà  
Joandomènec Ros

Barcelona, 8 i 9 de juny de 2000  
Palma de Mallorca, 12 i 13 de juny de 2000

**Jornades sobre Biodiversitat i Conservació Biològica (2000 : Barcelona i Palma de Mallorca)**

Jornades sobre Biodiversitat i Conservació Biològica □ Seminar on Biodiversity and Biological Conservation : Barcelona, 8 i 9 de juny de 2000, Palma de Mallorca, 12 i 13 de juny de 2000. — (Sèrie jornades científiques ; 10) Text en català i anglès. — Bibliografia

ISBN 84-7283-685-1

I. Vilà, Montserrat (Vilà Planella), ed. II. Rodà, Ferran, ed. III. Ros, Joandomènec, ed.

IV. Institut d'Estudis Catalans V. Títol VI. Títol: Seminar on Biodiversity and Biological Conservation

VII. Col·lecció: Sèrie jornades científiques ; 10

1. Diversitat biològica — Congressos 2. Diversitat biològica — Conservació — Congressos

502.3(061.3)

Aquest treball ha comtat amb el suport de la Comissió Interdepartamental de Recerca i Innovació Tecnològica (CIRIT) de la Generalitat de Catalunya

Disseny gràfic: Maria Casassas

© dels autors de les ponències

© 2003, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: abril de 2004

Tiratge: 450 exemplars

Text revisat lingüísticament per l'Oficina de Correcció i Assessorament Lingüístics de l'IEC

Compost per Anglofort, SA

Carrer del Rosselló, 33. 08029 Barcelona

Imprès a Limpergraf, SL

Polígon industrial Can Salvatella. Carrer de Mogoda, 29-31. 08210 Barberà del Vallès

ISBN: 84-7283-685-1

Dipòsit Legal: B. 43196-2003

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment i suport, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec comercial, la inclusió total o parcial en bases de dades i la consulta a través de xarxa telemàtica o d'Internet. Les infraccions d'aquests drets estan sotmeses a les sancions establertes per les lleis.

<i>Introducció</i>	
Joandomènec Ros .....	9
 <i>Biologia de la conservació</i>	
Richard B. Primack .....	13
 <i>La necessitat de vincular l'ecologia de comunitats amb la d'ecosistemes per a la conservació de la biodiversitat</i>	
Michel Loreau .....	25
 <i>El paper funcional de la biodiversitat</i>	
Shahid Naeem .....	37
 <i>La diversitat genètica i la conservació d'espècies rares i amenaçades</i>	
Josep A. Rosselló .....	61
 <i>Estratègies internacionals per a la conservació de la biodiversitat</i>	
Carles Carboneras .....	71
 <i>Objectius i propostes d'actuació per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya</i>	
Josep Germain .....	83
 <i>Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica</i>	
Xavier Carceller .....	99

<i>El valor econòmic de la biodiversitat: són més alts els beneficis de la conservació que els costos de la mortalitat infantil?</i>	
Gareth Edwards-Jones.....	113
<i>Diversitat de microorganismes</i>	
Carlos Pedrós-Alió .....	137
<i>El paisatge i la recerca de propietats extensives de la biodiversitat</i>	
Joan Lluís Pretus .....	153
<i>La biodiversitat a les Illes Balears: un paradigma per a la conservació</i>	
Cristian R. Altaba.....	169
<i>La biodiversitat marina: tendències, models i amenaces</i>	
Charles F. Boudouresque, Nicole Boury-Esnault i Mireille Harmelin-Vivien .....	189
<i>Conclusions</i>	
Joandomènec Ros.....	211
<i>Introduction</i>	
Joandomènec Ros.....	215
<i>Conservation biology</i>	
Richard B. Primack .....	219
<i>The need to link community and ecosystem ecology for biodiversity conservation</i>	
Michel Loreau.....	231
<i>The functional role of biodiversity</i>	
Shahid Naem .....	241
<i>Genetic diversity and the conservation of rare and endangered species</i>	
Josep A. Rosselló.....	265
<i>International strategies for the conservation of biodiversity</i>	
Carles Carboneras.....	275

<i>Objectives and proposals for action for the conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia</i>	
Josep Germain .....	287
<i>Catalonian strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity</i>	
Xavier Carceller .....	303
<i>The economic value of biodiversity: are the warm glow benefits greater than the child mortality costs?</i>	
Gareth Edwards-Jones .....	317
<i>Diversity of microorganisms</i>	
Carlos Pedrós-Alió .....	339
<i>The landscape and the search for extensive properties of biodiversity</i>	
Joan Lluís Pretus .....	355
<i>Biodiversity on the Balearic Islands: a paradigm for conservation</i>	
Cristian R. Altaba .....	371
<i>Marine biodiversity: trends, patterns and threats</i>	
Charles F. Boudouresque, Nicole Boury-Esnault and Mireille Harmelin-Vivien .....	391
<i>Conclusions</i>	
Joandomènec Ros .....	411





## Introducció

Joandomènec Ros

Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona

Darrerament, la proliferació de documentals televisius ha donat a conèixer al ciutadà quelcom que els naturalistes, els biòlegs i els ecòlegs ja coneixien: l'enorme riquesa biològica del nostre planeta. Els especialistes en els diferents grups d'animals, plantes, fongs, protoctistes i altres grans regnes en què hom pot agrupar els éssers vius per afinitats filètiques i evolutives, han descrit en els darrers dos-cents cinquanta anys al voltant d'1,8 milions d'espècies diferents, i hi ha estimes versemblants que el nombre total d'espècies que hi ha a la Terra pot trobar-se entre els quinze i els trenta milions, o potser més i tot. I d'aquestes espècies, unes són més abundants, més actives, més transformadores de l'entorn que d'altres; i constitueixen els elements fonamentals dels ecosistemes, és a dir, del conjunt d'aquests organismes, del seu entorn inanimat (geològic, físic, químic, etc.) i de les seves interaccions, que van des de la simple coexistència física fins a la predació, passant per tota mena de relacions més o menys complexes, com la competència, la simbiosi i el mutualisme. La diversitat biològica o biodiversitat és, precisament, un concepte que es refereix a la riquesa i varietat d'espècies d'éssers vius, però també a la riquesa biològica considerada a altres escales, des de la genètica (variabilitat genètica dins d'una espècie de bacteri, fong, planta o animal), passant per la taxonòmica (diferents categories immediatament per sota o per sobre de l'espècie), fins a la geogràfica (àrees geogràfiques diferents que contenen, per raons diverses, nombres d'espècies també diferents). El professor Ramon Margalef, ecòleg i mestre d'ecòlegs, distingeix entre la *biodiversitat*, que seria el diccionari de la natura, és a dir, la relació exhaustiva de tots els components de la flora o fauna d'una determinada regió, o de tota la Terra, i l'*ecodiversitat* o diversitat ecològica, que és un indicador de com funciona la biodiversitat, és a dir, la manera i les proporcions en què aquests components s'organitzen i interactuen dins dels ecosistemes. El símil és especialment pertinent: un diccionari és un element essencial d'una llengua, però ens calen, també, les regles del joc que indiquen com es combinen els diferents termes que aquest conté per donar alguna cosa coherent, que tingui significat i sigui funcional i útil.

La sintaxi i la gramàtica no poden actuar en el buit, els cal combinar el reguitzell de termes que conté el diccionari en pautes i abundàncies relatives determinades; aquest per si sol ens informa

de la riquesa idiomàtica, però només ho fa parcialment sobre la capacitat d'aquell idioma de construir estructures viables i significatives, com per exemple poesia religiosa, manuals tècnics, discursos polítics o renecs. Quantes coses diferents, útils, belles, i també terribles, es poden construir amb paraules i normes d'organització d'aquestes!

Les normes «gramaticals» de la natura ens són encara desconegudes en gran mesura, però el que sabem ens assenyala que hi ha determinades regles, si no invariables sí força robustes, de construcció dels ecosistemes. Per exemple, que hi ha ecosistemes que, per la riquesa i varietat dels seus components, equivaldrien a textos shakespearians o cervantins, mentre que d'altres no passen, per la redundància i pobresa dels seus components, de ser equivalents d'eslògans publicitaris. Que hi ha espècies que són clau per al bon funcionament dels ecosistemes (el que hom ha anomenat, segurament de manera massa simplificada, l'«equilibri» ecològic). Que els ecosistemes actuals són fruit de la interacció dels seus components, però també d'una història evolutiva, geològica i biològica: són descendents, també, dels ecosistemes del passat. Que hi ha una relació directa entre diversitat ecològica i estabilitat dels ecosistemes. Que, finalment, totes les espècies, des de les més humils fins a les més aparents i vistoses (les protagonistes en bona part d'aquells documentals televisius que esmentava), tenen un paper ecosistèmic que va més enllà d'allò que generalment es fa patent en els documentals esmentats: en el cicle dels nutrients, la producció i el consum de matèria orgànica, el rendiment de serveis menys evidents i que rarament ens plantegem (la mateixa composició de l'atmosfera, el clima, la descomposició de la matèria orgànica morta, la depuració d'aigües, sòls i aire contaminats, etc.) o bé la producció de recursos (aliments, medecines, materials de construcció, etc.) dels quals, més conscientment, ens apropiem. Els ecosistemes i la biosfera sencera depenen de les espècies d'éssers vius, i nosaltres, com una espècie més que som, també.

Resulta irònic (tristament irònic) que el coneixement generalitzat de l'important paper de la biodiversitat per al funcionament del món i per als nostres propis afers arribi precisament quan la nostra espècie està agredint aquesta biodiversitat en tots els fronts possibles: destruint i fragmentant hàbitats (especialment les selves tropicals, veritables museus de diversitat biòtica), eliminant directament unes espècies i afavorint-ne unes altres (domèstiques o antropòfiles), contaminant el medi i promovent la persistència d'unes espècies resistents i banals enfront de les més rares i fràgils o exhaurint el que per a nosaltres són recursos naturals però per als ecosistemes són peces fonamentals del seu funcionament. Arrencant, en definitiva, indiscriminadament pàgines senceres d'aquell diccionari del símil, abans fins i tot d'haver-se preocupat de saber què contenien... i això en un moment en què la humanitat té problemes greus per alimentar, no dic ja per garantir un determinat nivell de benestar, prop de dos terços de la seva població creixent.

Hom ha qualificat aquesta *débâcle* produïda per la nostra espècie de «sisena extinció» (per comparació amb les cinc extincions en massa que hi ha hagut en el passat de la història de la vida), per la magnitud i la rapidesa amb què s'està produint. Ja fa temps que els experts denuncien el problema, i durant la Conferència de les Nacions Unides sobre Medi Ambient i Desenvolupament (la Cimera de la Terra) de Rio de Janeiro de 1992 hom va aprovar, entre molts d'altres, un Conveni sobre la Biodiversitat que, amb força problemes, els diferents països van de mica en mica implementant i complint.

A casa nostra, el Departament de Medi Ambient (DMA) està treballant des de fa un parell d'anys en l'Estratègia Catalana per a la Conservació i l'Ús Sostenible de la Diversitat Biològica, que ha començat a donar ja alguns fruits, en forma de polítiques sectorials, però que en el futur haurà de proveir-nos d'instruments diversos i útils per, a l'escala del Principat, participar en la tasca global, que és la protecció del patrimoni genètic, les espècies i els ecosistemes del món. L'Institut d'Estudis Catalans (IEC) ha tingut un paper clau en aquesta tasca, ja que va ser l'encarregat de la realització dels treballs d'elaboració de la diagnosi, o estudi de base, que serveixen per bastir l'Estratègia Catalana per a la Conservació i l'Ús Sostenible de la Diversitat Biològica. Conjuntament amb la Fundació Caixa de Sabadell i l'Obra Social i Cultural de Sa Nostra, i amb la col·laboració del Centre de Recerca Ecològica i Forestal i la Universitat de les Illes Balears, l'Institut d'Estudis Catalans va organitzar a Barcelona (els dies 8 i 9 de juny de 2000) i a la Ciutat de Mallorca (els dies 12 i 13 de juny) unes Jornades sobre Biodiversitat i Conservació Biològica. Aquestes reuniren una vintena d'experts en aquests àmbits, destacats especialistes de la recerca i la gestió de la biodiversitat, procedents de diferents països.

Els objectius d'aquestes Jornades sobre Biodiversitat i Conservació Biològica eren bàsicament dos: presentar els coneixements més recents sobre els factors i processos biològics que generen i mantenen la biodiversitat, i explorar els vessants econòmic i social de l'estudi i la conservació de la biodiversitat. Els professors Montserrat Vilà i Ferran Rodà (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals i Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia de la Universitat Autònoma de Barcelona) i jo mateix (Departament d'Ecologia de la Universitat de Barcelona i IEC) hem actuat de coordinadors de les Jornades, primer, i de curadors d'aquest volum després.

En aquest volum s'apleguen bona part de les aportacions d'aquests experts, que hauran de contribuir al coneixement del panorama de la biodiversitat a casa nostra i al món. S. Naeem i M. Loreau presenten sengles aproximacions al paper ecològic, funcional, de la biodiversitat, la qual cosa permet, entre altres aspectes, recuperar la idea de la correlació positiva entre diversitat i estabilitat ecosistèmiques que ja havia assenyalat R. Margalef fa un quart de segle i que no sempre havia estat reconeguda. C. Pedrós-Alió ofereix una panoràmica posada al dia de la sorprenent biodiversitat dels microorganismes, generalment poc considerats en aquest context. Per dessota dels organismes més senzills hi ha la variabilitat genètica, que J. A. Rosselló tracta en relació amb la conservació d'espècies en perill, mentre que J. L. Pretus depassa per damunt el marc taxonòmic de la biodiversitat i n'aborda el paisatgístic. C. R. Altaba explora la riquesa biològica (i els problemes d'un coneixement parcial) de les Illes Balears, i C. F. Boudouresque, N. Boury-Esnault i M. Harmelin-Vivien ofereixen una visió general de la biodiversitat al mar, que planteja no poques sorpreses. R. B. Primack repassa les beceroles d'una ciència que ell ha contribuït a crear, la biologia de la conservació. No només les aproximacions científiques salvaran la biodiversitat del planeta. Per trobar la complicitat dels agents socials ens caldrà avaluar-ne la importància econòmica (com fa G. Edwards-Jones en la seva presentació) i establir estratègies de gestió política i social que estudiïn els múltiples vessants de les actuacions que caldrà emprendre. C. Carboneras presenta un panorama internacional d'aquestes estratègies, mentre que J. Germain i X. Carceller expliquen com es

plantejaren l'IEC i el DMA, respectivament, l'Estratègia Catalana per a la Conservació i Ús Sostenible de la Diversitat Biològica, abans esmentada.

Als dos tipus de riquesa que tradicionalment s'han reconegut com a patrimoni dels països, material i cultural, cal afegir-ne una altra, la biològica, un patrimoni tant o més valuós que els anteriors. L'essència del problema de la pèrdua de biodiversitat és que els dos primers tipus de riquesa es comprenen bé, perquè formen part de la vida quotidiana dels pobles des de molt antic, però la riquesa biològica, el patrimoni natural, es prenen molt menys seriosament. La protecció, el rescabament, la restauració, la gestió racional i sostenible del patrimoni que suposa la biodiversitat només es poden assolir mitjançant una hàbil barreja de ciència, inversió de capital i govern; la ciència ha d'assenyalar el camí mitjançant la recerca i el desenvolupament; la inversió de capital haurà de permetre crear mercats sostenibles i respectuosos amb la biodiversitat; i el govern haurà de promoure la difícil coexistència entre creixement econòmic i conservació. Hom espera que les Jornades sobre Biodiversitat i Conservació Biològica i els textos aplegats en aquest volum contribueixin a aquest triple repte.

## Introducció

A tot el món, les comunitats biològiques que van tardar milions d'anys a evolucionar estan patint una devastació a causa de l'acció dels éssers humans. Grans quantitats d'espècies han disminuït a un ritme trepidant, algunes fins al punt de desaparèixer, com a resultat d'una caça excessiva, de la destrucció del seu hàbitat i de l'investida de depredadors i competidors introduïts (Heywood, 1995; Lawton i May, 1995). Els cicles hidrològic i químics naturals s'han vist afectats pel desbrossament de la terra. La diversitat genètica ha minvat, fins i tot entre espècies que tenien poblacions sanes. El clima del nostre planeta Terra es pot haver vist afectat per una combinació de contaminació atmosfèrica i de desforestació. Els factors que amenacen la diversitat biològica s'estan accelerant a causa de les demandes d'una població humana en ràpid creixement i del seu consum cada vegada més gran. A més, la majoria d'amenaques per a la diversitat biològica són sinèrgiques, és a dir, que diversos factors independents, com ara la pluja àcida, l'estassada d'arbres i la sobrecaça, es combinen de manera exponencial per empitjorar encara més la situació. El que és dolent per a la diversitat biològica de ben cert també ho serà per a les poblacions humanes, perquè els humans depenen de l'entorn natural, que els proporciona aire i aigua, matèries primeres, aliments, medicaments i altres béns i serveis. Les properes dècades determinaran quina part de la diversitat biològica sobreviurà. Els esforços que s'estan duent a terme ara per salvar les espècies, establir noves zones protegides i conservar els parcs nacionals existents determinaran quines espècies i comunitats biològiques del món estan protegides amb vista al futur.

La biologia de la conservació és la disciplina científica que s'ha desenvolupat a partir d'aquests esforços en resposta a la crisi que afronta la diversitat biològica actual (Wilson, 1992; Primack, 1998 i 2000), i congrega gent i coneixements de molts àmbits diversos per estudiar la crisi de la biodiversitat. Pot ser que en el futur la gent miri enrere, als darrers anys del segle xx i els de principis del xxi com una època en què unes quantes persones decidides van salvar nombroses espècies i comunitats biològiques de l'extinció.

## Per què és necessària la biologia de la conservació?

La biologia de la conservació va sorgir perquè cap de les disciplines aplicades tradicionals no és prou exhaustiva per si mateixa per tractar les importants amenaces contra la diversitat biològica. L'agricultura, la silvicultura, la gestió de la flora i la fauna salvatges i la biologia pesquera s'han ocupat fonamentalment de desenvolupar mètodes de gestió d'una petita varietat d'espècies per al mercat i per al lleure. Tot i que aquestes disciplines cada vegada tenen més en compte els temes de conservació, generalment no s'ocupen de la necessitat de protegir tota la varietat d'espècies que conformen les comunitats biològiques com a qüestió principal. La biologia de la conservació té tres objectius: primer, investigar i descriure la diversitat del món vivent; segon, entendre els efectes de les activitats dels éssers humans en les espècies, les comunitats i els ecosistemes; i tercer, desenvolupar estudis interdisciplinaris pràctics per conservar i recuperar la diversitat biològica. La biologia de la conservació complementa les disciplines aplicades per tal com ens proporciona una visió teòrica més general per a la protecció de la diversitat biològica. Però difereix d'aquestes disciplines pel fet que la seva consideració primordial és la conservació a llarg termini de totes les comunitats biològiques, i sovint deixa en segon terme els factors econòmics. Atès que gran part de la crisi de la biodiversitat sorgeix de les pressions dels éssers humans, la biologia de la conservació també incorpora les idees i la perícia d'una àmplia varietat d'àmbits allunyats de la biologia. La llei i la política mediambientals, per exemple, proporcionen la base de la protecció governamental d'espècies poc comunes i en perill d'extinció, i d'hàbitats en estat crític. L'ètica mediambiental dicta els motius per conservar les espècies i els hàbitats. Les ciències socials, com l'antropologia, la sociologia i la geografia, ens ofereixen l'oportunitat de veure com es pot estimular i educar la gent per protegir els recursos naturals i les espècies que es troben en el seu entorn més immediat. Els economistes ecològics ens faciliten anàlisis del valor econòmic de la diversitat biològica com a base dels arguments a favor de la conservació. Els ecologistes ecosistèmics i els climatòlegs observen les característiques biològiques i físiques del medi ambient i desenvolupen models per predir les respostes mediambientals davant de les alteracions.

En molts aspectes, la biologia de la conservació és una disciplina difícil. Cada dia es prenen decisions sobre temes de conservació, sovint amb una quantitat d'informació limitada i sota l'enorme pressió del temps. La biologia de la conservació intenta donar respostes a qüestions específiques aplicables a les situacions actuals. Aquestes qüestions sorgeixen durant el procés de determinació de les millors estratègies per protegir espècies poc comunes, designar reserves naturals, crear plans de gestió per a parcs i zones d'usos múltiples i conciliar l'interès per la conservació amb les necessitats dels habitants locals i dels governs. Els biòlegs i científics conservacionistes estan ben preparats per proporcionar l'assessorament que els governs, les empreses i el públic en general necessiten per prendre decisions crucials. Si bé alguns biòlegs conservacionistes s'estimarien més no fer recomanacions sense conèixer amb profunditat els detalls del cas, la urgència de moltes situacions requereix la presa de decisions ben fonamentades basades en determinats principis bàsics de la biologia.

## Conceptes clau en la biologia de la conservació

La disciplina moderna de la biologia de la conservació es basa en diversos supòsits subjacents que generalment acorden els membres de la disciplina (Soulé, 1985). Aquests supòsits representen un conjunt d'afirmacions ètiques i ideològiques que proposen treballs de recerca i aplicacions pràctiques. Malgrat que no totes aquestes afirmacions són acceptades clarament per tots els biòlegs conservacionistes, l'acceptació d'una o dues és motiu suficient perquè la gent s'involucri en campanyes de conservació.

1. *La diversitat d'espècies i de comunitats biològiques s'hauria de conservar.* En general, la gent gaudeix de la diversitat biològica. Els centenars de milions de persones que cada any visiten zoos, parcs nacionals, jardins botànics i aquaris són el testimoni de l'interès del públic general per observar espècies i comunitats biològiques diferents. La variació genètica entre les espècies també té un atractiu generalitzat, tal com ho demostren les exposicions de gossos i gats, les mostres agrícoles i les exposicions de flors. Fins i tot s'ha especulat sobre una predisposició genètica dels humans cap a la diversitat biològica, anomenada *biofilia* (Wilson, 1984; Kellert i Wilson, 1993). La biofilia hauria estat un avantatge per a l'estil de vida caçador i recol·lector que els humans van adoptar durant centenars de milers d'anys abans de la invenció de l'agricultura. La gran diversitat biològica els hauria proporcionat una gran varietat d'aliments i d'altres recursos, i els hauria protegit contra les catàstrofes ambientals i la fam.

2. *S'hauria d'evitar la desaparició prematura de poblacions i espècies.* L'extinció d'espècies i poblacions com a resultat de processos naturals és un esdeveniment natural. En el decurs dels mil·lennis de temps geològics, les extincions d'espècies s'han equilibrat generalment amb l'evolució d'espècies noves. De la mateixa manera, la pèrdua local d'una població es compensa normalment amb l'establiment d'una nova població per mitjà de la dispersió. No obstant això, l'activitat humana ha fet multiplicar per mil l'índex d'extinció. Al segle xx, pràcticament tots els centenars de desaparicions d'espècies de vertebrats de què es té constància, així com els milers d'extincions d'espècies d'invertebrats que se suposen, han estat causades pels humans.

3. *S'hauria de mantenir la complexitat ecològica.* Moltes de les propietats úniques de la diversitat biològica només s'expressen en entorns naturals. Per exemple, entre les flors tropicals, els colibrís i els àcars que habiten les flors existeixen relacions coevolutives i ecològiques complexes. Els àcars utilitzen els becs dels colibrís com a mitjà de transport per anar de flor en flor. Aquestes relacions no serien possibles si els animals i les plantes estiguessin aïllats en zoos i jardins botànics. De la mateixa manera, els comportaments fascinadors que desenvolupen els animals del desert per obtenir aigua no s'advertirien si aquests animals visquessin en gàbies i se'ls subministrés aigua per beure quan volguessin. Si bé seria possible conservar almenys una part de la diversitat de plantes de flor i d'espècies de vertebrats als zoos i jardins, gran part de la complexitat ecològica existent en les comunitats naturals es perdria. Aquest fet proporciona un argument per a la protecció d'exemples viables de totes les comunitats biològiques.

4. *L'evolució hauria de continuar.* L'adaptació evolutiva és el procés que, amb el temps, suposa l'aparició de noves espècies i un augment de la diversitat biològica. Per tant, és important deixar que les poblacions evolucionin en la natura. S'haurien d'aturar les activitats dels humans que limiten la capacitat d'evolucionar de les poblacions, com ara la reducció dràstica de la població d'una espècie per mitjà de l'excés de collita o l'eliminació de poblacions concretes.

5. *La diversitat biològica té un valor intrínsec.* Les espècies i les comunitats biològiques en què viuen tenen un valor per si mateixes, independentment del valor material que els atorgui la societat humana. Aquest valor els ve concedit per la seva història evolutiva i per les seves funcions ecològiques úniques, així com també pel sol fet de la seva existència.

## Diversitat biològica

La protecció de la diversitat biològica és un punt central per a la biologia de la conservació. La definició que dóna de *diversitat biològica* el Fons Mundial per a la Naturalesa (1989) és «la riquesa de vida a la Terra, els milions de plantes, animals i microorganismes, els gens que contenen i els complicats ecosistemes que aquests ajuden a construir en l'entorn vivent». Per tant, cal estudiar la diversitat biològica en tres àmbits. La diversitat biològica en l'àmbit de les espècies, que inclou tota la varietat d'organismes de la Terra, des dels bacteris i els protists, passant pels regnes multicel·lulars de les plantes, els animals i els fongs. A una escala més precisa, la diversitat biològica inclou la variació genètica dins de cada espècie, tant entre poblacions separades geogràficament com entre individus d'una mateixa població. La diversitat biològica també inclou la variació en les comunitats biològiques en què viuen les espècies i les interaccions que tenen lloc en l'ecosistema entre aquestes comunitats i l'entorn químic i físic. En cada àmbit de la diversitat biològica —el de les espècies, el genètic i el de comunitat— els biòlegs conservacionistes estudien els mecanismes que alteren o mantenen la diversitat.

Tots els nivells de la diversitat biològica són necessaris per a la constant supervivència de les espècies i les comunitats naturals, i alhora tots són importants per a les persones. La diversitat d'espècies és una mostra de la varietat d'adaptacions evolutives i ecològiques de les espècies a entorns concrets. La diversitat genètica és necessària per a qualsevol espècie per mantenir la vitalitat reproductiva, la resistència a les malalties i la capacitat d'adaptar-se a les condicions canviants. La diversitat en l'àmbit de la comunitat representa la resposta col·lectiva de les espècies davant de condicions mediambientals diferents. Les comunitats biològiques que es troben en deserts, praderies, zones humides i boscos ajuden al fet que l'ecosistema continuï funcionant adequadament, ja que proporcionen serveis beneficiosos com ara el control de les inundacions, la protecció contra l'erosió del sòl, la filtració de l'aire i l'aigua i la producció de fusta, d'herba i d'altres materials vegetals.



## Espècies i recursos clau

En el si de les comunitats biològiques, hi ha determinades espècies que poden ser importants a l'hora de determinar la capacitat que tenen grans quantitats d'altres espècies per continuar en la comunitat. El grau de repercussió d'aquestes espècies clau sobre l'organització de la comunitat és molt superior al que podríem predir si ens baséssim només en el nombre d'individus que les componen o en la biomassa (Power *et al.*, 1996). Així doncs, la protecció de les espècies clau és una prioritat de les campanyes de conservació, ja que si una d'aquestes espècies desapareix d'una zona protegida, probablement també en desapareixeran moltes d'altres. Els depredadors culminals, com ara els llops, es troben entre les espècies clau més evidents, atès que sovint tenen un paper important en el control de les poblacions d'herbívors. Sense els llops, les poblacions de cérvols i altres espècies d'herbívors solen augmentar, fet que comporta un sobrepastoreig, la pèrdua de coberta vegetal, la pèrdua d'espècies d'insectes associades i l'erosió del sòl.

La identificació d'espècies clau té diverses implicacions importants per a la biologia de la conservació. Primerament, l'eliminació d'una espècie clau d'una comunitat pot precipitar la pèrdua de moltes altres espècies, fenomen que a vegades es coneix com a cascada d'extinció. En segon lloc, per tal de protegir una espècie d'interès particular també cal protegir l'espècie clau de què aquesta depèn (ja sigui directament o indirecta). En tercer lloc, el fet de poder identificar les espècies clau d'una comunitat facilita que es puguin protegir o fins i tot fomentar més detingudament si la zona es veu alterada per activitats humanes com la pastura, la tala d'arbres o la urbanització residencial.

A més de la importància de les espècies clau per a una comunitat biològica, també hi ha determinats recursos clau que poden tenir una funció decisiva. Les reserves naturals solen comparar-se i valorar-se en termes de grandària perquè, en general, les reserves més grans contenen més espècies que les reserves més petites. No obstant això, l'àrea per si sola pot no ser tan important com la varietat d'hàbitats i de recursos que conté la reserva. Hi ha determinades reserves naturals que poden acollir recursos clau d'una importància fonamental perquè, tot i que ocupen una part petita de l'àrea protegida, són bàsics per a moltes espècies de la comunitat. Els tolls dels rierols i de les deus, per exemple, poden ser l'únic refugi per als peixos i les altres espècies aquàtiques durant l'estació seca, quan els nivells d'aigua baixen. És possible que aquests tolls també siguin l'única font d'aigua potable en molts quilòmetres per als animals terrestres. Els troncs dels arbres buits són un altre recurs important, ja que proporcionen llocs per niar a moltes aus, mamífers i d'altres espècies animals. Quan durant la tala es conserven els arbres morts i els arbres buits, aquest recurs es manté per a les poblacions d'animals.

## Valoració de la diversitat biològica

Un dels arguments més convincents a favor del manteniment de la diversitat biològica és que té un valor econòmic real per a les societats humanes. De manera més directa, les comunitats

biològiques ofereixen recursos que els éssers humans poden recollir directament per al seu ús, com ara la carn, el peix i el marisc, la fusta i altres materials per a la construcció, el farratge, plantes silvestres comestibles, plantes medicinals, mel i pells. Les comunitats biològiques també proporcionen una gran varietat de serveis ambientals que no es consumeixen a través de l'ús; eviten les inundacions, aturen l'erosió del sòl, purifiquen l'aigua, redueixen els brots de plagues i malalties, i ofereixen espais per gaudir de la natura i estudiar-la. Aquest valor d'ús no consumptiu a vegades es pot calcular per a serveis específics. Els economistes tot just comencen a calcular el valor dels serveis de l'ecosistema en l'àmbit regional i local. Aquests càlculs encara es troben en un estadi preliminar, però indiquen que el valor és enorme, al voltant de 32 bilions d'USD l'any, xifra que supera en molt els béns recollits directament, com ara el peix, la fauna salvatge, la fusta i el pinso animal. Tenint en compte que aquesta quantitat és superior al PNB global de 18 bilions d'USD l'any, es podria afirmar que les societats humanes depenen totalment dels ecosistemes naturals i que no podrien pagar per substituir els serveis d'aquests ecosistemes, que actualment obtenen gratuïtament, si els destrueixen o els degraden de manera permanent. Entre els economistes mediambientals s'ha obert un debat important sobre com s'haurien de dur a terme aquests càlculs, però tots estan d'acord que el valor dels serveis dels ecosistemes és enorme. En aquests càlculs, sovint es destaca el valor de les àrees humides. En concret, les planes d'inundació, les zones costaneres poc profundes i d'altres àrees humides tenen un paper desproporcionat a l'hora de proveir serveis de l'ecosistema.

El Conveni sobre Diversitat Biològica subratlla que els països tenen el dret de participar del valor de productes econòmics nous derivats de les espècies que es troben dintre de les seves fronteres. Com a resultat d'aquesta nova consciència, alguns països tropicals han arribat a acords amb empreses farmacèutiques i biotecnològiques per buscar i desenvolupar conjuntament nous productes, i compartir qualsevol benefici que en resulti. Costa Rica ha estat qui ha pres la iniciativa d'establir aquests acords, però n'han sorgit d'altres al Brasil i a l'Índia. Si bé aquest fet s'hauria de considerar com un avenç positiu, ha tingut la conseqüència imprevista de retardar o fins i tot aturar la recerca científica en molts països, que sovint consistia en una recerca taxonòmica i ecològica, a causa de nous tràmits complicats relacionats amb la protecció de la diversitat biològica.

## **Coneixement de la diversitat biològica**

Qualsevol estratègia de conservació de la diversitat biològica requereix un coneixement ferm de quantes espècies hi ha i de com estan distribuïdes. Fins ara, s'han descrit al voltant d'un milió i mig d'espècies. I en queden per descriure almenys el doble, principalment insectes i d'altres artròpodes en els tròpics. Alguns científics han arribat a suggerir que hi podria haver deu, trenta o fins i tot cent vint milions d'espècies no descrites que estan a l'espera que els científics aconseguixin descriure-les. El nostre coneixement del nombre d'espècies és imprecís perquè les espè-

cies que passen inadvertides no han rebut l'atenció taxonòmica adequada. Per exemple, els àcars, els nematodes i els fongs que viuen en el sòl, i els insectes que habiten a la capçada arbòria de les selves tropicals són petits i difícils d'estudiar. Aquests grups poc coneguts podrien comptar-se en centenars de milers, o fins i tot en milions d'espècies. En concret, el nostre coneixement dels bacteris encara és incomplet. En els últims anys, s'han descobert grans quantitats de bacteris en els sediments oceànics i fins i tot en roques que es troben a molts quilòmetres per sota de la superfície de la Terra. Mitjançant les tècniques de la biologia molecular, els científics han descobert milers d'espècies bacterianes no descrites en tan sols unes tasses d'aigua de mar i en petites mostres de terra. La nostra ignorància de la diversitat biològica encara es va fer més palesa després del descobriment d'un bacteri gegant a la costa de Namíbia, de la mida de l'ull d'una mosca de la fruita, de noves espècies de primats a l'Amazònia brasilera, i un nou registre de peix fòssil celacant en aigües indonèsies. Encara continuen descobrint-se comunitats biològiques completament noves, sovint en indrets molt remots i inaccessibles per als humans. Per tant, resulta impossible saber quantes espècies han desaparegut (o aviat desapareixeran) sense que les hàgim descobert.

### **Determinació dels índexs d'extinció**

En períodes geològics passats, la pèrdua d'espècies existents va quedar eventualment equilibrada o superada per l'evolució d'espècies noves. No obstant això, els càlculs actuals d'índexs d'extinció són de cent a mil vegades superiors, i aquestes desaparicions actuals estan causades gairebé exclusivament per les activitats dels humans. Els índexs d'extinció de què es té més constància són els que fan referència a aus i mamífers, atès que aquestes espècies són relativament grosses, estan ben estudiades i són visibles. Ara per ara, els índexs d'extinció de l'altre 99,9 % d'espècies del món són càlculs aproximats. El càlcul més fiable, basat en les proves disponibles, és el que constata la desaparició de 85 espècies de mamífers i 113 espècies d'aus des de l'any 1600, la qual cosa representa el 2,1 % de les espècies de mamífers i l'1,3 % de les d'aus (Smith *et al.*, 1993). Tot i que a primera vista aquestes xifres poden no semblar alarmants, la tendència d'aquests índexs d'extinció és a l'alça, i s'ha registrat un augment dràstic de les extincions en els últims cent cinquanta anys. El ritme d'extinció de les aus i els mamífers va ser d'una espècie cada dècada durant el període que va del 1600 al 1700, però va augmentar a una espècie l'any durant el període comprès entre 1850 i 1950. Aquest increment de l'índex d'extinció d'espècies és un indicatiu de la gravetat de l'amenaça sota la qual viu la diversitat biològica.

### **Establiment de les causes de l'extinció**

Quan les poblacions se situen per sota d'un determinat nombre crític d'individus, les probabilitats que desapareguin són molt altes. Una pregunta de vital importància en biologia de la con-

servació és: quant tardarà una determinada espècie a desaparèixer després d'una reducció greu de la seva àrea de distribució o de la degradació o fragmentació del seu hàbitat? Per aconseguir conservar les espècies, cal que els biòlegs de la conservació identifiquin les activitats humanes que afecten l'estabilitat de les poblacions i condueixen les espècies a l'extinció. També cal que els biòlegs determinin els factors que fan que les poblacions siguin vulnerables a l'extinció.

Les espècies més vulnerables a l'extinció tenen unes característiques particulars, com ara una àrea de distribució geogràfica molt limitada, només una o unes quantes poblacions de nombre reduït i en disminució, i un valor econòmic per als humans que porta a la sobreexplotació. Tanmateix, fins i tot les espècies que no tenen aquestes característiques poden veure's afectades pels trastorns massius causats per les persones, els quals han alterat, degradat i destruït el paisatge a gran escala i han conduït les espècies i, fins i tot, comunitats senceres al límit de l'extinció. Les principals amenaces que afronta la diversitat biològica i que es deriven de l'activitat humana són la destrucció, fragmentació i degradació (inclosa la contaminació) de l'hàbitat, la sobreexplotació d'espècies per a l'ús dels humans, la propagació d'espècies exòtiques invasores i l'augment en la propagació de malalties. La majoria d'espècies amenaçades han de fer front a almenys dos o més d'aquests problemes, que acceleren el camí cap a l'extinció i entorpeixen els esforços que es fan per protegir-les (Terborgh, 1999). Atès que el nostre coneixement de la biologia de la conservació ha augmentat, ara tenim una millor noció de les amenaces que pateix la diversitat biològica. A principis de la dècada dels noranta, els científics van començar a adonar-se que la fragmentació dels hàbitats causada per les carreteres, els assentaments humans, l'agricultura, la tala d'arbres i d'altres activitats humanes tenien efectes importants en el microclima de l'hàbitat, en els patrons de migració animal i en l'estructura de la metapoblació, cosa que feia les espècies més vulnerables a l'extinció. A finals dels anys noranta, l'atenció es va centrar més en l'amenaça que comporten les espècies invasores, les quals poden delmar i acabar ocupant el lloc de les comunitats natives de plantes i animals. En els últims dos anys, també hem començat a adonar-nos que les malalties poden propagar-se entre les poblacions de la flora i la fauna, els animals domèstics i les poblacions humanes, de manera que la diversitat biològica està amenaçada tant pels humans com pels seus animals, però alhora la natura pot amagar noves malalties que poden afectar les poblacions humanes que s'immisceixen en els hàbitats naturals. Malgrat tot, la nova i més gran amenaça per a la diversitat biològica és, sens dubte, l'impacte imponent del canvi climàtic global. Els indicis ens han demostrat d'una manera convincent que no tan sols el clima s'està escalfant i està arribant a temperatures rècord alhora que provoca onades de calor, sinó també que les comunitats biològiques ja comencen a respondre davant d'això. Les poblacions de papallones i d'aus es troben ara a latituds més altes que abans, les plantes floreixen més aviat a la primavera, els ocells ponen els ous abans, i el nombre de pingüins i d'altres animals que viuen sobre el gel marí està disminuint. A mesura que s'accelera el canvi climàtic global, els animals i les plantes amb àrea de distribució restringida, com són els que viuen en serres i sistemes fluvials concrets, poden estar afrontant l'extinció. Els biòlegs conservacionistes hauran d'intervenir activament en la protecció d'aquestes espècies de la desaparició, mantenint-les vives en zoos i jardins botànics i establint noves poblacions en indrets favorables.

## Priorització dels esforços de conservació

Malgrat que alguns conservacionistes sostenen que no s'hauria de perdre cap espècie, la realitat és que cada dia en desapareix alguna. Però la veritable qüestió que es planteja és com es pot minimitzar aquesta pèrdua d'espècies tenint en compte els recursos financers i humans de què es disposa. Les qüestions interrelacionades que els planificadors de la conservació haurien de tractar són: què cal protegir?, on s'hauria de protegir? i com s'hauria de protegir? (Johnson, 1995). A l'hora d'establir les prioritats de conservació per a la protecció d'espècies i comunitats poden utilitzar-se tres criteris.

1. *Caràcter distintiu*. Es dona una major prioritat de conservació a una comunitat biològica que estigui formada principalment per espècies endèmiques poc comunes que no pas a una comunitat formada principalment per espècies comunes i més esteses. Sovint, si una espècie és taxonòmicament única —és a dir, si és l'única espècie del seu gènere o família— se li dona més valor de conservació que si és membre d'un gènere amb diverses espècies.

2. *Perill d'extinció*. Les espècies amenaçades són més motiu de preocupació que les espècies que no es troben en perill d'extinció. També es dona prioritat a les comunitats biològiques amb una amenaça de destrucció imminent.

3. *Utilitat*. A les espècies que tenen un valor present o potencial per a la gent se'ls dona un valor de conservació major que a les espècies sense un ús evident per a les persones. Les comunitats biològiques de més valor econòmic, com ara les àrees humides costaneres, poden tenir una prioritat de protecció superior a la de les comunitats menys valuoses, com les garrigues. Les espècies amenaçades d'extinció s'han destacat en les llistes roges publicades per la Unió Internacional per a la Conservació de la Natura. En els últims sis anys, les llistes roges han canviat les opinions qualitatives d'experts destacats per valoracions quantitatives basades en la grandària i les tendències de les poblacions, relacionades amb la nova disciplina d'Anàlisi de Viabilitat de les Poblacions. Als EUA, els Butlletins de Qualificacions de les Espècies han proporcionat resums detallats de grups d'organismes concrets; aquests butlletins han posat en relleu que les espècies d'aigua dolça, com els peixos, els mol·luscs i els crancs de riu, afronten un risc d'extinció molt superior al de les espècies terrestres com les aus i els mamífers. Les espècies marines són les que corren un menor risc d'extinció immediat, a causa, potser, de la seva gran varietat, però també perquè senzillament són menys conegudes. A Suïssa s'ha produït un esdeveniment fascinant, com és la creació de llistes blaves, que identifiquen les espècies que abans es trobaven en perill d'extinció, o que ho estan ara i han respost a campanyes de conservació, per la qual cosa ara compten amb unes poblacions estables o en creixement.

## Activisme conservacionista

La biologia de la conservació difereix de moltes altres disciplines científiques en el fet que desenvolupa una funció activa en la conservació de la diversitat biològica en totes les seves formes:

espècies, variabilitat genètica, comunitats biològiques i funcions ecosistèmiques. Les idees i les teories de la biologia de la conservació es van incorporant cada vegada més al debat polític, a la cultura popular i al debat públic, i la conservació de la diversitat biològica s'ha fixat com una prioritat dels nous programes de conservació dels governs. L'objectiu dels biòlegs conservacionistes no rau tan sols en la creació d'un nou coneixement, sinó també en la utilització d'aquest coneixement per protegir la diversitat biològica (Ehrenfeld, 2000). Als EUA, per exemple, molts biòlegs conservacionistes estan implicats en el Projecte Terres Agrestes, un pla de tot el continent dedicat a establir nous parcs nacionals i unir-los mitjançant grans corredors d'hàbitats. Aquest pla a gran escala oferirà hàbitats suficients per mantenir poblacions viables de totes les espècies de grans vertebrats dels EUA, com són els óssos bruns, els pumes i els llops.

Una altra àrea important d'activitat conservadora és la nova ecologia de la restauració. Si els ecologistes entenen realment com s'agrupen les espècies en comunitats, haurien de poder reconstruir les comunitats que s'han vist perjudicades per l'activitat dels humans. Gran part de les comunitats biològiques pateixen els efectes de l'explotació minera, el sobrepastoreig, els embassaments, la contaminació i altres activitats humanes; l'ecologia de la restauració ofereix als ecologistes l'oportunitat de determinar si les seves teories funcionen a la pràctica. Així doncs, l'ecologia de la restauració proporciona tant un coneixement més ampli com un valor pràctic major per millorar els serveis de l'ecosistema i l'estat de les comunitats danyades. Ara, els ecologistes intenten establir no tan sols les espècies dominants d'una zona, sinó també aquelles espècies poc comunes i amenaçades. La majoria dels projectes de recuperació més estimulants comporten també la recuperació d'abocadors de deixalles urbans i d'erms. Una vegada es recuperen aquestes zones, la qualitat de vida dels habitants de les ciutats pot millorar de manera significativa. Molts d'aquests esforços de recuperació urbana s'estan duent a terme actualment a la ciutat de Nova York i a les zones adjacents al nord de Nova Jersey.

El gran repte que es planteja als biòlegs de la conservació és la consecució de l'equilibri perfecte entre la protecció de la diversitat biològica i la necessitat de preveure el desenvolupament econòmic dels habitants de la zona, en activitats conegudes com a Programes Integrats de Conservació i Desenvolupament o PICD. En aquests programes, els biòlegs de la conservació intenten crear llocs de treball per als habitants de la zona i fomentar el desenvolupament econòmic de manera que no tan sols no perjudiqui les espècies i la qualitat de les comunitats biològiques adjacents, sinó que, a més, millori les tasques de conservació. En el millor dels casos, la població local s'adonarà que el seu futur a llarg termini depèn de la protecció del medi ambient i encapçalarà les campanyes de conservació. Hi ha tres exemples que il·lustren aquesta estratègia. Al Perú, els indis autòctons, que solien caçar lloros grans per la seva carn i per vendre'ls com a animals domèstics, ara treballen en la indústria creixent de l'ecoturisme i s'han convertit en els custodis d'aquestes aus. A l'Índia, els biòlegs de la conservació treballen a l'estat de Karnataka amb les tribus locals perquè facin un seguiment de les plantes que recol·lecten a les zones protegides i, d'aquesta manera, el recurs no s'esgoti; s'han invertit fons en els poblats perquè els seus habitants puguin

processar productes fets amb plantes silvestres i vendre els productes acabats per, d'aquesta manera, produir uns guanys econòmics superiors amb una intensitat de collita més baixa. I, finalment, al Japó, grups d'escolars i de ciutadans construeixen estanys a prop d'escoles i de parcs urbans per afavorir la diversitat de libèl·lules i d'altres animals aquàtics que són símbols culturals importants; després, aquests estanys de libèl·lules esdevenen un centre d'atenció d'un programa integrat de ciència, matemàtiques i art. Aquests PICD són una gran esperança per a la biologia de la conservació, però cal que s'avaluin minuciosament per garantir que assoleixen el seu objectiu de conservació de la diversitat biològica a llarg termini i no creen només una conservació fictícia, alimentada per grans quantitats de fons a curt termini.

Ara s'està descobrint que, en molts casos, la destrucció de la biologia de la conservació es veu fomentada pel creixement de les poblacions humanes, per un desenvolupament econòmic desmesurat i per la globalització del comerç. La majoria de vegades, a aquest desenvolupament econòmic, hi contribueixen els préstecs i les polítiques establertes pel Banc Mundial, el Fons Monetari Internacional i l'Organització Mundial del Comerç, a més d'altres bancs multinacionals i binacionals, per fomentar el comerç internacional. L'estudi de les implicacions d'aquestes polítiques comercials i de quina manera afecten la diversitat biològica és un tema que correspon a la biologia de la conservació.

Cal tenir una perspectiva àmplia i reflexiva per crear i donar continuació als programes de conservació més eficaços. El repte consisteix a entendre els vincles nacionals i internacionals que potencien la destrucció de la diversitat biològica i a trobar alternatives viables. Si es volen acceptar aquests reptes, els biòlegs de la conservació hauran d'assumir uns papers actius. Primerament, aquests biòlegs hauran d'educar el màxim nombre de gent possible sobre els problemes que són producte de la pèrdua de diversitat biològica (Collett i Karakashain, 1996). En segon lloc, la implicació en el procés polític permet als biòlegs de la conservació influir sobre la política governamental i proposar una legislació que demostrï ser beneficiosa per a les espècies o els ecosistemes. En tercer lloc, pel fet de fomentar l'interès en la biologia de la conservació entre els seus col·legues, els biòlegs de la conservació poden fer augmentar les files de defensors professionals qualificats que lluiten contra la destrucció dels recursos naturals. Quart, els biòlegs de la conservació han de convertir-se en motivadors per convèncer una sèrie de gent que doni suport a les campanyes de conservació. En l'àmbit local, els programes de conservació s'han de crear i presentar-se de manera que incentivin la gent de la zona a donar-los suport. S'ha d'ensenyar a la població local que protegir el medi ambient no només serveix per salvar les espècies i les comunitats biològiques, sinó que millora la salut de les seves famílies a llarg termini i el seu propi benestar econòmic. El debat públic, l'educació i la publicitat han de ser una part principal de qualsevol programa d'aquest tipus. L'atenció s'ha de centrar, sobretot, a convèncer els líders empresarials i els polítics perquè donin suport a les campanyes de conservació. Moltes d'aquestes persones prendran part en les campanyes de conservació si estan ben presentades. Algunes vegades es considera que la conservació té un bon valor publicitari o que donar-hi suport és millor que l'enfrontament que podria derivar-se de no fer-ho.

Finalment, i el més important, els biòlegs de la conservació han de convertir-se en gestors i professionals eficients dels projectes de conservació. Han d'aprendre tot el que puguin sobre les espècies i les comunitats que proven de protegir, i després difondre aquest coneixement. Si els biòlegs de la conservació estan disposats a posar en pràctica les seves idees i treballar amb els gestors dels parcs, els planificadors de l'ús del sòl, els polítics i la població local, hi haurà avenços. L'èxit de la disciplina raurà en la combinació adequada de models, noves teories, estudis innovadors i exemples pràctics. Quan s'hagi trobat aquest equilibri, els biòlegs de la conservació, que treballaran conjuntament amb una ciutadania vigoritzada, estaran preparats per protegir la diversitat biològica del món durant aquesta època de canvi sense precedents.

## Referències bibliogràfiques

- COLLETT, J.; KARAKASHAIN, S. [cur.] (1996). *Greening the college curriculum: A guide to environmental teaching in the liberal arts*. Washington: Island Press.
- EHRENFELD, D. (2000). «War and peace and conservation biology». *Conservation Biology*, núm. 14, p. 105-112.
- HEYWOOD, V. H. [cur.] (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- JOHNSON, N. (1995). *Biodiversity in the balance: Approaches to setting geographic conservation priorities*. Washington: Biodiversity Support Program, World Wildlife Fund.
- KELLERT, S. R.; WILSON, E. O. [cur.] (1993). *The biophilia hypothesis*. Washington: Island Press.
- LAWTON, J. H.; MAY, R. M. (1995). *Extinction rates*. Oxford: Oxford University Press.
- POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A.; MENGES, B. A. [et al.] (1996). «Challenges in the quest for keystones». *BioScience*, núm. 46, p. 609-620.
- PRIMACK, R. B. (1998). *Essentials of conservation biology*. 2a edició. Sunderland: Sinauer Associates.
- (2000). *A primer of conservation biology*. 2a edició. Sunderland: Sinauer Associates. [Hi ha traducció castellana: (2002). *Introducción a la biología de la conservación* (amb Ros, J. D.). Barcelona: Ariel]
- SMITH, F. D.; MAY, R. M.; PELLOW, R.; JOHNSON, T. H.; WLATER, K. R. (1993). «How much do we know about the current extinction rate?». *Trends in Ecology and Evolution*, núm. 8, p. 375-378.
- SOULÉ, M. (1985). «What is conservation biology?». *BioScience*, núm. 35, p. 727-734.
- TERBORGH, J. (1999). *Requiem for nature*. Washington: Island Press.
- WILSON, E. O. (1984). *Biophilia*. Cambridge: Harvard University Press.
- (1992). *The diversity of life*. Cambridge: Harvard University Press. [Hi ha traducció castellana: (1994). *La diversidad de la vida*. Barcelona: Crítica]



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

Michel Loreau

Laboratori d'Ecologia. Escola Normal Superior

## Introducció

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Referències bibliogràfiques

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



- DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M.; ABBADIE, L. (1998). «Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production?». *Ecology*, núm. 79, p. 2242-2252.
- DIECKMANN, U. (1997). «Can adaptive dynamics invade?». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 12, p. 128-131.
- DOAK, D. F.; BIGGER, D.; HARDING, E. K.; MARVIER, M. A.; O'MALLEY, R. E.; THOMSON, D. (1998). «The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology». *Am. Nat.*, núm. 151, p. 264-276.
- DOUGLAS, A. E.; SMITH, D. C. (1989). «Are endosymbioses mutualistic?». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 4, p. 350-352.
- EHRlich, P. R.; WILSON, E. O. (1991). «Biodiversity studies: science and policy». *Science*, núm. 253, p. 758-762.
- ELTON, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Londres: Methuen.
- HECTOR, A.; SCHMID, B.; BEIERKUHNLIN, C.; CALDEIRA, M. C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P. G.; FINN, J. A.; FREITAS, H.; GILLER, P. S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HÖGBERG, P.; HUSS-DANEL, K.; JOSHI, J.; JUMPPONEN, A.; KÖRNER, C.; LEADLEY, P. W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C. P. H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S. J.; PEREIRA, J. S.; PRINZ, A.; READ, D. J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E. D.; SIAMANTZIOURAS, A. S. D.; SPEHN, E. M.; TERRY, A. C.; TROUMBIS, A. Y.; WOODWARD, F. I.; YACHI, S.; LAWTON, J. H. (1999). «Plant diversity and productivity experiments in European grasslands». *Science*, núm. 286, p. 1123-1127.
- HILBERT, D. W.; SWIFT, D. M.; DETLING, J. K.; DYER, M. I. (1981). «Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis». *Oecologia*, núm. 51, p. 14-18.
- HUSTON, M. A. (1997). «Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity». *Oecologia*, núm. 110, p. 449-460.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H. [cur.] (1995). *Linking species and ecosystems*. Nova York: Chapman and Hall.
- LAW, R.; DIECKMANN, U. (1998). «Symbiosis through exploitation and the merger of lineages in evolution». *Proc. R. Soc. London B265*, p. 1245-1253.
- LAWTON, J. H.; BROWN, V. K. (1993). «Redundancy in ecosystems». A: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [cur.]. *Biodiversity and ecosystem function*. Berlín: Springer, p. 255-270
- LEWONTIN, R. C. (1983). «The organism as the subject and object of evolution». *Scientia*, núm. 118, p. 65-81.
- LOREAU, M. (1995). «Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems». *Am. Nat.*, núm. 145, p. 22-42.
- (1998a). «Ecosystem development explained by competition within and between material cycles». *Proc. R. Soc. London B265*, p. 33-38.
- (1998b). «Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, núm. 95, p. 5632-5636.
- (2000). «Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances». *Oikos*.
- MACARTHUR, R. H. (1955). «Fluctuations of animal populations and a measure of community stability». *Ecology*, núm. 36, p. 533-536.

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

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



## 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 CO<sub>2</sub> o N<sub>2</sub>, 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 aquests 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.





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 C<sub>3</sub>, herbes C<sub>4</sub>, lleguminoses, plantes no lleguminoses, i espècies llenyoses representen grups que només són diferents en l'espai de trets multidimensionals. Evidentment, les C<sub>3</sub> i les C<sub>4</sub> 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).

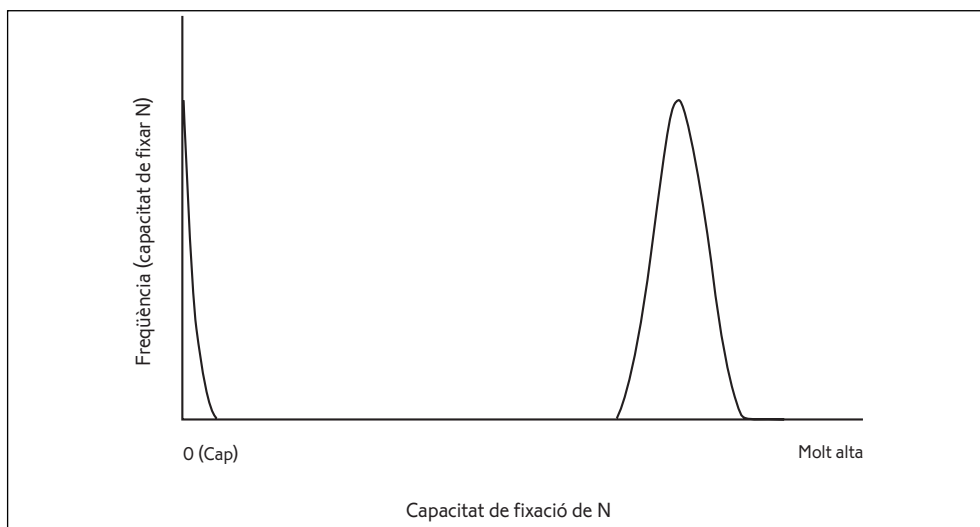


FIGURA 2. Exemple d'una manera d'identificar grups funcionals intratròfics.  
FONT: Chapin III *et al.*, 1996.

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<sub>3</sub> i C<sub>4</sub> 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 BioCO<sub>2</sub>N

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 BioCO<sub>2</sub>N 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 (CO<sub>2</sub>) atmosfèric (ambiental enfront de l'augmentat a 550 μmol mol<sup>-1</sup>) per sobre d'aquestes parcel·les, i nitrogen (N) (ambiental i enriquit 4 g m<sup>-2</sup> any<sup>-1</sup>). 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> i N. En general, la producció augmentava amb les addicions de N i CO<sub>2</sub> 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 (C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, 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 BioCO<sub>2</sub>N. 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).

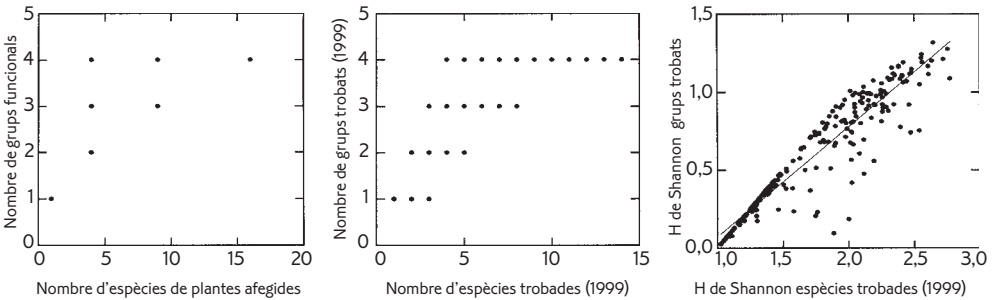


FIGURA 3. La relació entre la diversitat funcional i la diversitat d'espècies en l'experiment BioCO<sub>2</sub>N. Esquerra, disseny original de l'experiment. Cada punt representa combinacions d'espècies i grups funcionals usats en terrenys replicats. Al mig, nombre reals dels grups d'espècies i funcionals 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.

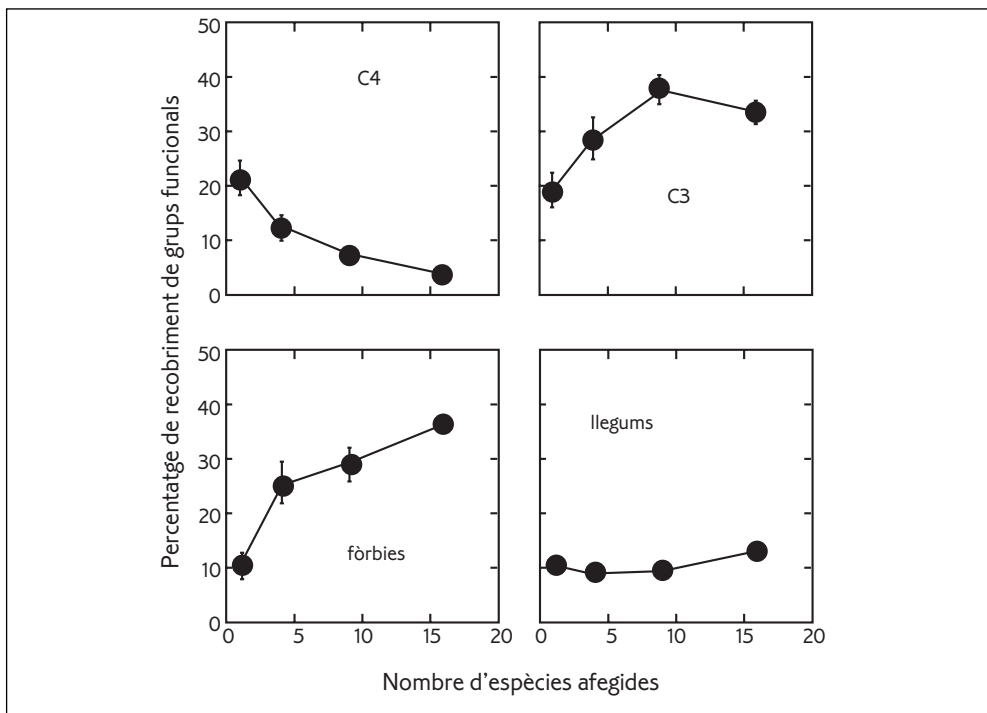


FIGURA 4. Percentatge de recobriment de plantes de grup funcional i espècies. El nombre d'espècies afegides es basa en la designació original del tractament. Es van realitzar càlculs de cobertura percentual l'agost de 1999. Els punts són mitjanes i les barres són una desviació estàndard de la mitjana.

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 BioCO<sub>2</sub>N. 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 <sub>2</sub>	*	ns	**	ns
N	ns	ns	ns	ns
S	*	ns	ns	*
CO <sub>2</sub> *N	ns	ns	ns	ns
CO <sub>2</sub> *S	ns	ns	ns	ns
N*S	ns	ns	ns	ns
CO <sub>2</sub> *N*S <sub>p</sub>	ns	ns	ns	ns

de manifest només algunes respostes al CO<sub>2</sub>, a la riquesa d'espècies de les plantes o a l'addició de N (vegeu la taula 2). En tots els casos, tant el CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> ambiental i les que tenien un alt nivell de CO<sub>2</sub> (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 BioCO<sub>2</sub>N. 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 estimacions de cobertura percentual

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

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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  o N (vegeu la taula 4).

## Discussió

### *Resum dels resultats del BioCO<sub>2</sub>N i diversitat intrafuncional i interfuncional*

Malgrat que aquests resultats del BioCO<sub>2</sub>N 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-

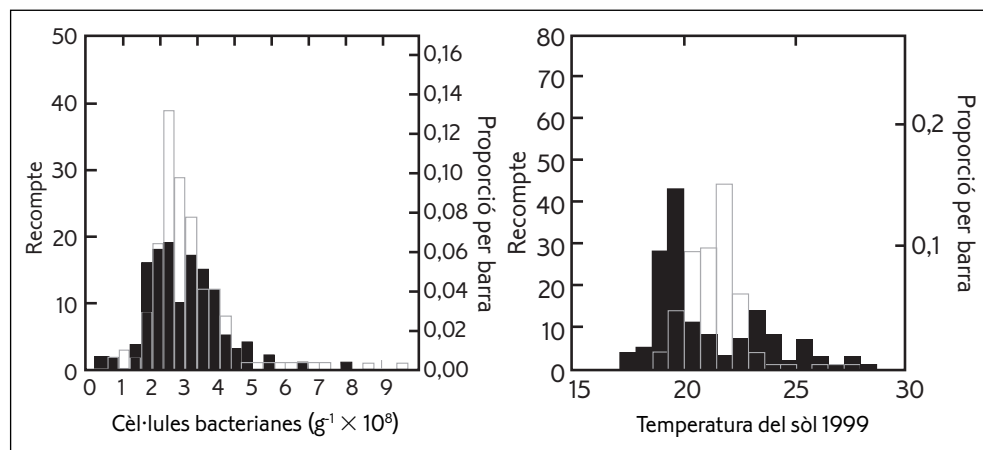
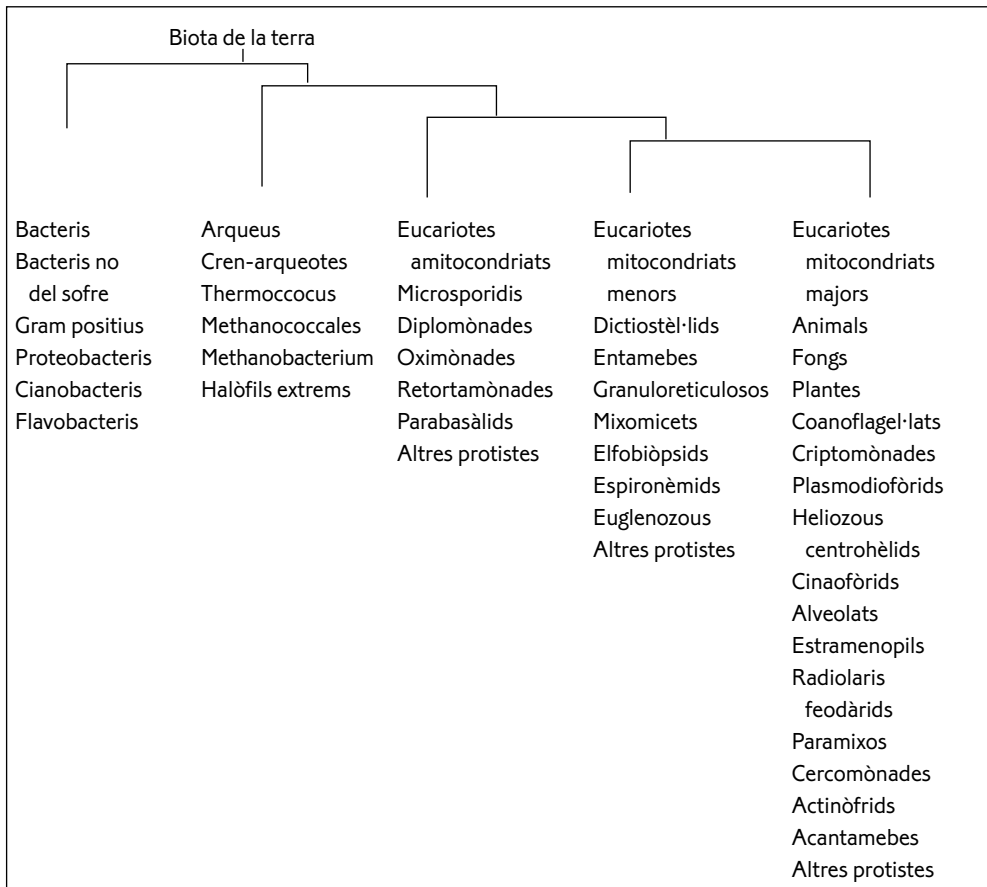


FIGURA 5. Histogrames de freqüència de densitats bacterianes i temperatures del sòl entre 295 parcel·les replicades l'agost de 1999 per a l'experiment BioCO<sub>2</sub>N. Les barres plenes representen parcel·les amb tractament de  $\text{CO}_2$  ambiental mentre que les barres obertes representen rèpliques amb tractament de  $\text{CO}_2$  augmentat.



El BioCO<sub>2</sub>N 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



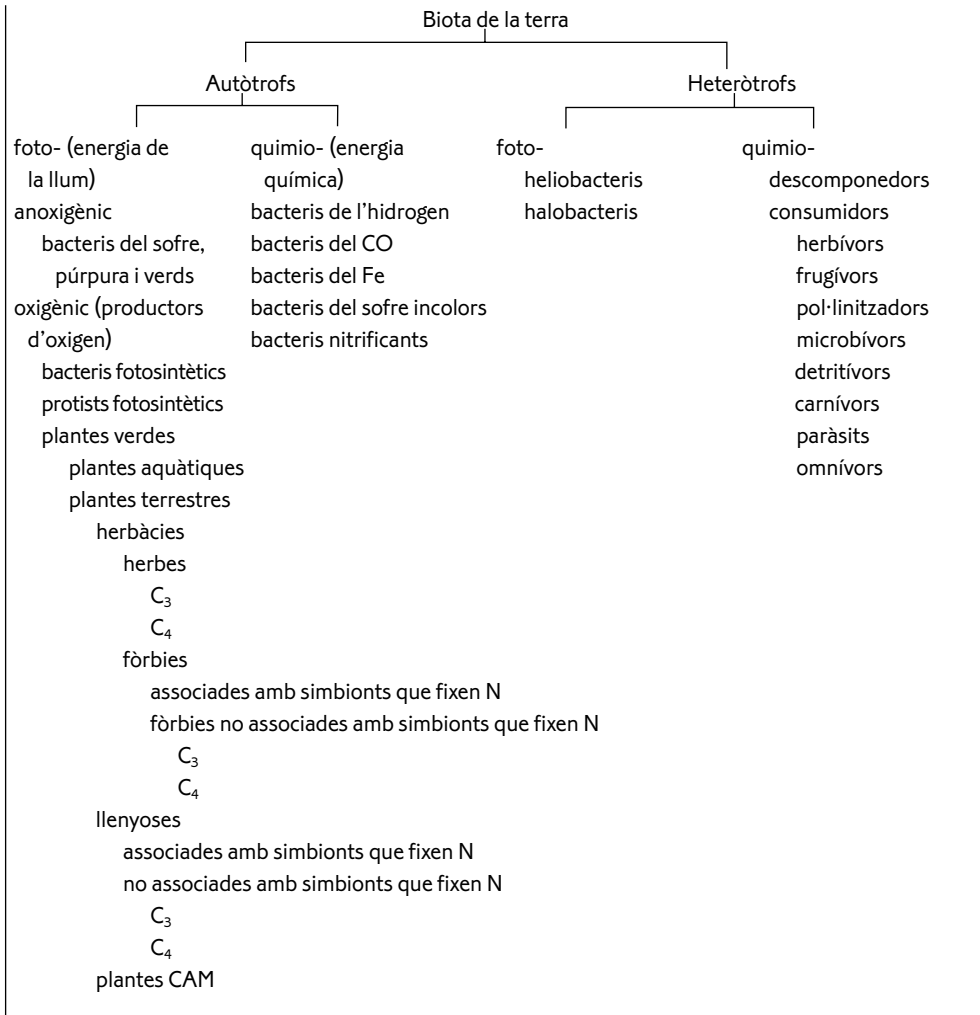


FIGURA 7. Esquemes taxonòmics i de classificació funcional de la biota de la terra. El primer, basat en filogènies actuals, divideix els tàxons en grups principals incloent-hi els tres dominis dels Bacteris, els Arqueus i els Eucariotes (que inclouen eucariotes amitocondriats i eucariotes mitocondriats 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 BioCO<sub>2</sub>N. 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-DANEL, 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 CO<sub>2</sub> 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.

Josep A. Rosselló

Jardí Botànic

Departament de Biologia Vegetal. Universitat de València

La variació genètica és el substrat que possibilita el canvi evolutiu, i aquesta diversitat molecular és la que permet a les poblacions evolucionar en resposta als canvis ambientals, ja siguin les referències clàssiques a l'aparició de noves malalties, el descobriment de nous hostes per als paràsits, la diversificació de nous competidors o depredadors, o els lligats als esdeveniments de la societat industrialitzada com ara l'efecte hivernacle, la reducció de la capa d'ozó o altres resultats de la contaminació. La variabilitat genètica preexistent és crítica per al canvi evolutiu a curt termini ja que s'estima que la freqüència d'aparició de noves mutacions que siguin favorables és força baixa tret que les mides poblacionals siguin realment molt grans. La manca de variabilitat genètica per afrontar aquests canvis ambientals desfavorables ha estat considerada un dels factors més greus, si no més greu, que pot afectar aquelles espècies que viuen restringides en àrees petites i que presenten una mida poblacional excepcionalment reduïda. En conseqüència, conèixer quina és l'estructura genètica dels organismes amenaçats sembla fonamental per aplicar correctament directrius lligades a la conservació (Falk i Holsinger, 1991). La recent implantació del terme «genètica de la conservació» (que té una poc afortunada tendència a deslligar-se del més inclúsiu «biologia de la conservació») i la seva àmplia distribució i utilització reflecteixen el gran nombre de treballs que cada vegada més utilitzen els marcadors moleculars per esbrinar aspectes clau en conservació.

Tot i això, han tengut un ampli ressò els punts de vista oposats que dubten que la diversitat genètica tenguí realment un paper decisiu en la supervivència dels organismes (Lande, 1988; Schemske *et al.*, 1994). Així s'ha suggerit que els estudis ecològics i demogràfics haurien de constituir els objectius que caldria prioritzar per assolir dades decisives en la conservació de plantes rares i amenaçades. Amb independència de quina tasca d'investigació vulgui ser prioritzada (i entenguin *priorització* també en el sentit més prosaic de rebre preferències en el finançament públic de les tasques investigadores), la Unió Internacional per a la Conservació de la Natura (IUCN) ha reconegut que la diversitat genètica és un dels tres nivells de diversitat biològica que cal conservar. Sembla, doncs, fora de discussió que alguns dels principals objectius que s'han d'assolir dins la biologia de la conservació sense menyspreu d'altres aproximacions igualment valuoses són

conèixer: 1) quins són els nivells de variabilitat genètica que es troben als organismes rars i amenaçats, 2) com es troba estructurada aquesta reserva genètica en l'espai i al llarg del temps dins de les espècies, i 3) quines són les estratègies de mostreig més adients per assolir una òptima preservació *ex situ* de la diversitat genètica.

Alguns dels casos més rellevants que de tant en tant se solen incloure en les revisions usuals de la genètica de la conservació inclouen espècies extraeuropees. Qui amb sensibilitat conservacionista no ha rebut informació de les polèmiques (sovint un pèl massa tèrboles) sobre la categoria taxonòmica que hauria de tenir i quines són les directrius que s'haurien d'aplicar a l'emblemàtic llop roig d'Amèrica del Nord, *Canis rufus*? Pels voltants dels anys seixanta ja es pensava que aquest cànid podria extingir-se en poc temps a causa de la indiscriminada exterminació dels depredadors en general i de la destrucció dels hàbitats del llop roig. D'altra banda, se sospitava que el flux gènic existent entre aquesta espècie i els coiots també hauria de contribuir a l'esfumadura del genoma del llop roig i afavorir-ne l'extinció. El Servei Nord-Americà de Pesqueres i Vida Silvestre (USFWS) va decidir capturar els pocs exemplars de llop roig existents a fi d'establir un programa de cria en captivitat per a una eventual reintroducció. Només catorze animals varen ser capturats i, el 1980, l'USFWS va declarar *Canis rufus* com a espècie extinta a la natura. L'aplicació de diverses tècniques moleculars (ADN mitocondrial, microsatèl·lits) a l'estudi de les relacions dels cànids nord-americans ha permès concloure que el llop roig no és un vertebrat relict de qui ha minvat la distribució com a conseqüència de la implacable pressió humana. El que sabem és que el llop roig aparegué en l'arbre de la vida com a conseqüència de l'encreuament entre coiots (*C. latrans*) i llops grisos (*C. lupus*). La data en què es va produir aquesta hibridació ha estat recentment estimada utilitzant microsatèl·lits, els quals suggereixen que el flux gènic entre les espècies progenitores es va iniciar al llarg dels darrers dotze mil vuit-cents anys, i molt probablement no gaire més tard de fa dos mil cinc-cents anys.

Dins del món vegetal, dos exemples ens han il·lustrat sobre l'aparent dificultat de trobar correlacions entre la diversitat genètica i alguns paràmetres ecològics i demogràfics. Així, el pi roig d'Amèrica del Nord, *Pinus resinosa*, vicariant del pi roig europeu (*P. sylvestris*) ens mostra el paradigma d'una planta relativament estesa que presenta uns nivells extraordinàriament reduïts de polimorfisme genètic, característica més aviat lligada als organismes estenòcors. Ni els treballs que han emprat proteïnes enzimàtiques (que no han trobat cap polimorfisme) ni els altament variables marcadors RAPD han pogut documentar altra cosa que el fet que l'espècie es troba genèticament depauperada. Això sembla que es deu a repetits colls d'ampolla genètics (i poblacionals) que patí l'espècie fa uns vint-i-set milions d'anys, data assumida de la cladogènesi en què divergiren els dos pins roigs vicariants.

Un altre cas més ortodox, pel que fa a les prediccions teòriques, és l'estirp illenca *Lactoris fernandeziana*. Aquesta espècie és un relict evolutiu que pertany a la família de les lactoridaes, que compta amb un únic gènere i una única espècie, que sovint s'ha considerat com a integrant d'un sol ordre lactorida i del qual sobreviuen comptades poblacions dels boscos nebulosos de les illes de Juan Fernández a l'hemisferi sud (les també anomenades illes de Robinson Crusoe pels anglosaxons). Alguns aspectes importants relacionats amb *Lactoris*, a part de la seva raresa, són

els trencaclosques fitogeogràfics i evolutius que l'envolten. La seva morfologia floral (sis estams i tres carpels gairebé lliures, més aviat típics de monocotiledònies) suggereix que pertany a una antiga estirp. Tot i això, les illes de Juan Fernández, d'origen volcànic, tenen una edat estimada de quatre milions d'anys com a límit superior, la qual cosa no concorda amb l'edat que s'infereix (uns cent milions d'anys com a mínim a partir de la seva morfologia). Fa poc més d'una dotzena d'anys es varen reconèixer els característics grans de pol·len de *Lactoris* (tètrades) als sediments provinents de sondejos marins efectuats prop de les costes occidentals d'Àfrica. La troballa suggeria que *Lactoris* devia haver estat, durant un temps, més àmpliament difós a l'hemisferi sud, probablement quan els continents australs estaven units formant Gondwana. Al llarg dels anys, la família esdevingué més restringida pel que fa a la seva distribució i finalment arribà a les illes de Juan Fernández (o potser fóra millor dir en aquest cas de Robinson Crusoe?) dins els darrers quatre milions d'anys, on perviu testimonialment amb menys de cinc-cents individus coneguts. L'espècie és ginomonoica i protogina i no ofereix recompenses als pol·linitzadors; de fet, se sospita que és una espècie anemòfila, si bé és autocompatible. *Lactoris* forma part de la cinquantesena de plantes vasculares de què es coneix que no presenten polimorfisme enzimàtic. Tot i això s'han mesurat unes taxes baixes de diversitat gènica utilitzant tècniques de *fingerprinting* (RAPD) i de restricció de l'ADN ribosòmic nuclear. Aquestes dades, que impliquen una molt baixa diversitat genètica, suggereixen autopol·linització i impliquen una dispersió molt limitada del pol·len pel vent. Les dimensions reduïdes de l'illa on viu, la baixa mida poblacional i la disposició penjant de les flors han permès la pervivència d'un sistema reproductiu autògam (geitonògam) amb una gran producció de llavors, però amb una notable depauperació genètica. De fet, és factible que aquesta espècie presenti una certa depressió per autogàmia (*inbreeding depression*) pel que fa a la germinació de les llavors i al vigor de les plàntules, ja que *Lactoris* és molt difícil de conrear.

En aquesta xerrada intentarem esbrinar què és el que coneixem (i què és el que podem conèixer) sobre la diversitat genètica de les espècies rares i amenaçades utilitzant models d'un entorn biogeogràfic més proper: la Mediterrània occidental. A causa de les constriccions que ens imposa el temps de què disposam i de la competència de qui us parla en altres grups taxonòmics, ens centrarem en un grup d'organismes, les plantes vasculares, del qual es disposa de prou estudis acumulats arreu del món per tal de fer més profitoses les comparacions que se'n puguin establir. Malgrat que és un dels punts calents de biodiversitat i endemicitat de la zona temperada i que presenta un gran nombre d'espècies en risc d'extinció, relativament poc coneixen sobre el grau de diferenciació genètica present a les estirps mediterrànies les administracions encarregades de vetllar per la seva conservació i de dissenyar òptims plans de recuperació.

### Quin grau de coneixença hem assolit?

De les estimades vint-i-quatre mil espècies de plantes nadiues que creixen a la Mediterrània, un 38 % (unes deu mil vuit-centes) són tàxons endèmics d'àrea molt reduïda. Malgrat que la taxa

d'extinció inferida (un 1,1 %) és de les més baixes entre les flors mediterrànies d'arreu del món, aproximadament unes quatre mil cinc-cents espècies (al voltant del 15 %) es troben amenaçades. En contrast, menys de cinquanta espècies han estat investigades per tal de conèixer-ne la diversitat genètica en el pla geogràfic o poblacional, i quaranta d'aquests tàxons corresponen a endemismes de la Mediterrània occidental. Les escrofulariàcies (6), asteràcies (6), fabàcies (5), plumbaginàcies (5) i poàcies (5) són els grups taxonòmics estudiats més ben representats i contrasten amb l'escassa informació que es disposa de les llabiades, les brassicàcies o els pteridòfits endèmics, per anomenar alguns dels grups que més han *especiat* a la regió que ens ocupa. Disposem de dades genètiques per a plantes que es troben extingides en estat natural (*Lysimachia minoricensis*), per a endemismes coneguts de molt poques localitats (*Centaurea maculosa*) fins a plantes més àmpliament difoses (*Marsilea strigosa*), per a plantes anuals (*Silene diclinis*) i per a perennes de cicle de vida llarg (*Quercus ilex*) i per a espècies amb reproducció apomíctica (*Limonium sp. pl.*) i sexual (*Cyclamen sp. pl.*). Sembla que no hi ha cap característica biològica que lligui el que coneixem d'aquestes espècies llevat de la seva raresa i/o del grau d'amenaça que pateixen. Tot i que la major part d'aquest coneixement de la diversitat genètica d'aquests endemismes ha estat adquirit en la darrera dècada, cal destacar que la tècnica experimental majoritàriament emprada és l'electroforesi d'isoenzims. De fet, l'estudi molecular de vint-i-nou de les quaranta espècies (72,5 %) ha estat realitzat amb un sol tipus de tècniques analítiques, de les quals vint-i-una (52,5 %) corresponen a dades isoenzimàtiques. Per concloure, sols nou espècies han estat analitzades amb més d'una eina molecular i, per sorprenent que pugui semblar en una etapa marcada per la facilitat per obtenir dades genòmiques, sols tenim constància en cinc d'aquestes d'alguna seqüència de l'ADN nuclear (separadors transcrits de l'ADN ribosomal) i cloroplàstic (introns i separadors no transcrits) obtinguda per resoldre aspectes relacionats amb la diferenciació poblacional.

Aquesta perseverança per obtenir dades sobre l'estructura genètica dels organismes rars utilitzant aproximacions moleculars indirectes, com són les proteïnes que no permeten reconèixer amb certesa quina és la causa responsable del canvi genètic, sembla certament digna de comentar. I més quan molts dels coneixements que tenim sobre la diversitat genètica dels éssers vius es basen en dades obtingudes a partir dels isoenzims. Ja fa més de trenta anys dels treballs pioners de Harris, Lewontin i Hubby que posaren de manifest que el genotip dels éssers vius (utilitzant *Drosophila* i l'espècie humana) podria ser inferit a partir de la diferent mobilitat de les bandes obtingudes als gels de midó sota la influència d'un camp elèctric i tenyides amb substrats i cofactors enzimàtics específics. La popularitat guanyada per aquesta tècnica, deguda fonamentalment a la seva senzillesa i rapidesa i al seu baix cost, no ha pogut obviar algunes qüestions fonamentals: 1) presenta un relatiu baix nivell de resolució ja que detecta una mínima part de la variabilitat genètica present als organismes (sols aquella que impliqui un canvi en la càrrega elèctrica neta de la proteïna); 2) les diferències en els patrons electroforètics poden ser degudes a diferències no en les seqüències codificants de l'ADN, sinó en la modificació posttranscripcional de les proteïnes; 3) la diferent selecció dels enzims que s'utilitzen en les anàlisis electroforètiques pot esbiaixar els descriptors regularment utilitzats com a mesures de la diversitat genètica.



Un dels casos que permet il·lustrar aquest aspecte ens el proporciona l'estudi isoenzimàtic d'un endemisme ibèric d'àrea extremament restringida, *Antirrhinum microphyllum*. Aquesta és una espècie rupícola que viu a quatre localitats properes a la delimitació de les províncies de Conca i Guadalajara. L'any passat, dos equips independents estudiaren la diversitat genètica present a l'espècie utilitzant l'electroforesi d'isoenzims resolts en gels de midó. Tres de les quatre poblacions utilitzades per ambdós grups foren les mateixes. Únicament la selecció dels sistemes enzimàtics assajats fou diferent (AAT, ACO, IDH, 6PGD, PGI, PGM, SKD i TPI en un equip; ADH, AAT, CAT, DDH, PGM, GPI, IDH, PGD, LAP, PER i SOD en l'altre). Els resultats obtinguts ens mostren conclusions contradictòries pel que fa a les directrius conservacionistes que caldria extreure'n. Així, la major diversitat genètica estimada pel nombre de loci polimòrfics (P), la riquesa al·lèlica (A) i l'heterozigositat esperada (He) correspon a la localitat de Buendía segons el primer grup d'investigadors. Probablement aquesta població no seria recomanada per a una prioritització en la conservació pels components del segon equip, ja que es correspon exactament a la que presenta els descriptors de diversitat genètica més baixos.

	P		A		He	
Bolarque	46,2	83,3	2,1	2,5	0,202	0,146
Buendía	46,2	83,3	2,2	2,5	0,216	0,358
Entrepeñas	38,5	83,3	1,9	2,8	0,188	0,470

A més, l'estima del flux gènic entre les poblacions, calculat a partir del nombre de migrants per generació, va d'1,7 a 9,4 depenent del treball considerat. Si prenem el darrer valor, aquest flux és suficient per contrarestar l'efecte de la deriva genètica, en tant que, si fem cas de l'estima més baixa, no podem excloure que la diferenciació entre les poblacions pugui ser deguda a la deriva genètica.

Com poden explicar-se aquestes discrepàncies? Aquests resultats probablement posen de manifest que les diferents proteïnes enzimàtiques mostren desiguals nivells mitjans d'heterozigositat. Nombrosos estudis han intentat relacionar aquesta variació amb propietats estructurals o catalítiques dels enzims, com per exemple el nombre de subunitats, el pes molecular de la subunitat, el tipus de substrat sobre el qual actua, i la funció reguladora. A més, es va provar la hipòtesi que els isoenzims mitocondrials són menys variables que les corresponents formes citoplasmàtiques. L'heterozigositat mitjana analitzada en quatre sistemes enzimàtics amb formes citosòliques i mitocondrials a vertebrats posà de manifest una diferència considerable en aquest descriptor genètic, amb la qual cosa es confirmava que els isoenzims organulars presentaven un 50 % menys d'heterozigositat que els observats per als isoenzims citoplasmàtics. Manquen dades per afirmar si passa el mateix amb els isoenzims cloroplàstics. Si fos així, un dels aspectes que no ha fet sang en la genètica de la conservació, com és la manca de criteris per a l'elecció dels isoenzims que cal assajar a l'hora d'establir la diversitat genètica dels individus, hauria de ser reconsiderat. Aquest no és un aspecte menor en conservació. Gràcies a les regulars recopilacions efec-

tuades per Hamrick i el seus col·laboradors sobre els estudis de diversitat genètica a les plantes vasculares s'han trobat algunes correlacions significatives entre els nivells de variabilitat gènica i alguns paràmetres taxonòmics, biològics i ecològics. Això ha conduït a establir una sèrie de prediccions que poden permetre inferir quins poden ser els nivells esperables de variabilitat genètica en espècies de les quals es coneix el cicle vital, el sistema reproductiu, el tipus de reproducció, el mecanisme de pol·linització, el tipus de dispersió de llavors o fruits, el rang geogràfic, així com la mida, densitat i estructura espacial de les poblacions. Clarament, aquestes associacions entre les característiques dels organismes i la diversitat genètica en el pla específic i poblacional poden tenir conseqüències d'utilitat per a la biologia de la conservació, ja que poden permetre desenvolupar estratègies bàsiques per a la conservació de la diversitat genètica.

Si es té present, a més, que la variació genètica està relacionada amb la mida poblacional, es preveu que dins de les espècies la diversitat genètica estarà positivament correlacionada amb els efectius poblacionals; que les espècies d'àrea restringida tendran menys diversitat que aquelles més àmpliament distribuïdes; que les poblacions insulars amb reproducció sexual tendran com a mitjana menys variabilitat que les poblacions continentals, i que els endemismes que viuen a les illes tenen una reducció en la reserva (*pool*) gènica en comparança amb els congèneres no endèmics que viuen als continents. Així, les espècies endèmiques tenen un nombre significativament menor de loci polimòrfics, menor nombre d'al·lels per locus polimòrfic i menor diversitat genètica intrapoblacional que les espècies més àmpliament difoses. Tot i això, no hi ha dubte que aquestes generalitzacions estan subjectes a error, ja que les anàlisis de Hamrick i col·laboradors no permeten explicar més enllà d'un 50 % de l'heterogeneïtat en la diversitat genètica interespecífica. Sense el coneixement de la història evolutiva de cada espècie en particular qualsevol predicció estarà subjecta a error. A continuació analitzarem alguns casos concrets d'endemismes de la Mediterrània occidental que posen de manifest aquestes dificultats:

—*Cyclamen balearicum*. Poblacions restringides al sud de França i a les Balears. Les poblacions insulars presenten menys variabilitat que les continentals pel que fa a tres descriptors genètics. Però les mides poblacionals de les poblacions insulars són molt més grans que les de França.

—*Limonium dufourii*. Espècie de reproducció apomíctica que malviu a quatre poblacions costaneres del litoral mediterrani. Presenta reproducció apomíctica, pol·len majoritàriament avortat, un nombre senar de cromosomes ( $2n = 27$ ) i un sol tipus de combinació pol·len/estigma (autoincompatible). Marcadors RAPD i AFLP han posat de manifest una notable diversitat intrapoblacional en una localitat. Les dades són excepcionals ja que contrasten amb altres resultats obtinguts en altres espècies.

—*Armeria villosa* subsp. *longiaristata*. Endemisme ibèric que presenta un mecanisme d'autoincompatibilitat heteromòrfica i una àrea prou reduïda. Les anàlisis filogenètiques posen de manifest una aparent polifília de l'espècie causada per un flux gènic interespecífic intensiu, la qual cosa fa que el tàxon presenti una notable diversitat genètica i actuï com una vertadera compilo-espècie.

## Quines directrius hem d'aplicar per preservar el màxim de variabilitat genètica?

Molt pocs són els treballs en què, un cop analitzada la diversitat genètica d'espècies rares o amenaçades, es presenten recomanacions concretes per a una òptima conservació *ex situ* d'aquesta. En aquells casos en què sí que ho fan hi ha una disparitat de criteris notable. En concret, s'ha proposat que s'ha de donar prioritat a la gestió de la conservació a aquelles poblacions dins de l'espècie que presentin els valors més baixos de diversitat genètica (*Digitalis minor*). En contrast amb això, altres autors suggereixen la prospecció d'aquelles poblacions que continguin el màxim de diversitat, estimada pel major nombre d'al·lels i per la taxa més elevada d'heterozigositat. Finalment, s'ha suggerit que simultàniament a l'establiment de programes de conservació per a les espècies rares s'hauria d'incloure una mostra gran de poblacions de tàxons relacionats que presentin diferents hàbitats i distribucions geogràfiques. Cap d'aquestes propostes no considera un enfocament filogenètic d'allò que hauria d'ésser conservat. Conservar riquesa al·lèlica sense conèixer quina d'aquesta diversitat correspon a estats de caràcters derivats (o apomòrfics) i quina pertany als estats de caràcters primitius (o plesiomòrfics) pot dur a errònies estratègies de mostreig en què siguin prioritzades poblacions que presentin un major nombre de caràcters primitius en absència de comparances filogenètiques. L'aplicació de conceptes com unitats de gestió (MU: grups de poblacions que difereixen en freqüències al·lèliques) i unitats singulars evolutives (ESU: grups de poblacions derivades de diferent avantpassats comuns) poden tenir una gran aplicabilitat dins del món vegetal.

## Referències bibliogràfiques

- AFFRE, L.; THOMPSON, J. D. (1997). «Variation in the population genetic structure of two *Cyclamen* species on the island of Corsica». *Heredity*, núm. 78, p. 205-214.
- AFFRE, L.; THOMPSON, J. D.; DEBUSSCHE, M. (1997). «Genetic structure and island populations of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* (Primulaceae)». *American Journal of Botany*, núm. 84, p. 437-451.
- AINOUCHE, M.; MISSET, M. T.; HUON, A. (1995). «Genetic diversity in Mediterranean diploid and tetraploid *Bromus* L. (section *Bromus* Sm.) populations». *Genome*, núm. 38, p. 879-888.
- AVISE, J. C.; HAMRICK, J. L. (1996). *Conservation genetics: Case histories from nature*. Nova York: Chapman & Hall.
- BONNIN, I.; HUGUET, T.; GHERARDI, M.; PROSPERI, J. M.; OLIVIERI, I. (1996). «High level of polymorphism and spatial structure in a selfing plant species, *Medicago truncatula* (Leguminosae), shown using RAPD markers». *American Journal of Botany*, núm. 83, p. 843-855.
- BOSCH, M.; SIMON, J.; MOLERO, J.; BLANCHÉ, C. (1998). «Reproductive biology, genetic variation and conservation of the rare endemic diploid *Delphinium bolosii* (Ranunculaceae)». *Biological Conservation*, núm. 86, p. 57-66.

- CALERO, C.; IBÁÑEZ, O.; MAYOL, M.; ROSSELLÓ, J. A. (1999). «Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers detect a single phenotype in *Lysimachia minoricensis* J. J. Rodr. (Primulaceae), a wild extinct plant». *Molecular Ecology*, núm. 8, p. 2133-2136.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J.; PEDROLA-MONFORT, J. (1997). «Space-time patterns of genetic structure within a stand of *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Colchicaceae)». *Heredity*, núm. 79, p. 341-349.
- COLAS, B.; OLIVIERI, I.; RIBA, M. (1997). «*Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: a demographic and genetic study». *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, núm. 94, p. 3471-3476.
- COMES, H. P.; ABBOT, R. J. (1998). «The relative importance of historical events and gene flow on the population structure of a Mediterranean ragwort, *Senecio gallicus*». *Evolution*, núm. 52, p. 355-367.
- (2000). «Random amplified polymorphic DNA (RAPD) and quantitative trait analyses across a major phylogeographic break in the Mediterranean ragwort *Senecio gallicus* Vill. (Asteraceae)». *Molecular Ecology*, núm. 9, p. 61-76.
- COSTICH, D. E.; MEAGHER, T. R. (1992). «Genetic variation in *Ecballium elterium* (Cucurbitaceae): breeding system and geographic distribution». *Journal of Evolutionary Biology*, núm. 5, p. 589-601.
- EL MOUSADIK, A.; PETIT, R. J. (1996a). «High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco». *Theoretical and Applied Genetics*, núm. 92, p. 832-839.
- (1996b). «Chloroplast DNA phylogeography of the argan tree of Morocco». *Molecular Ecology*, núm. 5, p. 547-555.
- FALK, D. A.; HOLSINGER, K. E. (1991). *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford: Oxford University Press.
- FRÉVILLE, H.; COLAS, B.; RONFORT, J.; RIBA, M.; OLIVIERI, I. (1998). «Predicting endemism from population structure of a widespread species: case study in *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae)». *Conservation Biology*, núm. 12, p. 1269-1278.
- GONZÁLEZ-CANDELAS, F.; MONTOLÍO, A. (2000). «Genetic differentiation and structure of *Hippocrepis valentina* (Leguminosae) populations». *The Journal of Heredity*, núm. 91, p. 134-141.
- HURTREZ-BOUSSÈS, S. (1996). «Genetic differentiation among natural populations of the rare Corsican endemic *Brassica insularis* Moris: implications for conservation guidelines». *Biological Conservation*, núm. 76, p. 25-30.
- IBÁÑEZ, O.; CALERO, C.; MAYOL, M.; ROSSELLÓ, J. A. (1999). «Isozyme uniformity in a wild extinct insular plant, *Lysimachia minoricensis* J. J. Rodr. (Primulaceae)». *Molecular Ecology*, núm. 8, p. 813-819.
- LANDE, R. (1988). «Genetic and demography in biological conservation». *Science*, núm. 241, p. 1455-1460.

- MARTÍN, C.; GONZÁLEZ-BENITO, M. E.; IRIONDO, J. M. (1997). «Genetic diversity within and among populations of a threatened species: *Erodium paularense* Fern. Gonz. & Izco». *Molecular Ecology*, núm. 6, p. 813-820.
- MATEU-ANDRÉS, I. (1999). «Allozymic variation and divergence in three species of *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae-Antirrhinae)». *Botanical Journal of the Linnean Society*, núm. 131, p. 187-199.
- MAYOL, M.; ROSSELLÓ, J. A. (2000). «Isozyme and RAPD variation in *Silene pardoii*. [Presentat a *Molecular Ecology*]
- MICHAUD, H.; TOUMI, L.; LUMARET, R.; LI, T. X.; ROMANE, F.; DI GUISTO, F. (1995). «Effect of geographical discontinuity on genetic variation in *Quercus ilex* L. (holm oak): evidence from enzyme polymorphism». *Heredity*, núm. 74, p. 590-606.
- NEBAUER, S. G.; CASTILLO-AGUDO, L.; SEGURA, J. (1999). «RAPD variation within and among natural populations of outcrossing willow-leaved foxglove (*Digitalis obscura* L.)». *Theoretical and Applied Genetics*, núm. 98, p. 985-994.
- PALACIOS, C.; GONZÁLEZ-CANDELAS, F. (1997a). «Lack of genetic variability in the rare and endangered *Limonium cavanillesii* (Plumbaginaceae) using RAPD markers». *Molecular Ecology*, núm. 6, p. 671-675.
- (1997b). «Analysis of population genetic structure and variability using RAPD markers in the endemic and endangered *Limonium dufourii* (Plumbaginaceae)». *Molecular Ecology*, núm. 6, p. 1107-1121.
- (2000). «AFLP analysis of the critically endangered *Limonium cavanillesii* (Plumbaginaceae)». *The Journal of Heredity*, núm. 90, p. 485-489.
- PALACIOS, C.; KRESOVICH, S.; GONZÁLEZ-CANDELAS, F. (1999). «A population genetic study of the endangered plant species *Limonium dufourii* (Plumbaginaceae) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP)». *Molecular Ecology*, núm. 8, p. 645-657.
- PALACIOS, C.; ROSSELLÓ, J. A.; GONZÁLEZ-CANDELAS, F. (2000). «Study of the evolutionary relationships among *Limonium* species (Plumbaginaceae) using nuclear and cytoplasmic molecular markers». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, núm. 14, p. 232-249.
- PEDROLA-MONFORT, J.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (1994). «Allozymic and morphological relationships among *Androcymbium gramineum*, *A. europaeum*, and *A. psammophilum* (Colchicaceae)». *Plant Systematics and Evolution*, núm. 191, p. 111-126.
- PEDROLA-MONFORT, J.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (1995). «Genetic structure and spatial distribution of a narrow endemic plant: *Androcymbium europaeum* (Lange) K. Richter (Colchicaceae)». *Botánica Macaronésica*, núm. 21, p. 85-94.
- PEDROLA-MONFORT, J.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (1996). «Allozyme diversity and morphological variation in the *Androcymbium gramineum* complex (Colchicaceae)». *Plant Systematics and Evolution*, núm. 201, p. 149-162.
- PRENTICE, H. C. (1984). «Enzyme polymorphism, morphometric variation and population structure in a restricted endemic, *Silene diclinis* (Caryophyllaceae)». *Biological Journal of the Linnean Society*, núm. 22, p. 125-143.

- REICH, D. E.; WAYNE, R. K.; GOLDSTEIN, D. B. (1999). «Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves». *Molecular Ecology*, núm. 8, p. 139-144.
- ROY, M. S.; GEFFEN, E.; SMITH, D.; OSTRANDER, E. A.; WAYNE, R. K. (1994). «Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci». *Molecular Biology and Evolution*, núm. 11, p. 553-570.
- SALES, E.; NEBAUER, S. G.; MUS, M.; SEGURA, J. (2000). «Population genetic study in the Balearic endemic plant species *Digitalis minor* using RAPD markers». [Presentat a *Molecular Ecology*]
- SCHEMSKE, D. W.; HUSBAND, B. C.; RUCKELSHAUS, M. H.; GOODWILLIE, C.; PARKER, I. M.; BISHOP, J. G. (1994). «Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants». *Ecology*, núm. 75, p. 584-606.
- TARAYRE, M.; THOMPSON, J. D. (1997). «The population genetic structure of the gynodioecious *Thymus vulgaris* (Labiatae) in southern France». *Journal of Evolutionary Biology*, núm. 10, p. 157-174.
- TARAYRE, M.; SAUMITOU-LAPRADE, P.; CUGUEN, J.; COUVET, D.; THOMPSON, J. D. (1997). «The spatial genetic structure of cytoplasmic (cpDNA) and nuclear (allozyme) markers within and among populations of the gynodioecious *Thymus vulgaris* (Labiatae) in southern France». *American Journal of Botany*, núm. 84, p. 1675-1684.
- THOMPSON, J. D. (1999). «Population differentiation in mediterranean plants: insights into colonization history and the evolution and conservation of endemic species». *Heredity*, núm. 82, p. 229-236.
- TORRES, M. E. (1999). *Estudios de autoecología, biología reproductiva y estructura genética de *Antirrhinum microphyllum* Rothm. (Scrophulariaceae). Evaluación de su estado de conservación.* [Madrid:] Universidad Politécnica de Madrid. [Tesi doctoral]
- TROIA, A.; CONTE, L.; CRISTOFOLINI, G. (1997). «Isolation and biodiversity in *Cytisus villosus* Pourret (Fabaceae, Genisteae): enzyme polymorphism in disjunct populations». *Plant Biosystems*, núm. 131, p. 93-101.
- VILA, C.; AMORIM, I. R.; LEONARD, J. A.; POSADA, D.; CASTROVIEJO, J.; PETRUCCI-FONSECA, F.; CRANDALL, K. A.; ELLEGREN, H.; WAYNE, R. K. (1999). «Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*». *Molecular Ecology*, núm. 8, p. 2089-2103.
- VITALIS, R.; COLAS, B.; RIBA, M.; OLIVIERI, I. (1998). «*Marsilea strigosa* Willd.: statut génétique et démographique d'une espèce menacée». *Ecologia Mediterranea*, núm. 24, p. 145-157.

## Introducció

Un fenomen habitual al llarg de les últimes dècades ha estat la proliferació de convenis internacionals, que sovint són l'origen d'organismes i institucions d'àmbit internacional responsables de la conservació de la vida salvatge i els recursos naturals. En general, aquestes organitzacions elaboren recomanacions i aconsellen els governs, però també desenvolupen un paper més decisiu perquè, de fet, poden forçar els estats a actuar en un determinat sentit. Aquest fet modela un nou escenari en el qual intervenen altres actors (els mitjans de comunicació, les ONG, els grups de pressió, etc.). Alguns convenis internacionals es dediquen efectivament a la conservació; d'altres són menys efectius, però continuen encara vigents. Això no obstant, són els governs els que, en línies generals, decideixen impulsar aquests convenis internacionals per mitjà d'iniciatives i propostes, i també amb suport i finançament, tot i que no s'hi acostumen a involucrar fins que no reben la pressió dels mitjans de comunicació, els grups ecologistes o l'opinió pública.

## De la ciència a l'acció política internacional

Històricament, el començament del moviment conservacionista es remunta als científics investigadors o a aficionats entusiastes, que es passaven hores al camp, en contacte amb els animals, les plantes i els ecosistemes. Per això van ser ells els primers a adonar-se dels canvis que tot l'entorn estava experimentant. Ens referim als anys seixanta, l'època dels primers deterioraments en massa, l'època de la proliferació de l'ús de productes químics, i l'època també de transformacions i canvis substancials en l'ús de la terra en àrees extenses. Tant científics com aficionats van percebre aquells canvis i es van adonar de la seva incidència en l'hàbitat natural. Les extincions locals o la destrucció total de zones senceres, abundantment poblades de vida salvatge en el passat, els van fer veure la necessitat d'actuar.

Malgrat aquests nous escenaris, alguns investigadors van continuar desenvolupant el seu treball. Al cap i a la fi, l'observació de la resposta natural als canvis i l'adaptació de les plantes i els animals a les noves condicions pot ser igualment fascinant. I fins i tot igual d'interessant, des d'una òptica purament antropològica. Però, afortunadament, es donaren a conèixer nombroses mostres de destrucció que aviat van donar la volta al món. Arreu del «món occidental» es vivia un clima d'inseguretat social i política. La preocupació pel medi ambient va esdevenir un dels *leitmotiv* de l'activisme.

Es va alertar l'opinió pública amb la idea que els canvis mediambientals que estaven succeint podrien, en última instància, afectar la salut de l'espècie humana. Els mitjans de comunicació hi van intervenir i va prendre forma la convicció generalitzada que els éssers humans acabarien destruint totes les formes de vida, el planeta i a ells mateixos. Havia arribat l'hora que els agents socials prenguessin mesures. Els governants i els partits polítics van decidir que havia arribat el moment de proposar les primeres solucions.

Es tractava d'una situació global, d'un problema universal, que requeria, en conseqüència, d'una acció internacional. El món seguia dividit en dos blocs, però això no va suposar cap obstacle per a la celebració de les primeres reunions internacionals sobre temes mediambientals. L'Organització de les Nacions Unides s'hi havia implicat i s'havia posat al capdavant. Buscaria les recomanacions dels científics i suport tècnic i elaboraria propostes que assenyalessin als governs la direcció que calia prendre. Les Nacions Unides era l'únic organisme dotat d'una autoritat superior i cap país no podia imposar-la a un altre. Alhora, es va presentar davant l'opinió pública com una institució neutral, justa i respectable.

Per als països també va ser beneficiós que les Nacions Unides prenguessin la iniciativa. Si la seva aprovació hagués estat exclusivament nacional, les mesures que calia adoptar podrien haver-se considerat un impediment per al desenvolupament nacional, o un atemptat a les pràctiques tradicionals. En canvi, que una organització internacional prengués cura de la vida en el planeta va suposar l'existència d'un agent aglutinador perfecte per a accions que calia aplicar localment. Una organització internacional superior dictaria als governs què calia fer, i sovint els podria dotar dels experts i els mitjans, o fins i tot dels fons, que en permetessin l'aplicació. D'altra banda, els estats rics i poderosos se sentirien alliberats, perquè serien ells els encarregats de proporcionar aquests experts, els mitjans i els fons per tal que altres països, amb un grau de desenvolupament menor, acomplissin les disposicions de l'organització internacional.

Els paràgrafs anteriors constitueixen un resum molt simple dels esdeveniments que van conduir, durant els anys setanta, a la conclusió d'una sèrie de convenis internacionals sobre medi ambient i conservació de la natura. Va ser mitjançant aquesta combinació d'esdeveniments que els governs nacionals es van avenir a debatre polítiques en els fòrums internacionals més amplis. I no tan sols això: deixant de banda el tradicional recurs a la sobirania pel que fa a assumptes interns, es van comprometre a complir els acords convinguts en aquelles reunions i a posar-los en pràctica dins les seves fronteres.



## Trenta anys de tractats internacionals sobre el medi ambient i la conservació de la natura

La celebració a Estocolm, el juny de 1972, de la Conferència de les Nacions Unides sobre el Medi Ambient va marcar un moment decisiu en el procés de compromís creixent de la comunitat internacional en els assumptes relatius al medi ambient. Gràcies a les seves decisions i a les recomanacions que se'n derivaren, la Conferència va donar pas a la constitució del Programa de les Nacions Unides per al Medi Ambient (PNUMA) i va impulsar i donar suport a una sèrie de tractats internacionals sobre determinats sectors que aleshores estaven més necessitats d'una acció urgent, en concret el comerç internacional, els animals migratoris, la contaminació i l'entorn marí. Com a resultat d'aquest esforç, l'any 1973 es va adoptar el Conveni de Washington sobre Comerç Internacional d'Espècies Amenaçades de la Flora i la Fauna Silvestres (CITES) i el 1979 va néixer el Conveni de Bonn sobre Espècies Migratòries d'Animals Salvatges (CMS).

Aleshores ja actuaven i tenien un paper actiu tot un conjunt d'organitzacions internacionals, com ara la Unió Internacional per la Conservació de la Natura (UICN, actualment anomenada Unió Mundial per a la Conservació). Gràcies a la seva activitat i a la de l'Oficina Internacional per a l'Estudi de les Aus Aquàtiques i de les Zones Humides (IWRB, avui dia Fundació per a Aus de Caça i Zones Humides), el 1971 es va concloure el Conveni Ramsar sobre Zones Humides. Igualment actius eren el Fons Mundial per la Vida Salvatge (WWF, actualment Fons Mundial per a la Natura) i el Consell Internacional per a la Conservació de les Aus (ICBP, avui anomenat BirdLife International), per citar-ne alguns dels més rellevants. A Europa, el Conveni de Berna relatiu a la Conservació de la Vida Salvatge i el Medi Natural a Europa (una iniciativa del Consell de Seguretat) i la Directiva del Consell 79/409/CEE sobre conservació d'aus silvestres (la Directiva sobre aus de la CEE) es van adoptar el 1979, i aviat van esdevenir unes eines de conservació decisives per a la regió.

Així doncs, tot va començar entre els anys setanta i principis dels vuitanta, quan es van posar en marxa una sèrie de convenis internacionals consagrats a la conservació i l'ús sostenible de les espècies de la fauna i la flora silvestres, així com dels hàbitats on viuen. Els governs nacionals, en especial els del «món occidental», aviat van mostrar signes de suport a les noves iniciatives i ràpidament van adaptar la legislació nacional a una sèrie de normes bàsiques (prohibicions, majoritàriament) que els diversos convenis els recomanaven adoptar. Paral·lelament, es van establir secretariats permanents per a la major part dels convenis, que en moltes ocasions rebien el patrocini del PNUMA, amb algunes excepcions: l'Oficina Ramsar, originàriament sota els auspicis de la UICN, i encara força vinculada a aquella organització, o la Secretaria del Conveni de Berna, patrocinada pel Consell d'Europa.

Gran part del convenis exigeixen que els governs nacionals designin una autoritat (sovint coneguda com a *punt focal nacional*) com a contacte oficial responsable de tots els assumptes que hi estiguin relacionats. Molt sovint, la mateixa unitat és responsable de tots els tractats relatius a la vida salvatge i la conservació de l'hàbitat. I és aquí on detectem una notable incoherència del sistema: malgrat que els diferents convenis s'han elaborat per complementar-se mútuament

—i no per interferir-se—, la realitat, d'altra banda, és que tots els assumptes relatius als diversos convenis solen acabar damunt la mateixa taula. Dit d'una altra manera, gairebé són sempre les mateixes persones les que han d'ocupar-se de quatre o cinc convenis ratificats pel seu país i aquesta situació provoca inevitablement un tractament desigual. Més sovint del que no ens pensem, l'actitud d'un país en relació amb els convenis sobre biodiversitat depèn d'interessos personals o de la capacitat per desenvolupar noves idees, iniciatives o projectes de les persones que treballen en la unitat concreta que s'encarrega de tots ells. I per molt treballadors que siguin, això sol imposar una limitació a la seva feina, ja que la mateixa unitat haurà de carregar també generalment amb qüestions polítiques que no hi tenen res a veure.

Al llarg dels anys vuitanta es van anar consolidant els convenis que hem esmentat anteriorment, afavorits pels esforços dels seus secretariats. En aquells deu anys no van veure la llum gaire tractats. Ja hi havia acords regionals en l'àmbit de la conservació de la natura, per la qual cosa la comunitat internacional es va centrar en altres temes mediambientals que requerien la seva atenció. Simultàniament, es posava de manifest que l'índex de creixement existent no es podia mantenir indefinidament. Calia buscar la manera de garantir la mateixa qualitat de vida, o fins i tot millorar-la, sense arriscar la possibilitat de mantenir-la en el futur. El 1987, l'anomenat Informe Brundtland per a les Nacions Unides «El nostre futur comú» (Comissió Mundial, 1987) formulava el principi del desenvolupament sostenible. A tot el món, s'havien reunit prou proves per convèncer els polítics que totes les àrees del govern s'havien de regir pel principi de sostenibilitat si es volia que fossin viables a llarg termini. De nou, les ONG jugaven un paper actiu. El 1980, la UICN va publicar l'*Estratègia mundial per a la conservació*, amb l'orientació i el finançament del PNUMA i el WWF. Aquest document va ser una contribució important per a la conservació i l'ús sostenible dels recursos naturals. Es va revisar l'any 1991 i el van reformular com a *Caring for the Earth. A strategy for sustainable living*, en què es recomanen un conjunt d'accions per tal de preservar la vitalitat i la diversitat de la Terra. Aquest informe va tenir una gran influència en el moment de la posada en marxa de la Segona Conferència de les Nacions Unides sobre Medi Ambient i Desenvolupament, la Cimera sobre la Terra, celebrada a Rio de Janeiro el 1992. Els tractats adoptats durant la reunió, principalment el Conveni sobre Diversitat Biològica, incidirien notablement en les polítiques de conservació de la natura de gairebé tots els països. Al voltant de cent vuitanta estats membres van adoptar aquest tractat, una de les participacions més elevades en el marc de tots els convenis internacionals.

El Conveni sobre Diversitat Biològica (o CBD) es va dissenyar especialment amb l'objectiu d'adaptar les polítiques nacionals sobre conservació de la fauna, la flora i els hàbitats naturals. D'acord amb les disposicions d'aquest conveni, cada estat membre ha de desenvolupar una estratègia nacional, un pla d'acció o un programa dirigit a la preservació de la biodiversitat en el seu territori. L'aplicació d'aquestes eines, que en el millor dels casos acaba de posar-se en marxa, hauria de proporcionar les claus sobre l'eficàcia de la nova generació d'instruments legals internacionals. La seva gran influència en altres convenis ja és perceptible en alguns casos. Per exemple, el Conveni de Barcelona, el primer esborrany del qual es va redactar l'any 1975, va ser revisat

completament el 1995, i totes les seves disposicions es van crear per complir el principi del desenvolupament sostenible. Més endavant, s'hi van afegir altres protocols nous, entre els quals hi havia un protocol sobre àrees especialment protegides i diversitat biològica al Mediterrani. Malauradament, encara manquen algunes ratificacions més perquè pugui entrar en vigor, però es pensa que serà en un futur no gaire llunyà.

El resultat de tres dècades de convenis internacionals en temes de biodiversitat és un gran nombre d'instruments nacionals, regionals i mundials. Tots persegueixen els mateixos objectius, encara que divergeixen en continguts, en les eines que aporten, en els òrgans que els regulen, en el nombre d'estats membres i en molts altres aspectes. Alguns convenis han assolit, o comencen a assolir, les seves fites, mentre que d'altres no exploten tot el seu potencial. Alguns capten tota l'atenció, financera o d'altre tipus, dels països membres, mentre que és evident que d'altres no constitueixen una prioritat dins la política internacional del país membre. El grau d'èxit és desigual, tot i que, en termes generals, l'estratègia per fer front a les dificultats de conservació de la natura en l'àmbit mundial i regional ha demostrat ser bastant productiva.

### **Convenis de gran repercussió i convenis de poca repercussió**

Els convenis internacionals poden classificar-se en dos grups: convenis de gran repercussió i de poca repercussió. Els que s'engloben dins del primer grup són els que es van adoptar normalment en l'última dècada i es caracteritzen per incorporar un nombre considerable d'obligacions, incloent-hi en molts casos una adaptació de la legislació nacional del país que el signa. Tenen un efecte important en les polítiques nacionals (de fet, aquest és un dels seus objectius principals) i estan proveïts de mecanismes per supervisar i fer complir les mesures per tal d'aplicar les decisions dels organismes dirigents. En canvi, els convenis de poca repercussió sovint són més antics i es caracteritzen perquè exigeixen menys canvis en la legislació, incorporen menys compromisos i no disposen de mecanismes eficaços per fer complir les mesures que adopten. Com a resultat, els convenis de poca repercussió generalment atrauen poc l'atenció dels mitjans de comunicació i dels grups socials (activistes, grups conservacionistes, partits polítics, etc.), fet que alhora implica poca pressió social sobre els governs i, per consegüent, uns nombres d'afiliacions més baixos.

Els convenis de gran repercussió generalment reben una atenció considerable per part dels mitjans i dels grups de pressió. Es tracta de convenis atractius a través dels quals és possible obtenir coses. Generen expectatives, per la qual cosa molta gent en segueix les activitats. Això força els governs a prestar-los encara més atenció i sovint els concedeixen més finançament. El resultat final és que un instrument d'aquest tipus assoleix un nivell d'eficàcia molt alt i que les polítiques concebudes en l'àmbit internacional s'executen de manera generalitzada en l'àmbit local. Un exemple de conveni amb repercussió, tot i que no està relacionat amb la biodiversitat, és el Conveni marc de les Nacions Unides sobre el canvi climàtic (UNFCCC).

Una senzilla anàlisi comparativa posa de manifest diversos fets interessants. El primer és l'estreta relació entre la cobertura mediàtica i l'atenció del govern, i, el segon, que ambdues estan vinculades directament amb l'existència de dos factors: que el conveni imposa de manera directa noves obligacions en la legislació nacional de l'Estat i que afecta les polítiques nacionals. Tots aquests fets només tenen lloc conjuntament en els convenis amb molta repercussió, i això pot explicar per què tendeixen a ser més eficaços que els convenis en què no es produeix aquesta coincidència.

La taula 1 resumeix els resultats de l'anàlisi comparativa i mostra algunes tendències interessants. En primer lloc, que com més fort és l'instrument i més coses imposa en la legislació i les polítiques del país, més atractiu és per als mitjans de comunicació i per als grups interessats (incloent-hi les ONG). En segon lloc, hi ha una forta correlació entre l'afiliació i el grau de compromís

TAULA 1. Anàlisi comparativa d'una sèrie de convenis internacionals en l'àmbit de la protecció mediambiental i la conservació de la natura i del nivell d'atenció pública que susciten en relació amb la seva capacitat d'imposar mesures polítiques, legislatives i administratives

Nom del conveni	Nivell de participació (%)	Cobertura mediàtica	Interès dels grups socials	Calen canvis legislatius?	Les polítiques nacionals es veuen afectades?	Es compleixen les mesures?
Canvi climàtic	Molt alt (>90 %)	Molt bona	Alt	Sí	Sí	Sí
Desertificació	Alt (>70 %)	Bona	Alt	Sí	Sí	Sí
Biodiversitat	Molt alt (>90 %)	Bona	Alt	Sí	Sí	Sí
Patrimoni mundial CITES	Molt alt (>80 %)	Bona	Mitjà	Sí	Sí	Sí
Ramsar	Alt (>70 %)	Bona	Alt	Sí	Sí	Sí
Bonn	Alt (>60 %)	Bona	Alt	Sí	Sí	Sí
Berna	Baix (<40 %)	Dolenta	Mitjà	No	No	No
Directives CEE Hemisferi occidental <sup>1</sup>	Molt alt (>80 %)	Mitjana	Mitjà	Sí	Sí	No
Eurobats	No aplicable Mitjà (<60 %)	Bona	Alt	Sí	Sí	Sí
	Baix (<30 %)	Cap	Cap	No	No	No
		Mitjana	Mitjà	No	No	No

1.El Conveni de l'Hemisferi Occidental s'ocupa de les espècies animals migratòries del continent americà. Està en vigor des de 1940, però implica relativament poques obligacions i ni tan sols té un secretariat permanent. Els seus membres no s'han reunits des de fa anys i el Conveni està senzillament inactiu, tot i que legalment encara és vigent. El mateix ocorre amb el Conveni de París de 1924 per a la protecció de les aus insectívores.

que suposa el conveni, de manera que els convenis amb més poder tenen un nombre de signants considerablement més alt, independentment dels anys que faci que es van aprovar. Finalment, l'atenció pública (mitjans + grups de pressió + governs) sembla que té una estreta relació amb l'existència de mecanismes de supervisió i d'altres per fer complir les mesures aprovades en un fòrum internacional.

Els convenis de poca repercussió basen el seu èxit en la mala imatge pública que tindria un determinat país si no complís amb les seves obligacions. Tot i això, ara aquesta no es una raó suficient. En molts casos, els països poden no estar particularment interessats a signar un conveni determinat (que implica haver de contribuir al seu finançament) si poden assolir resultats similars mitjançant la legislació nacional o d'alguna altra manera. Els mitjans de comunicació nacionals poden mostrar poc interès perquè el conveni no aporta gairebé res de nou al país, no afecta les polítiques nacionals i no es fan complir les mesures. En la majoria dels casos, els governs poden desfer-se'n fàcilment amb la demostració de l'adopció de lleis nacionals per protegir una espècie o un hàbitat determinats. D'aquesta manera, el conveni és considerat més com una institució que com un instrument.

La coordinació en l'àmbit internacional intenta harmonitzar les polítiques nacionals dels diferents països. Per aconseguir-ho, cal ser proactius i disposar dels instruments necessaris. Per tant, només aquells convenis amb capacitat d'imposar-se als països i de conduir-los en una direcció concreta seran capaços de canviar les tendències i defensar altres interessos que no siguin exclusivament els del país. Aquesta hauria de ser la funció bàsica dels convenis internacionals: proporcionar als seus estats membres unes eines que els permetin assolir uns objectius que no serien capaços d'assolir únicament amb els seus mitjans.

## **La funció dels estats membres**

En tots els convenis relacionats amb la biodiversitat, el poder de decisió principal el tenen els països que en formen part. Aquests es reuneixen regularment en una assemblea general que rep el nom de «Conferència de les Parts» i prenen decisions sobre programes, temes pressupostaris i tots els àmbits d'activitat del conveni. En la majoria dels casos, la Conferència de les Parts fins i tot té poder per esmenar el propi text del conveni. Cada país membre té el dret de ser representat en aquestes reunions, d'assistir-hi, d'intervenir-hi i de votar. Per consegüent, la delegació oficial del país, que assisteix a les reunions de la Conferència de les Parts, esdevé un vincle essencial entre el conveni i el mateix país, i per extensió entre el conveni i totes les institucions, ONG, grups conservacionistes, etc. amb seu en aquell país.

Les delegacions que participen en una reunió oficial tenen el deure de defensar els interessos del país i de tots els grups que hi actuen. D'aquesta manera, també tenen l'oportunitat de determinar i fer variar les polítiques del conveni. Aquesta és una postura clau, ja que totes les iniciatives provinents d'un país determinat han de canalitzar-se per mitjà de la seva delegació oficial a les

reunions. En l'organigrama administratiu, generalment és la mateixa persona que actua com a centre de referència del conveni fora dels períodes de reunions. Ell o ella seran els responsables del grup que generalment s'encarrega de tots els convenis relacionats amb la biodiversitat.

Per tal d'obtenir el millor de cada conveni, la comunicació amb aquest grup hauria de ser freqüent i fluïda. Caldria que se l'informés d'allò que s'està fent al país, dels projectes, les necessitats, les urgències i tot el que s'inclou en el camp d'activitat del conveni. En aquest sentit, cal aplicar un procediment ascendent. Malauradament, però, no es pot esperar que el punt focal nacional estableixi canals de comunicació amb tots els grups d'interès. Al contrari, generalment són els grups mateixos els qui s'han d'encarregar de transmetre tota la informació que consideren important.

Els representants dels països membres poden mostrar actituds diferents davant d'un conveni concret. Les actituds que prenen estan influïdes per molts factors, però, en termes generals, poden classificar-se en dues categories principals: o bé mostren una actitud proactiva, és a dir, demostren interès, presenten propostes, s'ofereixen per ser la seu de les reunions i donen suport a les iniciatives, o bé limiten la seva participació a observar discretament, presentar informes regularment i assistir a les reunions. Tal com pot esperar-se, la primera actitud augmenta les oportunitats de ser escoltat i d'obtenir resultats concrets per al país. No obstant això, per adoptar una actitud positiva com aquesta, el punt focal nacional o el delegat han de sentir que tenen tot el suport tant des del punt de vista tècnic com econòmic i social per part del govern i també dels grups d'interès i els mitjans de comunicació.

Els països solen tenir una actitud més positiva davant d'aquelles matèries que consideren més properes als seus interessos nacionals i per aquelles qüestions en què creuen que el grau de responsabilitat nacional és considerable. A tall d'exemple, Espanya ha tingut una llarga tradició de recerca científica centrada en la biologia i l'ecologia del vell marí o foca de la Mediterrània (*Monachus monachus*), en greu perill d'extinció, a la zona del Sàhara occidental i Mauritània. Alhora, Espanya encara conserva alguns vincles amb aquesta regió, de l'època en què hi tenia colònies. I, finalment, però no menys important, també hi intervé un sentiment de responsabilitat cap a aquesta espècie, ja que en les últimes dècades pràcticament ha desaparegut de les aigües espanyoles. La combinació de tots aquests factors va fer que, en una reunió oficial, la delegació espanyola del Conveni de Bonn sobre les Espècies Migratòries proposés actuar com a centre de referència per a l'espècie esmentada i que prenguéssin la iniciativa en la redacció de l'esborrany d'un Pla d'Acció per salvar aquesta població de l'extinció (PNUMA/CEM, 1998). Amb això, Espanya s'estava oferint a dur a terme activitats amb un alt cost (organització de les reunions) i alhora prestava els seus recursos humans i la seva competència científica. La proposta es va acceptar i el Pla d'Acció s'està elaborant amb la participació d'experts i d'autoritats de diversos estats. Ara bé, el més important de tot és que el pla aviat estarà llest per poder-lo implementar sobre el terreny.

En el passat, hi ha hagut d'altres països que també han pres la iniciativa en el foment de convenis internacionals i d'acords multilaterals. De fet, la majoria de convenis existents són fruit de l'impuls, des d'un bon principi, de països i organitzacions concrets. Els països que creuen en el Conveni també tractaran per tots els mitjans d'acollir les reunions o fins i tot d'actuar com a seu

del secretariat permanent. Les decisions d'aquest tipus les pren la Conferència de les Parts, per la qual cosa els països interessats fan ofertes atractives per obtenir més vots. Els diners invertits en aquests fomentos no es malgasten: el país amfitrió també obté uns beneficis indirectes, sense oblidar que obté una major atenció per part dels assistents a les reunions posteriors i, per tant, la possibilitat d'influir-hi.

El paper de cada país en una conveni internacional està determinat, en última instància, per l'opinió pública en el seu territori. Els delegats han de tenir-ho en compte, atès que generalment és l'única manera de valorar una cosa tan poc precisa i difícil d'avaluar. En la majoria de casos, només les actituds que donen el seu suport a llarg termini acaben obtenint un reconeixement generalitzat. Però cal no oblidar que el que està en joc és la supervivència de les plantes i els animals i la protecció d'hàbitats naturals, i que aquest és el primer i principal motiu pel qual els convenis internacionals han d'existir i continuar funcionant.

### **Transformació de paraules en accions**

Ara el tractat està en vigor. Els representants dels països es reuneixen regularment per prendre decisions i fer recomanacions. Arribats a aquest punt, la qüestió és com cal transformar tot això en el conjunt d'accions adequades exactament en les àrees en què són necessàries. Per salvar aquest buit, s'ha dissenyat un instrument especialment útil: el pla d'acció de conservació. Els plans d'acció, que s'han desenvolupat de manera especialment positiva sota el Conveni de Berna (vegeu, per exemple, Heredia *et al.*, 1996), consten d'una llista d'activitats que cal dur a terme allà on es produeix l'amenaça d'una espècie o hàbitat, a més d'altres activitats que s'haurien d'emprendre tant en l'àmbit internacional com en altres àmbits. La base d'aquestes activitats és profundament científica, ja que la tasca d'identificar necessitats i assignar-los accions específiques la duen a terme generalment equips d'experts independents i de renom. Una vegada redactat l'esborrany, els plans d'acció es debaten en l'esfera política (en el marc del conveni determinat) i finalment els estats els aproven i els signen, juntament amb qualsevol altre agent que pugui estar-hi implicat. En legalitzar el pla d'acció, els països es comprometen a complir les accions, tal com s'especifiquen.

Els plans d'acció deuen el seu èxit a una combinació única de característiques, totes aquestes dirigides a assolir l'objectiu principal de la conservació. Primerament, hi ha una llista detallada de mesures que s'han de prendre a cada país. En segon lloc, s'identifiquen els agents que les han de dur a terme i, en la mesura del possible, se'ls implica en el procés. En tercer lloc, també sempre que és possible, s'identifiquen les necessitats de finançament i les fonts potencials per cobrir-les. Aquest és un aspecte clau, atès que gran part de l'èxit del pla d'acció depèn de la disponibilitat de fons, i alguns països poden anar escassos de diners per invertir-los en conservació. En aquestes circumstàncies, cal buscar fons addicionals, i el pla d'acció hauria d'avaluar les necessitats i assenyalar les possibles fonts de finançament. En quart lloc, per tenir èxit, els plans d'acció

han d'establir un marc temporal per a cada activitat esmentada. I, finalment, un aspecte essencial: els plans d'acció han d'incorporar un procediment de revisió. Després d'estar en funcionament durant un temps, les prioritats hauran canviat, les proves científiques poden ser diferents i hi poden haver aparegut nous aspectes. Per tant, passat un temps és necessària la revisió. Una vegada renovat i reforçat, el pla d'acció tornarà a servir per establir les mesures que ajudaran a tractar els problemes.

A part dels plans d'acció, els convenis internacionals ofereixen altres eines per atènyer els seus objectius. Els projectes de conservació específics, per exemple, contenen una sèrie de mesures que s'aplicaran en zones més reduïdes. La seva finalitat no és resoldre tots els problemes als quals s'enfronta una espècie amenaçada, sinó que es mouen a una escala molt més petita i estan dirigits a enfortir les poblacions en període de creixement o a eliminar algunes de les amenaces. L'èxit d'aquests projectes contribueix, a més d'ajudar les espècies, a fomentar-ne el coneixement i a crear una consciència general sobre la conservació. El finançament per a aquest tipus de projecte només està disponible per a un nombre reduït de convenis i, fins i tot en aquests casos, gairebé sempre està limitat per la gran quantitat de propostes. Tot i això, aquests projectes són apropiats per a un finançament específic addicional per part dels estats per mitjà de donatius. Els països desenvolupats rics sovint senten que haurien de contribuir en objectius de conservació generals amb alguns diners extres, per la qual cosa seleccionen una sèrie de projectes als quals volen donar suport, o bé fan que els organismes tècnics o polítics del conveni els triïn ells mateixos. Sovint ocorre que les accions de recerca o conservació implicades estan dirigides per alguns dels científics nacionals del país, tot i que es desenvolupin fora d'aquest. Per tant, el benefici és doble: el país ajuda alguns dels seus ciutadans mentre contribueix a la conservació global, a més d'ajudar en l'aportació de diners cap al país de destinació.

Finalment, un altre mode de cooperació és mitjançant l'intercanvi de coneixements. Els països desenvolupats són els que generalment posseeixen la informació, la ciència i l'experiència que els manca als països menys desenvolupats. Això també passa, fins i tot, amb les espècies que només es troben en països en vies de desenvolupament. Així doncs, per contribuir a la conservació d'espècies i d'hàbitats en aquests últims, cal que es produeixi una transferència de coneixement. Els convenis internacionals promouen sessions de formació, material educatiu, tallers i tota mena d'oportunitats per fomentar les capacitats dels investigadors locals i del seu personal auxiliar. Aquest és un aspecte essencial si els països en vies de desenvolupament pretenen exercir un control total sobre els seus recursos naturals i volen fer-ne un ús prudent i sostenible.

### **Dels polítics als grups conservacionistes**

Tal com hem vist, l'origen del conservacionisme està estretament lligat a la feina dels investigadors de camp i als aficionats entusiastes. A partir d'una combinació d'esdeveniments, ha arribat als nivells més alts dels fòrums internacionals, en què els qui tenen veu i vot sobre temes de



conservació són majoritàriament els polítics i els buròcrates. Però els grups conservacionistes i els experts individuals encara compten amb una sèrie de recursos per influir sobre les polítiques i suscitar mesures per dur a terme sobre el terreny.

En primer lloc, molts convenis inclouen organismes tècnics en les seves estructures. Es coneixen per diversos noms, com ara comitès científics, comitès consultius o oficines tècniques, però tots desenvolupen una funció similar: assessorar l'organisme amb poder de decisió fent-li propostes, alertant-lo de possibles perills, recomanant noves àrees de treball, avaluant-ne resultats, etc. La majoria de vegades, aquests organismes tècnics estan formats per representants designats per cada país membre d'entre els seus experts més reconeguts en l'àmbit concret del conveni en qüestió. Aquest representant de cada país, relacionat amb el món científic i potser també amb l'acadèmic, haurà de canalitzar totes les preguntes procedents precisament d'aquest àmbit. També és per mitjà d'aquesta persona que el país pot fer propostes que, en el cas de ser aprovades per l'òrgan tècnic, hauran de passar a la Conferència de les Parts també per ser aprovades. Per tant, aquesta és una altra manera d'aconseguir-ne la màxima difusió.

A més dels experts designats per les parts, alguns convenis preveuen que la Conferència de les Parts designi un petit nombre d'experts independents que no representaran cap país, sinó que actuaran d'acord amb el seu propi criteri. Molt sovint, aquests experts estan relacionats amb algunes de les ONG internacionals més importants, motiu pel qual aquestes tenen l'oportunitat d'expressar els seus punts de vista en els comitès. Les ONG, així com també les agències intergovernamentals i d'altres convenis, solen participar com a observadors en les reunions d'altres convenis. El fet de participar en les sessions facilita un bon intercanvi d'informació i una cooperació general.

Les ONG internacionals, com ara BirdLife International, Wetlands International, la UICN i el WWF, han contribuït substancialment a la conservació de la natura en tot el món. Un exemple significatiu és el de BirdLife International, amb unes publicacions en sèrie que suposen una font d'informació molt valuosa sobre diversos aspectes relacionats amb la conservació. L'últim número (Heath i Evans, 2000) és una posada al dia sobre Zones d'Aus Importants (IBA) a Europa i constitueix una fita important en la conservació de la natura del continent. S'identifiquen en 51 «països» un total de 3.619 IBA, que cobreixen un 7 % del territori europeu. L'anàlisi que s'inclou en aquest informe proporciona informació sobre espècies prioritàries, protecció d'hàbitats, pràctiques d'ús del sòl i situació legal, a més de fer propostes per a accions futures. Està dirigit clarament als òrgans amb poder decisor i pretén facilitar-los la feina. Es tracta d'una recopilació de dades molt extensa, d'un projecte que ni el secretariat d'un conveni internacional ni un país individual no haurien pogut assolir mai.

Sovint, els convenis internacionals contracten ONG internacionals perquè duguin a terme estudis, produeixin documents i informes o realitzin projectes de conservació. Aquestes organitzacions tenen l'experiència i també la capacitat de complir amb les tasques que se'ls encarreguen, per molt complexes i diverses que puguin ser. La cooperació amb aquestes proporciona un suport tècnic molt important per als convenis i constitueix un complement ideal de la feina duta a terme

individualment pels estats. A canvi, les organitzacions internacionals es beneficien de les esferes d'activitat que els ofereixen els convenis i que, en molts casos, elles van ajudar a crear.

Per tant, el cercle es tanca. L'impuls per a la conservació de la flora, la fauna i els hàbitats del món va començar amb els científics i els aficionats, i en molts aspectes ara torna a ells. Al llarg del procés també s'hi han vist implicats tota una sèrie d'agents: països, governs, polítics, institucions, mitjans de comunicació, activistes, grups de pressió, associacions, partits polítics i molts altres grups socials. El que va començar com una batalla personal o sectorial, ara s'ha convertit en una àrea de treball per a molta gent de posicions molt diferents. Els convenis internacionals han demostrat ser una eina important i útil. I continuaran sent-ho, especialment si els conservacionistes, els polítics i la resta d'agents s'adonen de totes les possibilitats que aquests ofereixen i els utilitzen en tota la seva extensió. Cal que els convenis internacionals es mantinguin joves, àgils i en forma per afrontar les importants tasques que hauran de continuar acomplint.

### Referències bibliogràfiques

- COMISSIÓ MUNDIAL PER AL MEDI AMBIENT I EL DESENVOLUPAMENT (1987). *Our common future*. OUP.
- HEATH, M. F.; EVANS, M. I. [cur.] (2000). *Important Bird Areas in Europe: Priority sites for conservation*. 2 vol. Cambridge: BirdLife International (BirdLife Conservation Series; 8).
- HEREDIA, B.; ROSE, L.; PAINTER, M. (1996). *Globally threatened birds in Europe. Action plans*. Estrasburg: Editorial del Consell d'Europa.
- UNEP/CMS (1998). *Report of the 8th meeting of the Scientific Council of the Convention on Migratory Species, Wageningen 4-6 June 1998*. Bonn: Secretariat UNEP/CMS.

# Objectius i propostes d'actuació per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya

Josep Germain i Otzet  
Institució Catalana d'Història Natural

## Presentació

Si l'Institut d'Estudis Catalans ha realitzat un projecte relacionat amb el coneixement, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya, no és un fet casual ni obeeix a uns interessos circumstancials, és precisament la resposta d'una part important de la comunitat científica i dels tècnics del país davant dels reptes i de les qüestions de caire ambiental que la societat li planteja, sol·licitud especialment punyent en aquests moments.

A partir de l'estudi de l'evolució que els diferents convenis internacionals han seguit des de principis de segle fins a l'aprovació del Conveni sobre la Diversitat Biològica l'any 1992, així com de la valoració de l'eficàcia de les polítiques ambientals, i, en especial, de la conservació de la diversitat biològica, es dedueix que, a la comunitat científica, per responsabilitat, li correspon contribuir a l'avaluació de l'estat dels coneixements relacionats amb la diversitat biològica, de l'efecte de les mesures de conservació que s'estan aplicant i de la sostenibilitat en l'ús dels components de la diversitat biològica.

Però no solament es tracta de fer la diagnosi de la situació actual, també s'ha de tenir en compte que en determinats aspectes caldrà introduir canvis o millorar certes polítiques, motiu pel qual, i com a resultat d'aquest diagnòstic, també s'han de formular tot un seguit de propostes que, en dur-se a terme, millorin significativament l'estat de conservació de la diversitat biològica a Catalunya. Però sempre es pot anar més enllà, i la responsabilitat de la comunitat científica s'ha d'estendre també a impulsar l'adopció d'aquestes mesures des dels diferents sectors socials implicats i dur a terme aquelles que li corresponguin de manera exclusiva. Possiblement, la realització d'aquestes Jornades sobre Biodiversitat i Conservació Biològica és un pas més en aquesta direcció.

## El conveni internacional relacionat amb la conservació de la diversitat biològica

No és aquest el moment de fer un estudi aprofundit dels diferents tractats internacionals relacionats amb la diversitat biològica, però sí de recollir referències que puguin ser d'utilitat a l'hora

de prendre decisions, perquè massa sovint es perd l'origen dels problemes i s'actua sense una línia gaire definida.

Convé recordar que el primer conveni internacional relacionat amb la diversitat biològica va ser el Conveni de Londres per a la Protecció de la Fauna Salvatge a l'Àfrica, el qual es va adoptar l'any 1900, però que no va entrar mai en vigor. A aquest Conveni, el va seguir el Conveni de París per a la Protecció dels Ocells Útils a l'Agricultura de 1902 (De Kleem i Shine, 1993).

Es va haver d'esperar fins a la dècada dels anys setanta, quan la superació dels efectes de les dues guerres mundials va permetre la consolidació d'un nou model de relacions socials i econòmiques amb forts impactes ambientals, per reprendre l'acció ambiental internacional en relació amb la conservació de la diversitat biològica.

Alguns dels convenis internacionals relacionats amb la diversitat biològica més coneguts són, precisament, d'aquesta dècada: Conveni relatiu als Aiguamolls d'Importància Internacional especialment com a Hàbitat d'Ocells Aquàtics (Ramsar, 1971); Conveni relatiu al Comerç Internacional d'Espècies Amenaçades de la Fauna i la Flora Salvatges (Washington, 1973); Conveni relatiu a la Conservació de les Espècies Migratòries d'Animals Salvatges (Bonn, 1979); Conveni relatiu a la Conservació de la Vida Salvatge i dels Hàbitats Naturals Europeus (Berna, 1979); etc.

No és casual que precisament l'any 1972 tingués lloc a Estocolm (Suècia) la Conferència de les Nacions Unides sobre el Medi Ambient Humà, durant la qual es van tractar qüestions tan cabdals com l'esgotament dels recursos naturals i el fet que la degradació ambiental pot acabar frenant el mateix desenvolupament econòmic. Les mesures adoptades per solucionar alguns dels problemes detectats només van aconseguir posar límits a les emissions de certs contaminants, sense tenir prou en compte els processos que les generen, o es van centrar en la protecció de determinats espais naturals en perill o espècies amenaçades, però sense garantir el manteniment dels processos ecològics dels quals depenen o dels sistemes naturals de què formen part.

Els convenis anteriorment esmentats són un bon exemple d'aquestes mesures reactives de la dècada dels anys setanta. Es protegeixen alguns dels hàbitats més amenaçats, com els aiguamolls, les espècies més vulnerables, com les migratòries, o se circumscriuen algunes altres mesures a determinades regions, com Europa o la Mediterrània.

Malgrat l'interès de tots aquests convenis internacionals, i dels altres que els han anat seguint (vegeu la taula 1), i l'esforç realitzat des del secretariat d'aquests convenis —organisme aquest encarregat de coordinar l'aplicació de les previsions i els acords establerts en el marc de cada conveni—, els seus resultats han estat insuficients per solucionar alguns dels problemes pels quals es van crear, generalment a causa de la insuficient implicació dels estats que en són membres en la seva aplicació.

Com es pot suposar, s'han fet nombrosos intents per superar algunes de les limitacions d'aquests convenis, i un pas important en aquesta línia es va fer a la dècada dels anys noranta, en aquesta ocasió coincidint amb la Conferència de les Nacions Unides sobre el Medi Ambient i el Desenvolupament celebrada a Rio de Janeiro (Brasil) l'any 1992. Els convenis internacionals sorgits d'aquesta conferència, convenis sobre el canvi climàtic, la diversitat biològica i la desertifica-

TAULA 1. *Tractats ambientals*

<i>Nombre de tractats ambientals</i>	<i>169</i>
<i>Nombre de tractats ambientals ordenats per tema*</i>	
Canvi climàtic global	4
Esgotament de la capa d'ozó	4
Desertificació i canvis en la coberta del sòl	5
Desforestació	1
Conservació de la diversitat biològica	33
Contaminació atmosfèrica transfronterera	6
Oceans i els seus recursos vius	96
Comerç, indústria i medi ambient	11
Dinàmiques de la població	2

\*Alguns tractats han estat recollits en més d'una categoria i no tots ho han estat.

FONT: Environmental Treaties and Resource Indicators (ENTRI), 2000.

ció, comparteixen una sèrie d'elements comuns que cal analitzar i que indiquen la línia evolutiva que s'ha anat seguint.

El fet més remarcable d'aquesta tercera generació de convenis internacionals és que es tracta de convenis marc, i això en dos sentits: es deixa a cada part contractant determinar com s'aplicaran en el seu propi àmbit les previsions del conveni i s'obre la porta a la negociació de nous annexos i protocols en aquells aspectes que calgui desenvolupar (Glowka *et al.*, 1994).

Potser s'ha de considerar com una de les principals aportacions dels convenis internacionals sorgits de la Cimera de la Terra de Rio de Janeiro el fet que aparegui com a element essencial la necessitat d'establir estratègies, plans o programes nacionals per a la seva aplicació i per integrar les mesures establertes en les altres polítiques sectorials.

## **El Conveni sobre la Diversitat Biològica**

Que la comunitat internacional hagi necessitat més de noranta anys —i molts disgustos en veure com desapareixen alguns dels elements naturals més significatius i es degrada el medi ambient— no vol dir que des de determinades instàncies no es considerés necessari l'establiment d'un tractat global sobre la diversitat biològica amb molta anterioritat. Cal recordar que la necessitat d'establir un tractat mundial sobre la conservació ja es va exposar en un primer text elaborat l'any 1913 —abans de la Primera Guerra Mundial— i que va reaparèixer a la reunió de la IUCN de Fontainebleau l'any 1948, fet que palesa que els poders polítics no sempre estan a l'alçada de les necessitats, ja que les negociacions d'un conveni sobre la diversitat biològica no van començar fins a l'any 1987, i encara a partir d'un esborrany preparat per la IUCN (De Kleem i Shine, 1993).

D'acord amb tot el que ha estat exposat en l'apartat anterior, no hauria d'estranyar que es consideri l'article 6 del Conveni sobre la Diversitat Biològica com un dels més interessants i innovadors d'aquest Conveni. És en aquest article on es requereix a cada part contractant el desenvolupament d'estratègies, plans o programes nacionals per a la conservació de la diversitat biològica i l'ús sostenible dels recursos biològics, i que s'integrin les mesures de conservació de la diversitat biològica en els diferents plans, programes i polítiques sectorials (vegeu la taula 2).

Fins ara s'ha vist com els diferents convenis internacionals han anat evolucionant i adaptant-se a les noves necessitats i tendències en les polítiques de conservació per intentar millorar-ne l'eficàcia. De poc serviria, però, aprofundir en aquest tema si no s'avalués quin ha estat l'impacte real en la millora del medi ambient i, en concret, de la conservació de la diversitat biològica.

### *Les polítiques ambientals i la millora de la qualitat ambiental*

Després de fer un repàs a l'evolució de les polítiques ambientals, en aquest cas d'acord amb l'anàlisi dels tractats internacionals relacionats amb la diversitat biològica, i veure com han anat incrementant la seva exigència, fet que no deixa de ser una constatació de la insuficiència dels resultats obtinguts fins avui, cal veure quin és l'impacte real que en relació amb la conservació de la diversitat biològica han tingut tots aquests instruments legals. Aquestes dades, però, no estan disponibles —possiblement no s'hagi fet mai aquesta avaluació— però no és difícil imaginar-se els resultats obtinguts quan tots els diferents informes elaborats fins ara destaquen pèrdues de la diversitat biològica de diversos ordres de magnitud per sobre de la taxa natural d'extinció d'espècies i la continuada afectació en el funcionament dels diferents sistemes naturals (Heywood, 1995).

És en aquest sentit que cal donar la benvinguda a l'informe *El medi ambient d'Europa: la segona avaluació*, elaborat per l'Agència Europea del Medi Ambient i en el qual es faciliten les dades de l'evolució durant els darrers cinc anys dels dotze problemes ambientals clau per al conjunt

TAULA 2. *Conveni sobre la Diversitat Biològica, article 6*

---

*Article 6. Mesures generals per a la conservació i l'ús sostenible*

---

Cada part contractant, d'acord amb les seves condicions i capacitats particulars:

- a) Ha de desenvolupar estratègies, plans o programes nacionals per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica o adoptar amb aquest fi estratègies, plans o programes que reflecteixin, entre altres aspectes, les mesures establertes en aquest Conveni que afectin la part contractant en qüestió;  
i
  - b) Ha d'integrar, tant com sigui possible i segons convingui, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica dins dels seus plans, programes i polítiques sectorials o intersectorials.
- 

FONT: Conveni sobre la Diversitat Biològica, 1992.

de tots els països europeus. Com es pot suposar, es constata un progrés en les polítiques ambientals en gairebé tots els camps analitzats, tot i que en alguns casos, com els residus i la degradació del sòl, s'ha avançat menys del que s'esperava.

Però la novetat d'aquest informe no rau en l'anàlisi del progrés de les polítiques ambientals, que ja s'ha vist amb anterioritat i és ben real, sinó en el fet que s'avalui quin ha estat el progrés real en la millora de la qualitat ambiental. El resultat obtingut no pot ser més contundent i obliga a la reflexió, ja que llevat dels problemes relacionats amb els riscos tecnològics i naturals, en tots els altres àmbits avaluats gairebé no hi ha hagut cap millora en l'estat del medi ambient o ha tendit a empitjorar (vegeu la taula 3).

Les polítiques ambientals avancen, però no són suficients o no són les adequades per millorar l'estat del medi ambient: aquesta és la primera conclusió d'aquest informe de l'Agència Europea del Medi Ambient. Pel que fa a la diversitat biològica, es constata que l'aplicació de l'ampli ventall d'iniciatives i instruments legals existents per a la protecció de les espècies i dels hàbitats és sovint difícil i lenta i no ha estat capaç d'aturar la minva generalitzada de la diversitat biològica (European Environmental Agency, 1998).

TAULA 3. Progrés durant els cinc darrers anys per a cada un dels dotze problemes ambientals clau d'Europa

<i>Problemes ambientals clau</i>	<i>Progrés en les polítiques</i>	<i>Progrés en l'estat del medi ambient</i>
Canvi climàtic	■	■
Esgotament de la capa d'ozó	■	■
Acidificació	■	■
Ozó troposfèric	■	■
Productes químics	■	■
Residus	■	■
Biodiversitat	■	■
Aigües continentals	■	■
Zones marines i costaneres	■	■
Degradació del sòl	■	■
Medi ambient urbà	■	■
Riscos tecnològics i naturals	■	■

Llegenda:

■: desenvolupament positiu en relació amb el desenvolupament de polítiques ambientals o de l'estat del medi ambient.

■: algun desenvolupament quant a polítiques, però insuficient per combatre el problema en tota la seva magnitud (incloent-hi la insuficient cobertura geogràfica). Poc o cap canvi en l'estat del medi ambient. Pot indicar també un incert o variable desenvolupament en les diverses àrees.

■: baix desenvolupament de les polítiques o desfavorable desenvolupament de l'estat del medi ambient. Pot indicar, també, la continuïtat de fortes pressions o d'un baix estat del medi ambient.

FONT: Agència Ambiental Europea, 1998.

## El compromís de la comunitat científica

Arribats al punt en què es constata la continuada pèrdua de la diversitat biològica, la degradació dels sistemes naturals i la insuficiència de les actuals polítiques ambientals, no és d'estranyar que una institució científica com l'Institut d'Estudis Catalans es preocupi per aquests problemes, i que es proposi actuar aprofitant el seu alt nivell d'especialització, en el marc que li és propi i segons les possibilitats que l'actual normativa li ofereix.

A partir d'una proposta de la Institució Catalana d'Història Natural, l'Institut d'Estudis Catalans va aprovar l'any 1995 l'elaboració del projecte *Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica*. En aquest projecte es proposaven com a objectius principals l'elaboració d'una diagnosi de l'estat dels coneixements relacionats amb la diversitat biològica, de l'efecte de les mesures de conservació que s'estan aplicant i de la sostenibilitat en l'ús dels components de la diversitat biològica, i la formulació de propostes i actuacions que puguin contribuir a millorar l'estat de conservació de la diversitat biològica a Catalunya.

Sense cap mena de dubte, l'Institut d'Estudis Catalans és una de les institucions catalanes més apropiades per dur a terme un projecte d'aquestes característiques, tant pel rigor científic que caracteritza les seves activitats, com pel fet de reunir científics i tècnics d'un elevat nivell d'especialització i d'un ampli ventall de disciplines. Cal destacar que els seus estatuts ja preveuen aquestes línies de treball i en el seu article segon, apartat c, s'estableix que són finalitats de l'Institut d'Estudis Catalans «impulsar amb les activitats que li són pròpies el progrés i el desenvolupament generals de la societat i realitzar, quan s'escaigui, tasques d'assessorament dels poders públics i les institucions».

Un altre element que cal considerar és l'àmbit geogràfic en el qual se circumscriu el projecte *Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica*, que és Catalunya. En la interpretació de l'article 6 del Conveni sobre la Diversitat Biològica no solament s'accepta que quan es parla d'estratègies, plans o programes nacionals no necessàriament es fa referència al conjunt de l'Estat, sinó que s'admet que en determinats casos un enfocament subnacional o local pot ser més apropiat o que en els casos d'estats amb sistemes de govern descentralitzat, la mateixa constitució o altres lleis, poden demanar la planificació subnacional (Glowka *et al.*, 1994).

En el cas de Catalunya, l'elaboració d'un procés de planificació estratègica adaptat al seu àmbit territorial té un doble sentit; tant per la distribució de competències que es fa en matèria ambiental, de conservació de la natura i de recerca en la Constitució espanyola i en l'Estatut d'autonomia de Catalunya, com pel fet que bona part de les dades disponibles sobre la diversitat biològica i conservació i gestió del medi natural, fan referència a Catalunya i massa sovint són de difícil comparació o utilització en altres àmbits geogràfics. Si s'analitzen les diferents bases de dades existents a Catalunya relacionades amb la diversitat biològica, els àmbits més estudiats són Catalunya, la península Ibèrica i els Països Catalans.

Un cop determinada la capacitat de l'Institut d'Estudis Catalans per dur a terme aquest projecte i concretat l'àmbit geogràfic en el qual és més factible dur-lo a terme, dins d'aquesta prime-



ra etapa d'organització, solament calia cercar el suport institucional adequat. En aquest sentit, cal destacar dos fets primordials: l'adopció pel Parlament de Catalunya de la Resolució 400/V, mitjançant la qual s'insta el Govern a prendre les mesures necessàries per a l'elaboració de l'*Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica* i la signatura d'un conveni de col·laboració amb el govern de la Generalitat de Catalunya pel qual es rep el suport tècnic i econòmic del Departament de Medi Ambient i s'encomana a l'Institut d'Estudis Catalans elaborar els treballs de diagnosi de la diversitat biològica a Catalunya.

## La diagnosi de la diversitat biològica a Catalunya

La diagnosi del coneixement, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya, coordinada per la Institució Catalana d'Història Natural en la seva qualitat de societat científica de l'Institut d'Estudis Catalans, s'ha dut a terme seguint tres línies principals de treball: elaboració de l'índex de temes que cal desenvolupar, establiment de contactes amb els diferents sectors socials implicats i encàrrec dels treballs de diagnosi als corresponents experts.

A partir de l'anàlisi dels continguts, les previsions i els compromisos establerts en més de setanta convenis, tractats i directrius internacionals relacionats amb la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica que han estat ratificats, signats o aprovats per l'Estat espanyol, es va elaborar un índex de cinquanta-un temes per desenvolupar en aquesta etapa de diagnosi, de manera que es cobrés l'ampli ventall de qüestions que d'una manera o una altra afecten la diversitat biològica. Aquests cinquanta-un temes es van agrupar en quatre grans apartats: coneixement, conservació, ús sostenible i marc normatiu, econòmic i social.

Paral·lelament a aquest procés, es va iniciar una etapa d'informació i relació amb experts, entitats i institucions sectorials per presentar el projecte, recollir-ne els suggeriments i establir un procés de diàleg i participació en la diagnosi de la diversitat biològica a Catalunya. Com a exemple d'aquest procés, es pot presentar la participació de l'Institut d'Estudis Catalans en l'elaboració i aplicació de l'*Estratègia paneuropea per a la diversitat biològica i paisatgística*, l'*Estratègia de la Comunitat Europea per a la biodiversitat* i l'*Estratègia espanyola per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica*. En relació amb aquesta darrera, cal citar la presentació al IV Congrés Nacional de Medi Ambient d'una ponència elaborada conjuntament pel Ministeri de Medi Ambient, la Comunitat Autònoma de Navarra, representants d'altres administracions autonòmiques i l'Institut d'Estudis Catalans.

En l'elaboració dels treballs de diagnosi, d'acord amb els cinquanta-un temes seleccionats, es va comptar amb la col·laboració de quaranta equips diferents, que en conjunt van aplegar més de cent cinquanta experts en les diferents disciplines científiques i tècniques. Cada un d'aquests equips va elaborar la diagnosi del tema, o temes, encarregats a partir d'un guió comú que havia estat elaborat prèviament per tal d'intentar aconseguir una major homogeneïtat de les dades aportades. En tots els

casos es va afavorir al màxim la participació d'experts de les diferents especialitats científiques i tècniques i que fossin representatius de tots els sectors socials relacionats o amb incidència en el coneixement, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica (vegeu la figura 1).

D'acord amb el protocol de col·laboració subscrit entre el Departament de Medi Ambient i l'Institut d'Estudis Catalans a principis de 1999, es van lliurar tots els treballs de diagnosi a aquest departament de la Generalitat de Catalunya, de manera que així pogués disposar de les dades de base necessàries per a la redacció del que haurà de ser realment l'estratègia per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya.

Com ja ha estat comentat en un principi, el treball de diagnosi del coneixement, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica, s'ha completat amb un segon document en el qual es recullen els objectius i les propostes d'actuació que, en relació amb aquests temes, han estat proposats pels diferents experts que han participat en els treballs de diagnosi. Són en total cinquanta-sis els objectius establerts i cent seixanta-dues les accions proposades per a la millora del coneixement, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya. Aquest document ja ha estat presentat al conseller de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya i s'ha d'anar presentant també als diferents sectors socials implicats.

## Els resultats obtinguts

Si bé fer un recull de les principals dades obtingudes en la diagnosi i dels objectius i propostes elaborades, encara que fos resumit, requereix molt més espai que el disponible en un simple article, tampoc no és lògic no fer l'esforç de presentar una imatge, forçosament esquemàtica, de quina és la situació actual del coneixement, la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya.

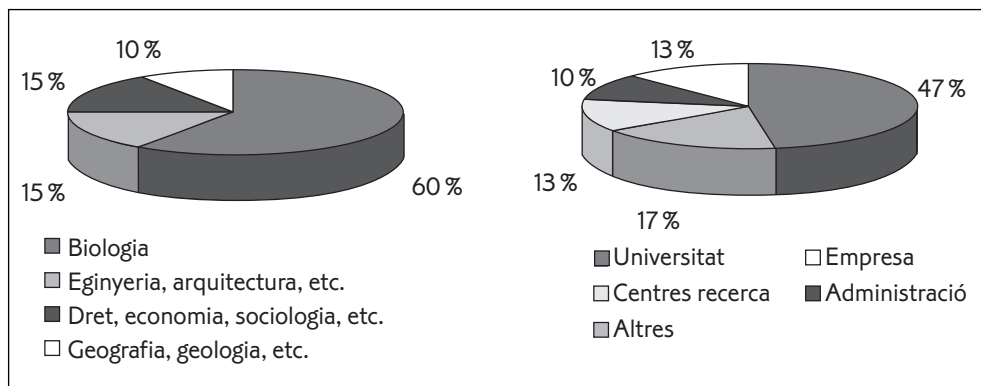


FIGURA 1. Disciplines i institucions implicades en els treballs de diagnosi de l'estratègia per a la diversitat biològica.

FONT: elaboració pròpia.

a) *El coneixement de la diversitat biològica*

Catalunya destaca pel fet de posseir una elevada diversitat d'hàbitats i d'espècies, conseqüència tant de la mateixa heterogeneïtat del medi com de la varietat d'usos del sòl resultants de l'activitat humana. El nombre d'espècies dels diferents grups taxonòmics presents a Catalunya és força elevat, la qual cosa permet situar-ne la diversitat biològica entre les més riques de l'àmbit europeu i mediterrani. A Catalunya es poden trobar més de la meitat de les espècies conegudes de la península Ibèrica i gairebé una tercera part de les espècies europees de la majoria de grups taxonòmics (vegeu la taula 4).

S'ha avançat força en l'estudi dels ecosistemes forestals i aquàtics, però en altres ecosistemes, com els corresponents a matollars i prats o a les zones agrícoles o marines, el nivell dels coneixements és menor.

La informació que es té dels diversos grups taxonòmics és molt desigual. Es pot qualificar d'alta en el cas dels briòfits, les plantes vasculares i els vertebrats; baix en els microorganismes, les algues d'aigua dolça, les algues marines planctòniques i els invertebrats no artròpodes; i normal o regular en la resta de grups (algues bentòniques, fongs, líquens i artròpodes). El grau de coneixement tampoc no és uniforme per al conjunt del territori, ja que fins i tot en els grups taxonòmics més coneguts encara hi ha zones poc o gens estudiades.

Pel que fa a la recerca sobre diversitat genètica, comencen a tenir importància els estudis relacionats amb la catalogació de la diversitat biològica i amb la seva conservació, però encara es fan sense seguir un objectiu comú i clarament definit.

TAULA 4. *Nombre d'espècies presents a Catalunya*

<i>Grups taxonòmics</i>	<i>Catalunya</i>		<i>Europa</i>
	<i>Nombre d'espècies conegudes</i>	<i>Nombre mínim probable</i>	<i>Nombre d'espècies conegudes</i>
Microorganismes	s. d.	s. d.	s. d.
Algues d'aigua dolça	1.942	4.000	s. d.
Algues marines bentòniques	509	500-530	s. d.
Algues marines planctòniques	574	570-700	s. d.
Fongs	1.470	2.500	4.500
Líquens	1.305	1.600	3.500
Briòfits	817	900	1.687
Plantes vasculares	3.600	3.700	12.500
Invertebrats no artròpodes	4.400	s. d.	s. d.
Artròpodes	8.000*	18.000*	60.000*
Vertebrats continentals	473	s. d.	1.340

s. d.: sense dades; \*:dades estimades.

FONT: elaboració pròpia a partir de dades de diversos autors, 1999.

S'ha constatat un notable avanç en la informatització de les dades sobre la diversitat biològica, tot i que es detecten notables desigualtats en el grau d'informatització de les dades dels diferents grups taxonòmics, que és molt bo pel que fa a la flora, però mínim en altres grups.

Les col·leccions d'història natural (herbaris, exemplars naturalitzats, etc.) constitueixen un patrimoni científic i cultural de primera magnitud, però el nivell d'informatització de les col·leccions és bastant baix i el manteniment continua patint remarcables dèficits.

A partir d'aquestes dades, es pot concloure que s'ha de millorar el coneixement dels diferents components de la diversitat biològica i impulsar la recerca relacionada amb la seva conservació, temes aquests que caldria considerar prioritaris en tota política de recerca. Es troba a faltar un programa de seguiment de la diversitat biològica a Catalunya i es recomana donar un major impuls al banc de dades de la diversitat biològica de Catalunya. El manteniment de les col·leccions d'història natural, tant públiques com privades, continua essent una qüestió encara per resoldre.

#### *b) La conservació de la diversitat biològica*

Les mesures de conservació dels ecosistemes i dels hàbitats que s'han adoptat fins ara no han permès garantir un estat de conservació favorable per a tot el conjunt d'ecosistemes i hàbitats presents a Catalunya, ja que alguns d'aquests requereixen més mesures de conservació i millora per poder garantir-ne el manteniment (vegeu la taula 5). Bona part de les mesures generals de conservació dels espais naturals i de les espècies, espècies agrícoles i ramaderes autòctones incloses, depenen de l'aplicació de les diferents polítiques i normatives sectorials, les quals no integren adequadament els criteris de conservació.

L'estat de conservació de les espècies dels diferents grups taxonòmics oscil·la entre regular i acceptable segons les característiques pròpies de cada grup, però pot esdevenir crític si es fa referència a les espècies pròpies dels ambients aquàtics. Es té constància de l'extinció d'algunes espècies en la majoria de grups taxonòmics, i es podrien avaluar en una quarta part les espècies amenaçades de cada grup.

Les iniciatives de conservació donen prioritat a determinats tipus d'espais i se centren en un reduït nombre d'espècies; així, resten determinats espais insuficientment considerats (litorals i marins, agrosistemes extensius, fluvials, etc.) i la majoria de grups d'organismes sense programes específics de conservació. La majoria de programes de conservació existents no estudien adequadament el component *ex situ* de la conservació.

Es constaten dèficits en la planificació per a la gestió dels espais i de les espècies protegides: molts espais naturals protegits encara no disposen d'una planificació bàsica dels seus usos i ha estat aprovat un nombre reduït de plans de recuperació o conservació d'espècies. També s'ha de considerar el baix nivell d'aplicació de plans i normes de conservació existents, principalment per causa de les dotacions econòmiques clarament insuficients amb què compten els departaments competents de l'Administració autonòmica.

TAULA 5. Tendències dominants en els principals ecosistemes presents a Catalunya

Ecosistemes	Extensió aproximada (km <sup>2</sup> )	Tendència
Forestals	16.000	+ / 0
Marítims	15.800	-
Agropecuàries extensives	7.000	--
Alta muntanya supraforestal	3.500	0
Agropecuàries intensives	2.800	++
Urbans i d'altres d'artificialitzats	1.500	++
Costaners	1.200	--
Fluvials i lacustres	220	0

++ ràpid augment d'extensió (superior a un 1 % anual)

+ lent augment d'extensió (0,05-0,1 % anual) i pèrdues qualitatives

0 tendències oposades (millores o pèrdues segons els llocs)

- pèrdua qualitativa

-- pèrdues quantitatives i qualitatives (0,3-1 % anual)

FONT: J. M. Mallarach a partir de dades de diversos autors (1999).

La majoria d'iniciatives de conservació corresponen al Govern autonòmic, i poques a l'Administració local, amb algunes excepcions com la Diputació de Barcelona pel que fa a espais naturals protegits i l'Ajuntament de Barcelona als centres de conservació *ex situ*. Les iniciatives de conservació promogudes des del sector privat estan encara en un estadi incipient pel que fa a la protecció dels espais, són mínimes respecte als centres de conservació *ex situ* i pràcticament inexistents en els programes de protecció d'espècies.

A partir del diagnòstic de l'estat de conservació de la diversitat biològica a Catalunya, es desprèn la necessitat d'establir mesures addicionals de conservació per al conjunt del territori i, en especial, per als ambients estèpics i els espais agrícoles de secà, les zones humides i els cursos fluvials, els boscos madurs i els espais litorals. Treballant en aquesta direcció, caldria invertir l'actual procés de fragmentació dels espais naturals i assegurar la connexió ecològica i paisatgística del conjunt del territori.

S'ha de completar l'actual sistema d'espais naturals protegits amb mostres dels ecosistemes insuficientment representats o que siguin l'hàbitat d'espècies d'interès: protegir el 20 % de les aigües jurisdiccionals i els espais litorals no urbanitzats, incrementar la superfície dels agrosistemes de secà protegits, etc. També cal dotar cada espai natural protegit dels recursos humans, tècnics i econòmics suficients per poder acomplir els seus objectius de conservació i elaborar, per a cada un d'aquests, el corresponent pla d'ús i de gestió.

També és necessari incrementar les mesures de conservació de les espècies dels diferents grups taxonòmics i elaborar i aplicar els plans de conservació, recuperació o gestió de les espècies catalogades de la fauna i la flora, incloent-hi les espècies agrícoles i ramaderes autòctones, i vetllar per la seva acceptació social. Aquests plans s'han de complementar amb mesures de conservació fora del medi natural (*ex situ*).

*c) La sostenibilitat en l'ús dels components de la diversitat biològica*

A Catalunya encara predominen els factors que s'oposen a la sostenibilitat, i les polítiques correctores que s'han començat a aplicar encara no han aconseguit contrarestar els processos que afecten negativament l'entorn natural. L'èxit en l'aplicació de programes i mesures ambientals requereix una veritable ambientalització de les diferents polítiques sectorials i dels principals instruments normatius i econòmics i de les institucions. Alguns resultats prou reeixits demostren que aquests canvis són factibles.

En determinats sectors s'han començat a introduir mesures per aconseguir un major grau de sostenibilitat (silvicultura, indústria i sector terciari), mentre que en d'altres encara s'està lluny d'integrar aquests principis en la seva pràctica quotidiana (caça i pesca, tant continental com marina, agricultura i ramaderia, gestió dels recursos hídrics, etc.).

Tot i els bons resultats obtinguts, l'aplicació del procediment d'avaluació de l'impacte ambiental s'ha fet sense aprofitar totalment les seves possibilitats com a veritable eina de gestió ambiental. El planejament territorial i l'urbanisme no han tingut prou en compte les variables ambientals i ecològiques a l'hora d'ordenar l'establiment de les diferents activitats en el territori, com el Pla Territorial General de Catalunya, que tan sols incorpora d'una manera formal els objectius de conservació i de sostenibilitat. L'accés, la conservació i l'ús dels recursos genètics està prou ben regulat en les varietats d'interès comercial, però està poc considerat quan es tracta de les varietats de domini públic. Mereixen una atenció especial els organismes vius modificats genèticament mitjançant la biotecnologia, la utilització dels quals s'està afavorint i regulant sense conèixer-ne prou bé els possibles efectes en el medi natural, contradient-se l'elemental principi de precaució.

D'acord amb tot això, és necessari avançar cap a una major integració dels principis de la conservació de la diversitat biològica i la sostenibilitat en les diferents polítiques sectorials i aconseguir que es tinguin en compte en tots els nivells de presa de decisions. És en aquest sentit que es recomana elaborar una llei d'avaluació ambiental estratègica de les diferents polítiques, plans i programes sectorials.

*d) El marc normatiu, econòmic i social amb incidència sobre la diversitat biològica*

L'actual sistema de distribució compartida de competències que regeix a l'Estat espanyol requereix mecanismes de coordinació dels diversos poders públics amb potestats legislatives i executives, els quals fins ara han estat insuficients i poc efectius en matèria de medi ambient i de conservació de la diversitat biològica, i, en especial, en la negociació i aplicació de tractats i acords internacionals.

La dispersió de competències ambientals entre els diferents departaments i nivells de la Administració, tot i els notables esforços que es fan per canviar aquesta situació, ha dificultat l'a-

dopció d'una política de conservació coherent, en part agreujada per la insuficient integració de les qüestions ambientals i dels principis de sostenibilitat en les polítiques dels diferents departaments i en la legislació sectorial.

L'extensa legislació ambiental amb què s'ha dotat Catalunya d'ençà de la recuperació de l'autogovern, que en determinats aspectes ha donat molt bons resultats, comença a quedar desfasada si es té en compte l'experiència adquirida en la gestió del medi natural durant tots aquests anys, i no sempre s'han aprofitat els nombrosos recursos que ofereix.

El desenvolupament dels instruments econòmics específics de caràcter ambiental (taxes, dipòsits retornables, etc.) són força limitats a Catalunya i també ho és la incorporació de les consideracions ambientals a les figures impositives tradicionals (IRPF, valor cadastral, donacions, etc.).

El grau de conscienciació ambiental s'ha incrementat en gran part de la població de Catalunya, però el grup social més ampli i estable encara és el dels poc conscienciats. D'altra banda, els sistemes de participació social haurien d'experimentar canvis importants i passar dels mecanismes actuals, desfasats i poc adequats, a l'establiment d'una nova cultura participativa capaç d'aconseguir una implicació social més gran a tots els nivells, des de l'elaboració de polítiques i la presa de decisions fins a l'execució d'aquestes.

De les diferents propostes realitzades en relació amb els aspectes anteriors, destaca la relacionada amb la necessitat de constituir un centre català per a l'estudi i la conservació de la diversitat biològica que, amb la participació de l'Administració, els centres de recerca i el sector privat, s'encarregui de promoure la recerca, l'establiment d'un programa de seguiment de la diversitat biològica de Catalunya, el manteniment del banc de dades de la diversitat biològica de Catalunya, la difusió d'informació, etc.

## Cloenda

L'any 1976 la Institució Catalana d'Història Natural —que no s'oblidi que va reprendre les seves activitats l'any 1972, any aquest que, al primer apartat d'aquest article, ja s'ha presentat com a cabdal en el pensament conservacionista— va editar el llibre *Natura ús o abús? Llibre blanc de la gestió de la natura dels Països Catalans*, i per primera vegada es prenia el pols al patrimoni natural català. En la presentació d'aquesta obra, el seu director, el sempre perspicaç Ramon Folch, ja se'n qüestionava la possible eficàcia, ja que era prou conscient que *inventariar* no vol dir 'solucionar' i per això s'exhortava a actuar per transformar les veus de denúncia en ordres de redreç (Folch, 1996).

L'arribada d'aquest llibre, anterior a l'establiment de la democràcia, va servir perquè els científics, professionals i afeccionats, tant se val, possessin les bases del que hauria de ser una gestió racional —avui se'n diu «sostenible»— del patrimoni natural —avui en bona part assimilat al

concepte de *diversitat biològica*— i, al costat d'arguments científics, coexistia l'esperança en un futur millor: els temps eren propicis per a les il·lusions.

L'efervescència pròpia d'aquests anys va produir altres propostes en la mateixa línia i també emparades per la solvència acadèmica, encara que de menor envergadura que el *Llibre blanc*, però no per això menys valuoses. Aquest era el cas de l'opuscle editat per la Universitat de Barcelona l'any 1979 i titulat *Propostes per a l'ordenació de l'espai no urbanitzat i per a la gestió dels recursos naturals adaptades a les necessitats dels Països Catalans*, que no és l'únic, cal repetir-ho, però és una bona mostra del que llavors es feia a les universitats.

Els efectes sobre la diversitat biològica durant els més de vint anys transcorreguts d'ençà de l'adveniment de la democràcia, cal analitzar-los amb un cert sentit crític: no és que no s'hagi avançat, però possiblement s'estigui més endarrere del que caldria. La mateixa comunitat científica s'ha acomodada massa sovint en un possibilisme que, potser, té massa de claudicació. Les aportacions dels científics en qüestions amb incidència social i la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica en són un bon exemple: han disminuït i, si encara s'han mantingut, ha estat gràcies a persones molt concretes i poc donades al conformisme.

Tot i així, els dubtes sobre l'aplicació de moltes de les propostes, elaborades per la comunitat científica, són bastant fonamentats, fins i tot en aquells casos en què ha estat la mateixa Administració qui n'ha demanat el parer o avis. Es podria esmentar com a exemple el Programa de Seguiment del Patrimoni Natural de Catalunya (Flora i vegetació) que, encarregat l'any 1995 a diversos especialistes de la Facultat de Biologia i de la Facultat de Farmàcia de la Universitat de Barcelona i de la Facultat de Ciències de la Universitat Autònoma de Barcelona, sembla haver-se fos definitivament.

Arribats a aquest punt, cal destacar la iniciativa de l'Institut d'Estudis Catalans d'endegar el seu projecte *Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica*, i de fer-ho de manera oberta a tot el conjunt d'experts en les diferents disciplines científiques i tècniques i orientada a ser un document útil per a tots els sectors socials implicats en la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica.

Les més de cent seixanta-dues propostes d'acció que s'han elaborat van dirigides a tots aquests sectors, des de l'Administració a les empreses, passant per les universitats, les organitzacions no governamentals, les associacions professionals o els mateixos ciutadans a títol individual i, sempre, des del convenciment que en relació amb la conservació de la diversitat biològica tots hi tenen alguna cosa a dir i alguna responsabilitat per assumir.

Segur que és exagerat pensar que aquest projecte ha obert una nova etapa en què la comunitat científica assumeix un paper més actiu i compromès en relació amb la conservació de la diversitat biològica que el desenvolupat en les dues darreres dècades, i possiblement no deixa de ser un capítol més d'una llarga i insulsa història, però malgrat tot haurà servit per demostrar que es poden fer coses, que cal fer-les i que es disposa dels mitjans i els coneixements suficients perquè es facin.



## Referències bibliogràfiques

- BELLÉS, X. (1994). *Sobre paradisos perduts i espècies extingides: La crisi de la biodiversitat*. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans.
- CONSELL D'EUROPA; UNEP; ECNC (1996). *Pan-European Biological and Landscape Diversity Strategy: a vision for Europe's natural heritage*. Amsterdam: Consell d'Europa: UNEP: ECNC.
- DE KLEMM, C.; SHINE, C. (1993). *Biological diversity conservation and the law*. Gland; Cambridge: IUCN.
- DELBAERE, B. C. W. [ed.] (1998). *Facts & figures on Europe's biodiversity: state and trends 1998-1999*. Tilburg: ECNC.
- ESTEBAN, J. A. [et al.] (1998). *Research and biodiversity: a step forward. Report of and electronic conference*. Barcelona: Departament de Medi Ambient. Generalitat de Catalunya.
- EUROPEAN ENVIRONMENTAL AGENCY (1998). *Europe's Environment: the Second Assessment*. Copenhagen: EEA.
- FOLCH, R. [dir.] (1976). *Natura ús o abús? Llibre blanc de la gestió de la natura als Països Catalans*. Barcelona: Editorial Barcino.
- GERMAIN, J. (1999). «La incorporación de los tratados, las recomendaciones y las directrices internacionales en el proceso de elaboración de las estrategias nacionales para la conservación y el uso sostenible de la diversidad biológica». A: *Actas del seminario internacional Desarrollo sostenible en el Mediterráneo, entre la realidad y la utopía*. Palma de Mallorca: 'Sa Nostra' Caixa de Balears.
- GLOWKA, L. [et al.] (1994). *A guide to the Convention on Biological Diversity*. Gland; Cambridge: IUCN.
- GROOMBRIDGE, B. [ed.] (1992). *Global biodiversity: Status of the Earth's living resources*. Londres: Chapman & Hall.
- HEYWOOD, V. H. [ed.] (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS (2000). *Objectius i propostes d'actuació per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya*. [Inèdit]
- MALLARACH, J. M. (1999). «Els espais naturals protegits a Catalunya i els nous paradigmes de la conservació». A: *Parcs naturals, més enllà dels límits*. Barcelona: Generalitat de Catalunya.
- UNIVERSITAT DE BARCELONA [et al.] (1979). *Propostes per a l'ordenació de l'espai no urbanitzat i per a la gestió dels recursos naturals adaptades a les necessitats dels Països Catalans*. Barcelona: Universitat de Barcelona.
- (1995). *Programa de seguiment del patrimoni natural de Catalunya (Flora i vegetació)*. [Inèdit]
- (1999). «Estratègies de conservació de la biodiversidad». A: *IV Congreso Nacional del Medio Ambiente*. Vol. 4. Madrid: Colegio Oficial de Físicos.
- WRI; IUCN; UNEP (1992). *Global biodiversity strategy*. Nova York: WRI: IUCN: UNEP.

## Adreces d'Internet que poden ser d'utilitat

Convention on Biological Diversity (CBD): <<http://www.biodiv.org>>.

Departament de Medi Ambient, Generalitat de Catalunya: <<http://www.gencat.net/mediamb>>.

Environmental Treaties and Resource Indicators (ENTRI): <<http://sedac.ciesin.org/pidb>>

European Centre for Nature Conservation (ECNC): <<http://ecnc.nl>>.

European Environment Agency (EEA): <<http://www.eea.eu.int>>.

European Topic Centre on Nature Conservation (ETC/NC): <<http://www.mnhn.fr/ctn/>>.

Institució Catalana d'Història Natural: <<http://www.iecat.net/ichn>>.

Institut d'Estudis Catalans: <<http://www.iecat.net>>.

The World Conservation Union (IUCN): <<http://www.iucn.org>>.

United Nations Environment Programme (UNEP): <<http://www.unep.org>>.

# Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica

Xavier Carceller

Departament de Medi Ambient. Generalitat de Catalunya

## 1. Introducció

Les estratègies per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica tenen el seu origen immediat en el Conveni sobre la Diversitat Biològica de Rio de Janeiro (1992). L'Estat espanyol ratificà aquest Conveni l'any 1993.

D'acord amb l'article sisè del Conveni (mesures generals per a la conservació i l'aprofitament sostenible), cada part contractant ha de desenvolupar estratègies, plans o programes nacionals per a la conservació i l'aprofitament sostenible de la biodiversitat o adoptar amb aquesta finalitat estratègies, plans o programes que reflecteixin, entre altres aspectes, les mesures establertes en el Conveni que la puguin afectar.

Tot i que les parts signatàries del Conveni són els estats, a la pràctica s'han formulat estratègies en tots els àmbits: a escala global,<sup>1</sup> en l'àmbit del Consell d'Europa,<sup>2</sup> en el pla comunitari,<sup>3</sup> en l'estatal,<sup>4</sup> etc. A l'Estat espanyol, a més, diverses comunitats autònomes preparen les seves estratègies. En el cas concret de Navarra, aquesta estratègia ja ha estat finalitzada.

Lògicament, un document d'aquesta transcendència no pot ser fruit de la improvisació i requereix un ampli procés de participació dels principals sectors implicats: poders públics, comunitat científica, agents econòmics, moviments socials, etc.

A Catalunya, el Departament de Medi Ambient de la Generalitat ha impulsat aquests darrers anys la formulació de l'*Estratègia catalana per a la conservació i l'ús sostenible de la di-*

---

1. WRI, UICN i UNEP (1992), *Global biodiversity strategy: guidelines for action to save, study, and use Earth's biotic wealth sustainably and equitably*, Washington, World Resources Institute.

2. EUROPEAN COUNCIL, UNEP i EUROPEAN CENTRE FOR NATURE CONSERVATION (1996), *The Pan-European Biological and Landscape Diversity Strategy*, Amsterdam, European Council, UNEP i European Centre for Nature Conservation.

3. COMISSIÓ EUROPEA (1998), *Integración de la biodiversidad. Estrategia de acción de la Comunidad Europea*, Luxemburg, Oficina de Publicacions Oficials de les Comunitats Europees.

4. MINISTERI DE MEDI AMBIENT I DIRECCIÓ GENERAL DE CONSERVACIÓ DE LA NATURA (1999), *Estrategia española para la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica*, Madrid, Ministerio de Medio Ambiente i Dirección General de Conservación de la Naturaleza.

*versitat biològica*, d'acord amb una resolució del Parlament de Catalunya en aquest sentit (1997).

A continuació s'exposaran els principals treballs previs que s'han dut a terme, els plantejaments actuals en el marc de l'elaboració de l'Agenda 21 de Catalunya i, finalment, la proposta sobre 1996. Un conjunt de mesures prioritàries, d'aplicació a curt termini, que poden constituir l'avantatge del pla d'acció de la futura estratègia.

## **2. Treballs previs en el marc de l'elaboració de l'Estratègia**

### **2.1. Els treballs de base de l'Institut d'Estudis Catalans (1996-1999)**

Calia, en primer lloc, disposar d'una diagnosi de la màxima solvència sobre l'estat de la diversitat biològica a Catalunya i els seus components. Òbviament, això no podia resultar possible sense una participació efectiva de la comunitat científica catalana.

L'any 1996, l'Institut d'Estudis Catalans va proposar al Departament de Medi Ambient la realització dels treballs de base necessaris. En conseqüència, ambdós organismes van signar el mateix any un protocol i un conveni de cooperació, seguits d'un nou conveni l'any 1997.

Els acords comportaren la coordinació de les tasques per l'IEC i el seu finançament per part del Departament de Medi Ambient. Una comissió mixta de seguiment es va encarregar de la supervisió dels treballs, el lliurament final dels quals va tenir lloc l'abril de 1999.

Els treballs, d'una gran exhaustivitat, han comptat amb la participació d'uns cent cinquanta especialistes i el seu cost ha estat d'uns vint-i-dos milions de pessetes. Formalment, s'han estructurat en cinquanta-cinc estudis temàtics agrupats en cinc grans àmbits, tal com mostra el quadre annex.

En cada apartat temàtic, les tasques han comprès la recopilació de la informació disponible, l'avaluació de l'estat actual, la detecció de tendències i la formulació de propostes de mesures per a la conservació de la biodiversitat.

El document final de diagnosi conté un resum de les principals dades aportades per cada estudi temàtic, amb la definició consegüent dels objectius que es proposa assolir en cada cas.

Paral·lelament a la realització dels treballs de l'IEC, el Departament de Medi Ambient, que participà en el grup de treball per a l'elaboració de l'estratègia estatal abans esmentada, ha impulsat un conjunt d'actuacions i iniciatives molt diverses. Les més significatives són descrites a continuació.

### **2.2. La Conferència Electrònica sobre Recerca i Biodiversitat (1998)**

A partir d'una proposta del Grup de Treball Europeu sobre Recerca i Biodiversitat que va assolir el suport de la Direcció General XII de la Comissió Europea, el Departament de Medi Ambient va organitzar i coordinar aquesta conferència electrònica.

QUADRE 1. Estructura dels treballs de base de l'IEC

<b>1. Marc social i polític</b>
1.1. Àmbit institucional — Distribució competencial, organització administrativa i territorial, desenvolupament legislatiu i planejament
1.2. Agents implicats
<b>2. Identificació i seguiment dels components de la diversitat biològica</b>
2.1. Identificació de l'estat dels components de la diversitat biològica Ecosistemes i hàbitats — Ecosistemes terrestres, ecosistemes aquàtics continentals, ecosistemes marins Espècies i comunitats — Microorganismes, algues marines, algues d'aigua dolça, fongs i líquens, briòfits, plantes vasculares, comunitats vegetals, invertebrats no artròpodes, artròpodes, vertebrats, gens i genomes
2.2. Seguiment dels components de la diversitat biològica
2.3. Manteniment i organització de les dades sobre la diversitat biològica
<b>3. Conservació de la diversitat biològica i ús sostenible dels seus components</b>
3.1. Conservació <i>in situ</i> — Protecció dels ecosistemes i hàbitats i del paisatge, espais naturals protegits, rehabilitació, restauració i creació d'espais naturals, conservació de les espècies i les comunitats, espècies i comunitats protegides, recuperació i introducció d'espècies, agrosistemes i sistemes modificats per l'explotació humana d'alta diversitat, espècies d'interès agrícola o ramader
3.2. Conservació <i>ex situ</i> — Grups que requereixen mesures de conservació, instal·lacions
3.3. Ús sostenible L'ús sostenible en els diferents sectors — Sostenibilitat de les polítiques de conservació, agricultura, silvicultura, caça i pesca continental, pesca marina i aqüicultura, energia i indústria, planificació territorial i transport, recursos hídrics, turisme i lleure, avaluació de l'impacte ambiental, usos i pràctiques tradicionals, emergències
3.4. Mesures econòmiques — Mesures econòmiques, mesures comercials, fiscalitat, incentius
<b>4. Ús dels recursos genètics</b>
4.1. Accés als recursos genètics
4.2. Accés a la tecnologia
4.3. Bioseguretat
4.4. Patents
<b>5. Investigació, educació i informació</b>
5.1. Investigació
5.2. Formació
5.3. Educació
5.4. Consciència pública i participació
5.5. Informació
5.6. Cooperació internacional

Amb la participació de més de cinc-cents especialistes i una durada de vuit setmanes, els debats s'estructuraren entorn de sis àrees temàtiques: agricultura, boscos, pesca, conservació dels recursos naturals, turisme i caça, i política regional, planificació física, energia i transport. Les conclusions dels diferents àmbits<sup>5</sup> aporten diagnòstic, prioritats i propostes d'actuació que constitueixen referències vàlides per a l'elaboració d'estratègies i plans d'acció.

### 2.3. *El document Bases per a l'estratègia catalana sobre la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica (1998)*

Amb motiu del Dia Mundial de la Biodiversitat de l'any 1998, el Departament de Medi Ambient va elaborar aquest document, que, per primera vegada, plantejava una definició preliminar d'objectius i d'àmbits d'acció prioritària per orientar la redacció de l'estratègia, després d'analitzar les diverses estratègies d'aquest tipus existents a escala mundial i europea. També definia el programa general per al desenvolupament del procés de formalització, debat, adopció i aplicació de l'estratègia, a partir de tres fases successives: preparació, decisió i aplicació i avaluació.

Pel que fa als objectius generals de l'estratègia, les bases determinaven que haurien d'incloure almenys els següents:

- I. Protegir la diversitat d'ecosistemes, espècies i dotacions genètiques que componen la diversitat biològica de Catalunya i els processos ecològics dels quals depenen.
- II. Eliminar o reduir les amenaces que comprometen la conservació dels components de la biodiversitat.
- III. Garantir que els usos i aprofitaments que es fan dels components de la biodiversitat siguin sostenibles.

### 2.4. *El sistema d'informació sobre el patrimoni natural*

La implantació aquests darrers anys del sistema d'informació sobre el patrimoni natural de Catalunya, en el marc del sistema d'informació ambiental del Departament de Medi Ambient, ha obert noves possibilitats per als enfocaments i el desenvolupament futur de l'estratègia.

Entre els productes amb una incidència més directa pel que fa a l'inventari, l'avaluació i el seguiment de la biodiversitat hi ha els següents (figura 1):

#### a) El banc de dades de biodiversitat

Conté un recull sistemàtic de dades sobre la distribució de les espècies en el territori català. És una eina bàsica per conèixer les dades reals (i la seva font) de localització de les espècies i, a par-

---

5. J. A. ESTEBAN, M. J. COSTELLO *et al.* (1998), *Research and biodiversity. A step forward. Report of an electronic conference*, Barcelona, Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient.

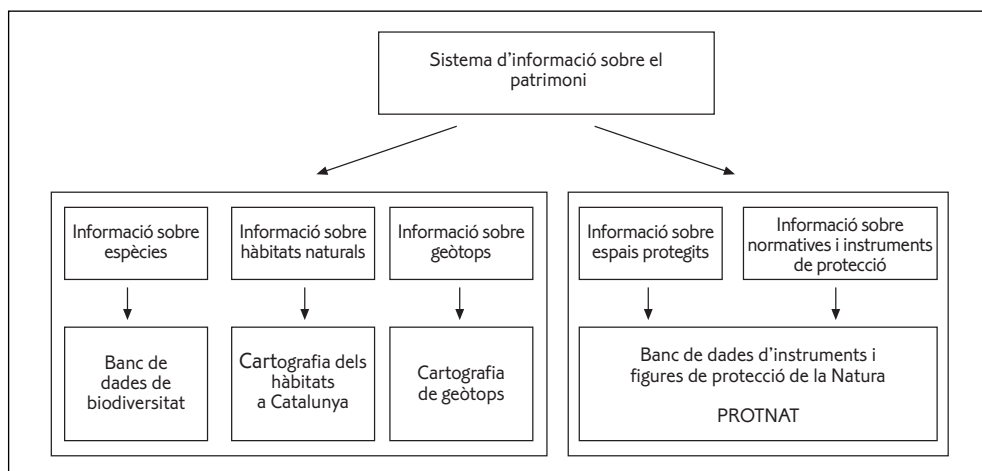


FIGURA 1. Sistema d'informació sobre el patrimoni natural.

tir d'aquí, la seva distribució, la llista de les presents en una part concreta del territori, mapes de distribució, etc. Actualment, el banc de dades disposa de pràcticament un milió de citacions introduïdes, totes de flora i vegetació, i s'està treballant en els mòduls de vertebrats, fongs i invertebrats, dels quals, en breu, ja es podrà disposar de les primeres dades. Pot accedir-s'hi per consulta a <http://www.gencat.net/mediamb/pn.htm>.

La figura 2 mostra una de les pantalles de consulta d'aquest banc de dades.

#### b) La cartografia dels hàbitats a Catalunya

Es tracta d'una cartografia en SIG (sistema d'informació geogràfica), a escala de sortida 1:50.000, dels hàbitats (sistemes i subsistemes naturals) presents a Catalunya, desenvolupada, com en el cas anterior, en conveni amb la Universitat de Barcelona. Les unitats de la llegenda d'aquesta cartografia es troben relacionades mitjançant una base de dades amb altres classificacions d'hàbitats europees (hàbitats d'interès comunitari, classificació Corine biòtops) i amb la classificació de la vegetació segons les associacions vegetals definides a Catalunya. Actualment, ja s'han elaborat vint-i-un dels vuitanta-sis fulls 1:50.000 que comprenen l'àmbit administratiu de Catalunya. El final d'aquesta cartografia és previst per a l'any 2003.

La cartografia dels hàbitats ha de permetre sistematitzar la protecció de la diversitat d'hàbitats existents en un territori, per mitjà del planejament territorial i urbanístic, una correcta implantació de la Directiva hàbitat de la Comunitat Europea, un tractament més rigorós i metòdic de la qüestió de les connexions biològiques i una aplicació més eficaç de les avaluacions d'impacte ambiental, entre altres aplicacions.

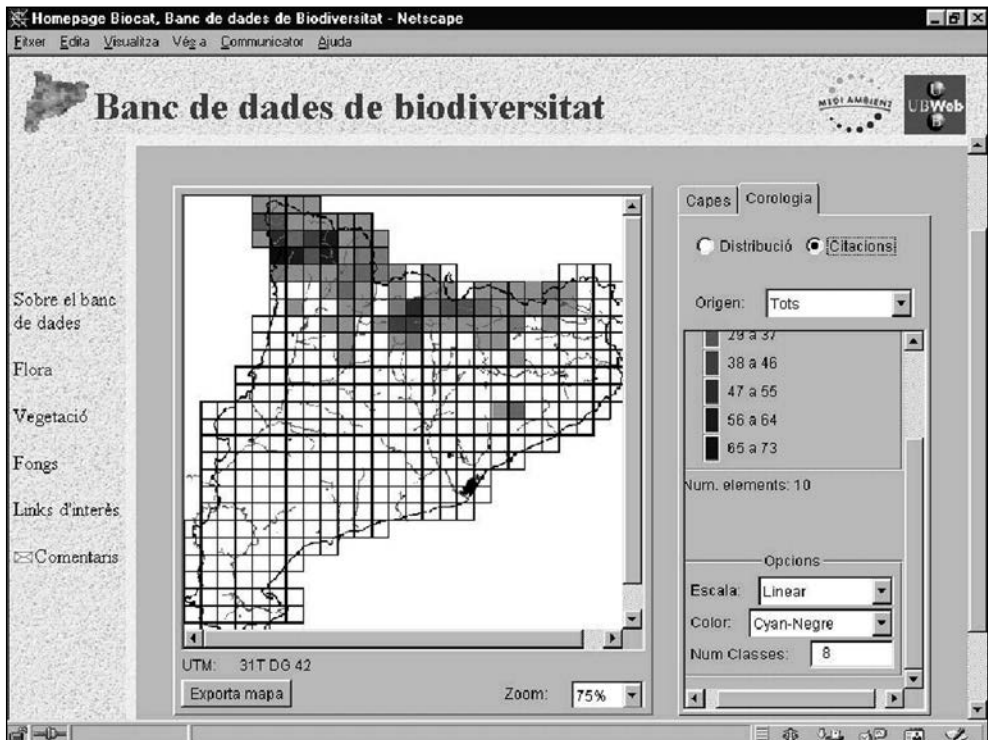


FIGURA 2. Banc de dades de biodiversitat.

### c) L'inventari de zones humides de Catalunya

En fase final d'elaboració i ja parcialment accessible per Internet, ha identificat i delimitat cartogràficament més de dues-centes vint zones humides. Aquestes zones són objecte, així mateix, d'una caracterització ecològica (comunitats vegetals, poblament animal, etc.), d'una avaluació del seu interès i problemàtica de conservació, i també es defineixen criteris i recomanacions per a la seva gestió. Paral·lelament, l'elaboració de l'inventari comporta la creació d'una base de dades relacionada a la cartografia, digitalitzada a escala 1:5.000, la qual constitueix, a més, una capa del SIG.

### 2.5. Treballs per al seguiment i el monitoratge de l'estat de la biodiversitat

Una estratègia d'aquest tipus ha de definir els mecanismes de seguiment necessaris que permetin avaluar d'una manera permanent l'estat de la biodiversitat i dels seus components, i també el grau d'implantació de la mateixa estratègia i la idoneïtat de les mesures que s'hi estableixen.



En aquest sentit, cal tenir en compte, en primer lloc, l'experiència acumulada durant els darrers anys sobre el seguiment de variables d'interès mediambiental que van més enllà de la valoració de l'estat dels recursos naturals. Actualment, es disposa de dades sobre un gran nombre de variables que han estat recollides al llarg dels darrers anys per diferents administracions i que poden constituir, en alguns casos, bons indicadors sobre l'estat de conservació de la biodiversitat i també per avaluar l'ús sostenible dels recursos.

L'any 1998, el Departament de Medi Ambient va encomanar el treball *Estudi sobre la utilització d'indicadors sobre l'estat dels recursos naturals en el marc dels països de l'OCDE*.<sup>6</sup> Des d'una perspectiva global, aquest treball analitza sistemàticament els indicadors suggerits per diversos organismes internacionals i pels estats europeus i constitueix també una referència per a la redacció final de l'estratègia.

Amb caràcter més puntual, el Departament de Medi Ambient en conveni amb la Universitat de Barcelona, desenvolupa des de l'any 1993 un pla de seguiment de ropalòcers com a bioindicadors de canvis en els sistemes naturals de Catalunya. Aquest pla, que actualment compta amb trenta estacions de mostreig i seguiment sistemàtics repartides per tot el territori, ha aportat dades significatives en indrets particularment sensibles del nostre territori. Pretén proporcionar informació a escala regional dels canvis que experimenten les poblacions de papallones, detectar les tendències que podrien afectar l'estatus d'una espècie determinada i monitorar els canvis numèrics en una localitat concreta i, gràcies a la comparació amb els resultats obtinguts en altres àrees, determinar l'impacte que suposen els factors locals sobre les poblacions de papallones. A banda de tenir utilitat *per se*, aquest pla de seguiment esdevé una experiència pilot que pot ser completada amb la implantació del seguiment d'altres bioindicadors.

## **2.6. El banc de dades de figures i instruments per a la protecció del patrimoni natural a Catalunya (PROTNAT)**

Recull tota la informació (alfanumèrica i cartogràfica) pel que fa a les normatives d'aplicació a Catalunya per a la protecció dels hàbitats i els espais naturals, de la flora i de la fauna. També fa un recull dels instruments que aquesta normativa ofereix per a la protecció de la natura mitjançant la gestió dels recursos naturals (aigua, sòl, aprofitaments forestals,...). El banc de dades està compost per una base de dades alfanumèriques amb un programari de consulta propi, i diverses capes cartogràfiques digitals dels límits dels espais naturals protegits a Catalunya segons les diverses modalitats de protecció existents. Actualment, pot ser descarregada per Internet i es preveu que en el futur es pugui consultar directament a la xarxa.

---

6. J. A. ESTEBAN (1998), *Estudi sobre la utilització d'indicadors sobre l'estat dels recursos naturals en el marc dels països de l'OCDE*, Barcelona, Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient. (No publicat.)

### 3. Plantejament actual de l'estratègia

Durant el temps transcorregut des de l'inici del procés, l'enfocament d'aquest ha experimentat modificacions substancials per raons diverses. D'una banda, altres experiències alienes han mostrat la necessitat d'adoptar un mètode més obert, menys lineal i més iteratiu. No sembla possible aconseguir que els postulats de l'estratègia siguin assumits pels diversos sectors de la societat, social, politicoinstitucional i econòmic, sense una participació efectiva de tots aquests en el terreny en l'elaboració. Sense això, l'estratègia no podrà esdevenir un element inductor de canvis necessaris, i fàcilment la seva funció restarà limitada a engruixir el ja considerable volum de propostes d'acció ambiental que romanen oblidades a les biblioteques.

No resulta senzill trobar una alternativa plenament satisfactòria. En qualsevol cas, sembla evident que els sistemes habitualment emprats, caracteritzats per centrar el debat en documents exhaustius pràcticament tancats i restringir-lo a sectors minoritaris, no resulten vàlids.

D'altra banda, a partir de l'any 1998, el Departament de Medi Ambient ha impulsat la formulació de l'Agenda 21 de Catalunya, amb objectius similars però d'un abast global més ampli que el de l'estratègia. Això ha fet necessari articular els dos processos.

Així mateix, cal assenyalar un altre factor nou que pot incidir favorablement en el desenvolupament del procés. Durant aquests dos darrers anys, el Departament de Medi Ambient ha assumit l'exercici de les competències de la Generalitat en matèries com les aigües, la protecció dels espais naturals, de la fauna i la flora, la gestió forestal i cinegètica, etc., les quals s'afegeixen a les que ja exercia en àmbits com l'avaluació d'impacte ambiental, ambient atmosfèric, residus, sanejament i d'altres. Aquest fet comporta que una gran part de les actuacions que haurà de preveure l'estratègia afectaran, directament o indirectament, el marc d'actuació d'aquest Departament, el qual, per tant, es troba en condicions d'exercir un paper clau.

Com a conseqüència de tot l'esmentat, en aquests moments el procés es planteja de la manera que molt esquemàticament mostra la figura 3. En síntesi, el conjunt de treballs esmentats al punt anterior han donat lloc a la formulació d'una primera diagnosi, la qual permet integrar-ne els continguts en l'elaboració de l'Agenda 21 de Catalunya, de manera que, en aquest context, es pugui procedir posteriorment a la formalització dels documents estratègics destinats a facilitar els debats sectorials. Al mateix temps, la diagnosi possibilita la definició i l'aplicació d'un conjunt de mesures urgents (vegeu l'apartat 4) com avanç i germen del futur pla d'acció de l'estratègia.

### 4. Una proposta de cinquanta mesures prioritàries

Congruentment amb el que ha estat exposat al punt anterior, el Departament de Medi Ambient prepara un conjunt de mesures, l'execució de les quals podria iniciar-se o completar-se, segons els casos, en un termini curt i de manera paral·lela al desenvolupament del procés de materialització de l'estratègia.

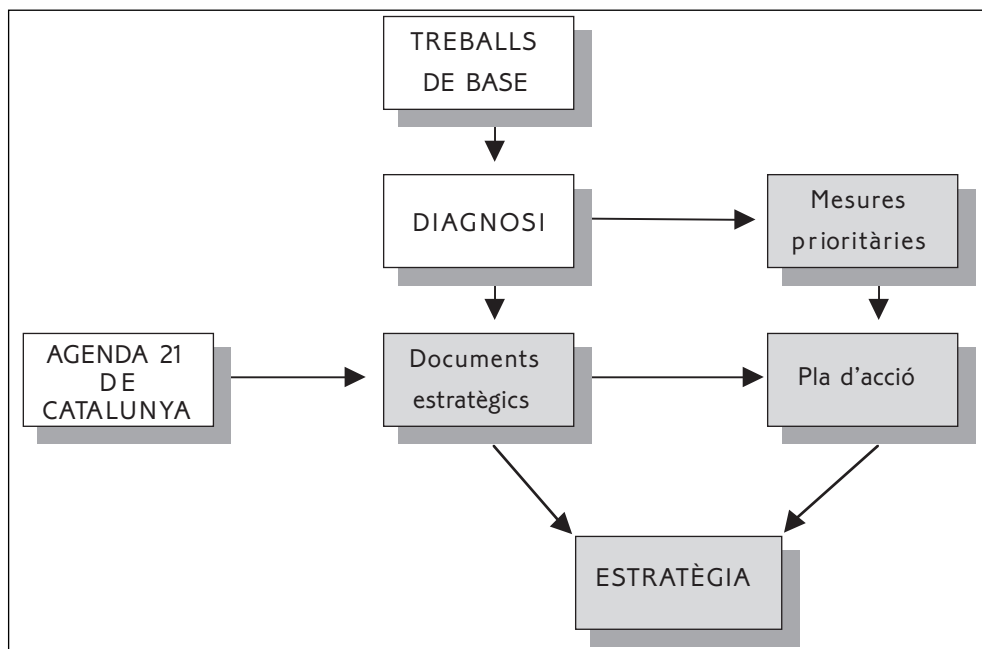


FIGURA 3. Plantejament de l'estratègia.

En aquests moments, existeix un primer esborrany de treball que recull una cinquantena de mesures i actuacions específiques. La definició d'aquestes s'ha fonamentat en els diversos documents i instruments descrits al punt 2, molt particularment en la diagnosi final dels treballs de base realitzats per l'IEC. Al mateix temps, s'han adoptat uns criteris de selecció possibilistes per tal que les mesures previstes puguin ser implantades en un termini raonablement breu. En aquest sentit, han estat considerades actuacions del Departament de Medi Ambient ja previstes o en curs d'execució, que es corresponen amb les recomanacions esmentades, i també n'han elegides d'altres que previsiblement podran ser assumides amb els mitjans propis.

Les diverses mesures i actuacions són agrupades en cinc àmbits:

- Mesures en l'àmbit legal, polític i administratiu
- Mesures d'identificació, avaluació i seguiment dels components de la diversitat biològica i del seu estat de conservació
- Mesures per a la conservació de la diversitat biològica
- Mesures sectorials per a l'ús sostenible de la diversitat biològica
- Mesures afavoridores d'un canvi de mentalitats i de comportaments socials

A continuació s'exposaran les principals mesures previstes en cada un d'aquests àmbits.

#### 4.1. *Mesures en l'àmbit legal, polític i administratiu*

Consisteixen en tres tipus d'accions:

a) Adequar les estructures administratives i els instruments legislatius als objectius de conservació i ús sostenible de la diversitat biològica

Pel que fa a les estructures administratives, una vegada unificades en el Departament de Medi Ambient les competències sobre aigües, conservació de la natura, gestió forestal i cinegètica, etc., es planteja l'adopció de fórmules organitzatives que garanteixin una capacitat de gestió adient. En concret, la creació d'una o més agències amb funcions en els àmbits de la conservació de la natura i forestal.

En el vessant legislatiu, es tracta d'actualitzar i unificar la legislació amb l'elaboració, amb caràcter prioritari, del projecte de Llei de protecció de la natura i del projecte de Llei sobre la informació, la difusió i la participació ambiental.

b) Integar la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica en les polítiques sectorials i intersectorials de les administracions públiques catalanes

Això requereix, en primer lloc, la incorporació de la conservació i l'ús sostenible de la biodiversitat com un component essencial en l'Agenda 21 de Catalunya i en les agendes 21 locals, i també la consideració de criteris anàlegs en els nous instruments legislatius que puguin incidir-hi.

Paral·lelament, es proposa el desenvolupament de programes específics de treball destinats a aprofundir la integració dels requeriments de conservació i ús sostenible de la diversitat biològica en les avaluacions d'impacte ambiental i en l'aplicació de la Llei d'intervenció integral de l'Administració ambiental.

Així mateix, es pretén promoure l'estudi de les actuacions necessàries per a la implantació de les avaluacions estratègiques d'impacte en els instruments de programació i de planificació, per tal d'aconseguir aquesta integració dels condicionants ambientals ja en les primeres fases dels processos decisoris.

c) Impulsar la cooperació internacional per a la conservació i l'ús sostenible de la biodiversitat, principalment en aquells països o territoris que suporten més notòriament la petjada ecològica de la societat catalana

Implica l'adopció de mesures per potenciar la presència directa de l'Administració catalana en aquells fòrums, comissions i programes de les institucions i organitzacions internacionals, especialment de la Unió Europea, que fan referència a la protecció i ús sostenible de la diversitat biològica, així com

promoure i participar en nous projectes internacionals de cooperació per al desenvolupament, en l'àmbit de la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica, particularment en la regió mediterrània.

#### *4.2. Mesures d'identificació, avaluació i seguiment dels components de la diversitat biològica i del seu estat de conservació*

Es tracta de mesures de signe molt divers: fomentar la inclusió entre les línies prioritàries de la programació de la recerca a Catalunya de l'inventari i el seguiment de la diversitat biològica en tots els seus aspectes; completar i actualitzar successivament el banc de dades sobre la biodiversitat a Catalunya; crear un programa de seguiment de la diversitat biològica a Catalunya a partir d'un sistema d'indicadors basat en els ecosistemes i les espècies, amb l'objecte de poder fer una supervisió i avaluació contínues de l'estat de la diversitat biològica i els seus components, etc.

Inclouen també la realització d'una diagnosi ecològica del litoral català i, en un ordre molt distint, l'inventari de col·leccions naturalístiques existents a Catalunya, en particular d'aquelles que hagin de configurar el Museu Nacional d'Història Nacional.

#### *4.3. Mesures per a la conservació de la diversitat biològica*

S'agrupen d'acord amb quatre objectius concrets:

##### *a) Reforçar el sistema d'àrees protegides de Catalunya*

Amb aquesta finalitat es preveu efectuar una avaluació de l'estat de conservació dels espais naturals protegits de Catalunya, amb la definició d'un sistema d'indicadors que permeti avaluar-ne continuadament la gestió.

Així mateix, i d'acord amb els resultats del treball anterior, caldrà dur a terme la redacció del Pla Director dels Espais Naturals de Protecció Especial de Catalunya, amb l'objecte de consolidar els espais existents, completar el sistema català de parcs naturals i altres espais de protecció especial, millorar-ne la cohesió i reforçar-ne la capacitat de gestió. Sens perjudici d'això, amb caràcter immediat podrà ser promoguda la declaració de nous parcs naturals (els Ports, Prades, Montsant i Alt Pirineu), paratges naturals d'interès nacional (pica d'Estats) i reserves naturals (fagedes dels Ports i d'altres de previstes al PEIN).

Especial transcendència tindrà la implantació de la xarxa europea Natura 2000 a Catalunya, sobre la base del Pla d'Espais d'Interès Natural, i l'aplicació amb caràcter preferencial en aquests espais dels beneficis del Programa de Desenvolupament Rural de Catalunya. Això ha de comportar també la millora de la representació en el PEIN de tots els components de la diversitat biològica de Catalunya i l'enfortiment dels mecanismes de gestió i de finançament del Pla.

Complementàriament, es preveu impulsar les xarxes comarcals i locals d'àrees protegides, amb la generació de la informació territorial necessària i la creació de figures jurídiques específiques com la d'espais naturals d'interès local, i també el foment de les iniciatives privades per a la creació, el finançament i la gestió dels espais protegits.

b) Millorar la coherència territorial d'hàbitats i poblacions

Aquest apartat inclou actuacions com ara completar l'elaboració de la cartografia dels hàbitats de Catalunya, per tal de mantenir globalment la conservació dels tipus d'hàbitats, amb especial atenció als endèmics, rars o amenaçats, i desenvolupar iniciatives per a la protecció d'ecosistemes particularment fràgils o amenaçats (Inventari de zones humides de Catalunya, Programa per a la Conservació de la Biodiversitat en els Ambients Esteparis de Catalunya, etc.).

També incorpora l'adopció, la implantació i el desenvolupament de les directrius estratègiques per al manteniment de les connexions ecològiques i paisatgístiques entre els espais protegits, elaborades d'acord amb la Resolució 552/V del Parlament de Catalunya.

c) Conservar i recuperar les comunitats i espècies amenaçades

Es consideren prioritàries les actuacions següents: la promulgació del Decret sobre la protecció d'espècies de la flora vascular de Catalunya, la creació de catàlegs i adopció de plans de recuperació d'espècies amenaçades i el desplegament de la xarxa de control dels herbassars de fanerògames marines.

d) Protegir la diversitat biològica *ex situ*

Es proposa la creació immediata d'un banc de germoplasma dirigit específicament a la conservació d'espècies protegides. A més, cal promoure l'adequada conservació *ex situ* d'espècies silvestres i de recursos genètics, a través de programes coordinats amb bancs de gens, centres de cria en captivitat, zoològics, jardins botànics i col·leccions, i el seguiment i control de les espècies protegides de viver.

#### 4.4. *Mesures sectorials per a l'ús sostenible de la diversitat biològica*

a) Amb caràcter general, caldrà incentivar l'adopció d'acords, codis de conducta i plans de conservació i ús sostenible de la diversitat biològica en els diferents sectors públics i privats.

Així mateix, caldrà procedir a la promoció d'auditories sectorials i la divulgació de les bones pràctiques existents en els diversos sectors.

#### b) Planificació territorial i urbanisme

Atesa la rellevància que, previsiblement, adquiriran els plans territorials parcials i altres instruments anàlegs de caràcter supramunicipal, esdevé urgent introduir en els objectius, les metodologies i les determinacions d'aquests plans el manteniment de la diversitat biològica i de la permeabilitat ecològica del territori. Les noves bases cartogràfiques temàtiques i la implantació de tècniques administratives com les avaluacions estratègiques d'impacte són alguns dels mecanismes utilitzables.

Mesures anàlogues són també d'aplicació al planejament urbanístic, el qual cal que, a més, s'adeqüi a les indicacions de les auditories ambientals i les de les agendes 21 locals.

#### c) Agricultura i ramaderia

Resulta essencial l'aplicació dels mecanismes de finançament comunitaris per tal d'implantar mesures agroambientals destinades a afavorir les pràctiques compatibles amb la conservació dels hàbitats i de les espècies naturals, l'eficiència en el consum de recursos i la qualitat ambiental en general. L'aprovació enguany del Programa de Desenvolupament Rural de Catalunya (2000-2007) el fa un instrument clau en aquest sentit.

Així mateix, altres mesures concretes que es preveuen són el foment de l'avaluació ambiental per a l'adequació de les activitats ramaderes, l'aplicació del Pla de Prevenció i Correcció de la Contaminació per Nitrats i la realització de l'inventari, la classificació i la senyalització dels camins ramaders de Catalunya.

#### d) Sector forestal

També, en aquest cas, destaca l'aplicació dels mecanismes de finançament comunitaris i, en concret, del Programa de Desenvolupament Rural de Catalunya, per tal d'implantar mesures destinades a afavorir mètodes d'aprofitament dels recursos forestals compatibles amb la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica.

Així mateix, es planteja l'elaboració de l'estratègia forestal de Catalunya, en el marc del Pla General de Política Forestal i de la futura Agència que es farà càrrec de la gestió forestal dins de l'Administració de la Generalitat.

Resulta igualment important el foment de la planificació sostenible dels aprofitaments forestals mitjançant els plans tècnics de gestió i millora forestal i altres instruments anàlegs, a partir d'eines com l'Inventari ecològic i forestal de Catalunya.

#### e) Caça i pesca

Com a mesures principals destaquen l'establiment d'un nou model de planificació cinegètica sobre la base de l'aplicació de l'Ordre de 21 d'abril de 1999, per la qual es fixen les instruccions generals per a la redacció, l'aprovació i la revisió dels plans tècnics de gestió cinegètica; la potenciació de la figura de les reserves nacionals de caça i de la seva articulació amb la legislació de conservació de la natura; l'establiment d'un nou model de planificació de la pesca continental en el marc de la futura legislació de protecció de la natura, i la implantació d'esculls artificials per a la protecció de les zones de reproducció de la franja costanera.

#### f) Gestió hidràulica

Es preveuen fonamentalment dos tipus d'accions: la introducció dels objectius de conservació i ús sostenible dels sistemes fluvials en la revisió de la planificació hidrològica a Catalunya i la regulació i aplicació dels cabals mínims necessaris per tal de garantir un nivell admissible de desenvolupament de la vida aquàtica.

### **4.5. *Mesures afavoridores d'un canvi de mentalitats i de comportaments socials***

Caldrà procedir a l'estudi dels mecanismes adients per millorar i incrementar els incentius (especialment els econòmics, fiscals i financers) que reverteixen en la conservació de la biodiversitat i per eliminar els desincentius (especialment els econòmics, fiscals i financers) que afavoreixen la pèrdua de diversitat biològica. La transcendència i la complexitat d'aquest tema el fan requeridor d'una atenció especial.

Igualment, esdevé bàsic facilitar l'accés a la informació i els coneixements existents en matèria de diversitat biològica al públic en general i, particularment, als responsables de les preses de decisions. També es planteja, entre altres mesures, fomentar les iniciatives i el voluntariat per tal d'incentivar actuacions de protecció i de seguiment de la diversitat biològica àmpliament distribuïdes per tot el territori.



# El valor econòmic de la biodiversitat: són més alts els beneficis de la conservació que els costos de la mortalitat infantil?

Gareth Edwards-Jones

Escola de Ciències Agrícoles i Forestals. Universitat de Gal·les

## Per què cal valorar la biodiversitat?

Deixeu-me començar esmentant un debat hipotètic, però que ens és familiar: el de construir una nova carretera que circumval·li una població històrica amb mercat. En aquestes ocasions, els polítics sovint semblen mostrar-se tan a favor de les carreteres com la majoria de veïns de la zona. Però els ecologistes semblen mostrar-s'hi en contra. En una situació com aquesta, és difícil prendre una decisió lògica i justificable, ja que cada grup identifica en el projecte diferents avantatges i inconvenients (costos i beneficis). Per a la població local, els beneficis rau en una reducció del trànsit al centre de la ciutat, fet que implica una disminució del soroll i de la contaminació atmosfèrica, i garanteix alhora un entorn més segur. D'altres veïns, però, veuen que, del projecte, només se'n deriven costos i creuen que la reducció del trànsit al centre de la ciutat afectarà negativament els seus negocis. Els polítics suggereixen que s'obtidran beneficis econòmics a més gran escala, ja que es milloraran les comunicacions entre diferents regions, mentre que els ecologistes creuen que s'hauria de protegir el camp, i que no s'han de pertorbar les comunitats i espècies naturals. El problema fonamental és que el projecte afectarà diferents grups de persones de maneres molt diferents, i és difícil poder fer un càlcul racional dels seus costos i beneficis.

Una manera de resoldre els problemes esmentats consisteix a expressar els impactes d'un projecte com aquest a una escala similar. A partir d'aquí, seria més senzill decidir si els beneficis del projecte són o no superiors als costos. Els economistes asseguren que tenen la solució perfecta a aquest repte: convertir tots els costos i beneficis a una escala monetària. Per a un economista, aquesta solució té sentit, ja que la proposta encaixa amb la teoria econòmica neoclàssica, que diu que els diners poden servir, tot i que de manera imperfecta, per calcular en quina mesura es veu afectada la utilitat (el benestar) dels individus. Això és així perquè, quan es troben que han d'escollir entre dos béns, com, per exemple, entre «diners» i «qualitat de l'aire», els individus poden (implícitament o explícita) identificar un equilibri satisfactori entre les quantitats que volen d'aquells dos béns. Aquest equilibri representa un punt en què l'individu es mostra indiferent entre els dos nivells de les alternatives que se li ofereixen. En altres paraules, hi ha una certa quan-

titat de diners que poden servir per substituir exactament una determinada disminució de la qualitat de l'aire, i això fa que l'individu no es trobi, després d'aquesta disminució, en una situació pitjor que la que tenia abans, perquè la quantitat de diners la substitueix o compensa. D'aquesta manera, es duen a terme molt fàcilment comparacions entre els efectes de diferents accions, i tot el procés de presa de decisions pot representar-se com una anàlisi de cost i benefici (CBA, *cost-benefit analysis*; Hanley i Spash, 1993).

### Quin tipus de valors té la biodiversitat?

Els béns ambientals tenen uns impactes clarament molt diferents en el benestar dels éssers humans. Un pas important a l'hora de valorar l'efecte global d'aquests béns és determinar les diferents categories de valor que cal que recullin les tècniques de valoració. Després, aquestes categories poden resumir-se per obtenir un valor econòmic total (TEV, *total economic value*), que hauria d'indicar el valor total dels recursos per als éssers humans. Diversos economistes experts en medi ambient han proposat una taxonomia d'aquests valors econòmics associats als recursos naturals (Weisbrod, 1964; Krutilla, 1967). Si bé encara no s'ha arribat a una entesa total quant a aquesta taxonomia, s'accepta àmpliament que els valors ambientals poden dividir-se en dues categories generals: els «valors d'ús» i els «valors de no-ús». Els valors d'ús s'associen amb els valors que resulten d'alguna manera del contacte amb recursos naturals o del seu ús. Hi ha tres tipus de valors d'ús. Els valors d'ús directe estan relacionats amb l'ús directe dels recursos, i aquests poden ser destructius, com en el cas de l'extracció de llenya dels boscos o de peixos del mar, o no destructius, com la percepció d'un paisatge. Els valors d'ús indirecte sorgeixen quan el medi ambient proporciona algun tipus de servei a la humanitat simplement per mitjà del seu funcionament normal. Els boscos, per exemple, retenen el carboni i d'aquesta manera atenuen en part el canvi climàtic; els arbres poden estabilitzar la terra, i les zones humides, purificar l'aigua. A més d'aquests valors, els economistes mediambientals han introduït un «valor d'opció»,<sup>1</sup> que es defineix com el valor que la gent pagaria per un recurs mediambiental del qual volgués assegurar-se l'ús o el servei en el futur.

Els valors de no-ús corresponen a aquells beneficis que no impliquen un contacte entre els consumidors i el bé. La gent no ha d'utilitzar el bé ni directament ni indirecta per obtenir-ne un benefici. Aquests valors inclouen els «valors d'existència», que deriven senzillament del coneixement que un bé determinat existeix. També s'han plantejat hipòtesis sobre l'existència d'uns valors hereditaris. Es tracta de valors que rebem sabent que transmetrem alguna cosa a les generacions futures. La taula 1 mostra una llista il·lustrativa dels valors que s'atribueixen normalment als boscos.

---

1. Cal tenir en compte que alguns autors consideren el valor d'opció com a valor de no-ús.

TAULA 1. Valor econòmic total (TEV) dels boscos

<i>Consumtius</i>	<i>Valors d'ús</i>		<i>D'opció</i>	<i>Valors de no-ús</i>	
	<i>No consumtius</i>	<i>D'ús indirecte</i>		<i>Hereditaris</i>	<i>D'existència</i>
Fusta	Gaudi del paisatge	Biodiversitat	Biodiversitat	Biodiversitat del paisatge	Biodiversitat
Fruïtes, fruits secs, herbes, làtex, goma aràbiga, humus, etc.		Qualitat de l'aire	Integritat de la comunitat		
Llenya	Integritat de la comunitat	Qualitat del sòl	Gaudi del paisatge	Gaudi del paisatge	
Farratge i pinso		Cicle de l'aigua	Qualitat de l'aire, el sòl i l'aigua	Qualitat de l'aire, el sòl i l'aigua	
Recreació i caça		Canvi climàtic			

El valor econòmic total d'un bé mediambiental s'obté a partir de la suma dels components dels valors d'ús i de no-ús. En l'apartat següent es presenten alguns dels mètodes econòmics que s'utilitzen per assolir aquests valors.

### Conversió del valor de la biodiversitat en termes monetaris

#### *Teoria*

S'han ideat diverses tècniques per donar un valor monetari als béns mediambientals. Munasinghe (1993) ha classificat aquests mètodes econòmics en tres grups generals: enfocaments de mercat convencionals, enfocaments de mercat implícits i enfocaments de mercat construïts. L'objectiu d'aquesta ponència no és discutir sobre els detalls d'aquests mètodes; els lectors que hi estiguin interessats poden remetre's a algunes de les moltes obres de consulta que existeixen sobre el tema (per exemple, Arrow *et al.*, 1993; Edwards-Jones *et al.*, 2000; Mitchell i Carson, 1989). Tanmateix, a continuació i en la taula 2 es presenta un breu resum dels tres grups principals.

#### Enfocament convencional de mercat

La base dels enfocaments convencionals de mercat és establir un vincle entre un bé mediambiental i algun altre bé que ja té un valor en el mercat. Per exemple, el valor d'un canvi me-

TAULA 2. *Classificació de les tècniques de valoració (adaptada de Munasinghe, 1993)*

	<i>Mercat convencional</i>	<i>Mercat implícit</i>	<i>Mercat construït</i>	<i>Mètodes no econòmics</i>
Comportament real	Canvi de la productivitat Cost d'oportunitat Dosi-resposta Despeses preventives	Mètode del cost de viatge Diferencial salarial Sistema de preus hedonista	Mercat artificial	
Comportament potencial	Projectes ombra Costos substitutius		Valoració contingent	
Altres	Rendibilitat			Anàlisi de criteris múltiples Tècniques Delphi Avaluació d'impacte ambiental Programació lineal

diambiental, com ara un augment de l'estabilitat del sòl, podria calcular-se com el valor d'una collita *addicional* resultant de la millora mediambiental, comparada amb el nivell de producció sense aquesta millora. Una altra possibilitat és que un bé com la llenya, recollida en un bosc indonesi i utilitzada per cuinar a casa, podria valorar-se comparant el preu de la llenya al mercat nacional. Es considera que aquests tipus de mètodes són fiables, senzillament perquè es relacionen amb mercats existents. En termes generals, com més allunyat està el bé del mercat, menys fiable és el càlcul del seu valor real.

### Tècniques de mercat implícit

Aquests enfocaments pressuposen que el comportament dels individus posa de manifest unes valoracions implícites de determinades característiques de l'entorn. Aquest fet es revela per mitjà de l'acceptació de salaris per treballar en emplaçaments amb diferents nivells de qualitat ambiental, el pagament de preus o lloguers per propietats que tenen determinats nivells de serveis mediambientals, o per mitjà de costos associats a activitats específiques com els viatges recreatius a l'aire lliure.

### Mercat construït

En algunes ocasions és difícil obtenir una valoració adequada, ja sigui a través d'una tècnica de mercat convencional o implícit, quan es té en compte, per exemple, el valor de l'existència d'un

panda gegant. Senzillament, no hi ha una analogia en el mercat per a aquest tipus de bé. Per tant, per obtenir un valor cal construir un mercat hipotètic per a aquell bé. La tècnica que s'utilitza més per dur-ho a terme és el mètode de valoració contingent (CVM, *contingent valuation method*). Es tracta d'una tècnica controvertida a causa de la seva distància respecte dels mercats reals, la qual cosa afecta la fiabilitat dels seus càlculs, i perquè s'utilitza inevitablement per valorar béns intangibles com el valor d'existència.

El CVM funciona senzillament demanant a la gent (normalment mitjançant algun tipus de qüestionari) que afirmi què està disposada a pagar (WTP, *willing to pay*) per un bé mediambiental o què està disposada a acceptar (WTA, *willing to accept*) com a compensació per una pèrdua. D'aquesta manera, el format de qüestionari potencia un mercat hipotètic (contingent) per a un bé determinat. En efecte, als individus se'ls demana que mostrin la seva indiferència entre quantitats de diners (coneguts com a «ofertes» o «respostes») i el subministrament del bé en qüestió. Després, la població afectada pertinent pot avaluar la mitjana d'ofertes per donar un valor final al bé en qüestió. En el següent apartat es tracten alguns exemples dels resultats del CVM i d'altres tècniques.

### *Exemples*

#### Valors d'ús directes

El gènere humà fa un ús directe de gran nombre d'espècies per a una àmplia varietat de propòsits, que inclouen el menjar, la roba, l'allotjament i els usos farmacèutics, ornamentals i estètics, tant en els països desenvolupats com en els que estan en vies de desenvolupament. S'ha calculat, per exemple, que tan sols nou espècies de plantes proporcionen el 75 % de l'energia que el gènere humà obté de les plantes (com són el blat, l'arròs, el blat de moro, l'ordi, el sorgo, la patata, el nyam, la canya de sucre i la soja; Fowler i Mooney, 1990). A més d'utilitzar aquestes espècies per a l'alimentació, les plantes i els derivats de les plantes s'utilitzen també en la construcció, en enginyeria, en la generació d'energia i per fabricar roba. No obstant això, no totes les espècies que són útils per als humans es comercien en els mercats. Especialment en els països en vies de desenvolupament, moltes espècies es cullen i s'utilitzen directament, sense recórrer al mercat (vegeu la taula 3).

Tot i això, no totes aquestes activitats de recol·lecció estan restringides al tercer món; a Europa i Amèrica del Nord es cullen quantitats importants de fruits i bolets comestibles directament de la naturalesa.

TAULA 3. Exemples de productes derivats de fonts biològiques no comercialitzats al mercat

País	Tipus d'ecosistema	Ús de productes fora de mercat	Valor monetari	Referència
Belize	Selva tropical	Collita de plantes per a ús medicinal	3.327 USD/ha	Balick i Mendelsohn (1992)
Madagascar	Selva tropical	Llenya	38 USD/fam./any	Kramer <i>et al.</i> (1994)
Madagascar	Selva tropical	Crancs de riu	12 USD/fam./any	Kramer <i>et al.</i> (1994)
Madagascar	Selva tropical	Crancs	3,7 USD/fam./any	Kramer <i>et al.</i> (1994)
Indonèsia	Selva tropical	Rattan	5 USD / ha/any	Siebert <i>et al.</i> (1994)

#### Valors d'ús indirectes o serveis de l'ecosistema

Els serveis de l'ecosistema són aquells serveis proporcionats pels ecosistemes que aporten algun benefici al gènere humà. Un exemple d'aquests serveis és la descomposició de la gran quantitat de residus orgànics que produeixen els humans i les seves fàbriques, que sumades a tot el món pesen uns trenta-vuit mil milions de tones. Aquest procés de descomposició, que és una funció de l'ecosistema, avui dia proporciona més d'un servei a la humanitat. Elimina l'enorme volum de residus i pot servir alhora per reciclar-los i garantir que els nutrients importants tornin a entrar als ecosistemes, ja siguin naturals o controlats, i així fer possible el creixement continu de les plantes. La descomposició dels residus orgànics redueix el risc que aquests contaminin el medi ambient (Pimental, 1998).

Costanza *et al.* (1997) van identificar disset tipus de serveis de l'ecosistema, que anaven des de la regulació del clima fins a la recreació. Després d'identificar aquests tipus de funció, Costanza *et al.* (1997) van continuar el seu estudi per atorgar valors monetaris a aquests serveis i van calcular que el valor global dels serveis de l'ecosistema per als humans se situa entre els setze i els cinquanta-quatre bilions (10<sup>12</sup>) d'USD l'any, amb una mitjana de trenta-tres bilions anuals. Una altra anàlisi de la contribució de diferents ecosistemes a cadascuna de les disset classes de servei considera que els serveis més valuosos que proporcionen els ecosistemes són la regulació dels gasos i el reciclatge de nutrients. Els ecosistemes que ofereixen el valor més gran per hectàrea són els estuaris, les àrees humides i les planes d'inundació. El valor d'aquests ecosistemes està vinculat, en gran mesura, a la seva funció de reciclatge de nutrients i de tractament de residus.

TAULA 4. Valor WTP per a activitats relacionades amb la natura. Tots els valors s'han convertit a dòlars de poder adquisitiu constant de 1988, utilitzant índexs deflacionistes implícits de PNB

Bé	Valors WTP (USD)	Tècnica	Referència
Caça d'ants	72,00	TCM	Duffield (1988)
Caça d'antílops americans	67,64	TCM	Loomis i Cooper (1988)
Caça de cérvols	60,00	TCM	Brooks (1988)
Observació d'ants	20,43	CVM	Brooks (1988)
Pesca esportiva a tots els rierols de Montana	111,89	CVM	Duffield <i>et al.</i> (1987)
Pesca esportiva a tots els llacs de Montana	95,11	CVM	Duffield <i>et al.</i> (1987)
Pesca esportiva a totes les aigües de Montana	75,94	CVM	Duffield <i>et al.</i> (1987)

TCM = Mètode del cost de viatge, CVM = Mètode de valoració contingent

#### Valors d'existència

A més dels valors directes i indirectes que aporten als humans, moltes espècies també poden tenir un valor d'existència. Es tracta del valor que els humans els atorguen senzillament pel fet de saber que un determinat bé mediambiental existeix, independentment de si utilitzaran alguna vegada o no el bé, de manera directa o indirecta. Aquests valors són difícils de mesurar i impossibles de validar. Només són accessibles mitjançant la utilització de la metodologia de valoració contingent (CVM), i són l'origen d'una gran controvèrsia. Filosòficament parlant, és lògic, per exemple, esperar que la gent sigui capaç de convertir els valors d'existència en termes monetaris? Els valors d'existència constitueixen valors reals que els individus mantenen constantment durant períodes de temps llargs, o senzillament es formen com a resposta a l'enquesta del CVM? Atribuïm el mateix nivell de valor d'existència a totes les espècies, o l'existència d'algunes espècies està més valorada que la d'altres? Si és així, quines són les més valorades i les menys, i per què? Podem donar un valor d'existència a espècies extintes, és a dir, obtenim algun valor de saber que els dinosaures van existir encara que s'hagin extingit? Atès que l'ésser humà encara no coneix totes les espècies de la Terra, aquestes espècies no descrites tenen algun valor per a nosaltres? Com canvia aquest valor a mesura que en sabem més? Podem tenir valors d'existència negatius, és a dir, per a les espècies portadores de plagues i malalties? Tot i que s'ha debatut molt sobre aquests temes, bona part d'aquestes qüestions continuen sense resoldre's, si bé la llista d'espècies per a les quals s'han obtingut valors d'existència monetaritzats segueix creixent. La taula 5 en mostra alguns exemples.

TAULA 5. Exemples d'ofertes de disposició a pagar (WTP) per espècies amenaçades i en perill d'extinció (totes les xifres en USD de 1993)

Espècies	Disposició a pagar (USD)		
	Valor baix	Valor alt	Mitjana de tots els estudis
Estudis informatius del WTP anual			
Gamarús pigallat del Nord	44	95	70
Salmó del Pacífic/truita arc-iris	31	88	63
Ós gris			46
Grulla americana			35
Picot garser d'escarapella vermella	10	15	13
Llúdrria marina			29
Balena grisa	17	33	26
Àguila calba americana	15	33	24
Mufló de les Muntanyes Rocalloses	12	30	21
Tortuga marina			13
Salmó	7	8	8
Escardí lluci			8
Luxil barrat			6
Estudis informatius del WTP global			
Àguila calba americana	178	254	216
Balena geperuda			173
Vell marí			120
Llop	16	118	67
Tímal de l'Àrtic/truita galtatallada	13	17	15

FONT: Loomis i White (1996).

### Estudi: els costos de la conservació de la biodiversitat. El cas d'Uganda

Fins ara, la presentació s'ha centrat en la identificació i el càlcul dels beneficis de la biodiversitat. No obstant això, l'economia s'interessa per l'equilibri dels costos i els beneficis. És cert que algunes espècies suposen un cost per als humans. Per exemple, malgrat que per al control de plagues s'utilitzen tècniques modernes, les males herbes i les plagues encara redueixen la producció d'aliments a tot el món en aproximadament un terç (Conway i Pretty, 1991), mentre que d'altres espècies actuen com a agents i portadors de malalties que afecten els humans. L'impacte d'aquestes espècies s'ha debatut en nombroses ocasions (Terry, 1999) i aquí no s'hi aprofundirà més. La resta d'aquesta ponència tractarà més aviat dels costos associats a la conservació de la biodiversitat, en concret sobre la qüestió de si els beneficis derivats de la conservació de la biodiversitat en molts països en vies de desenvolupament són superiors o no als costos.

Per tal d'estudiar aquesta qüestió, més endavant es presenten algunes dades originals recollides per Howard (1995) i posteriorment revisades per l'autor. El seu propòsit és servir com a



exemple de mètode per calcular el valor econòmic global (TEV), però, més important encara, ens aporta alguns resultats molt interessants que ens fan comprendre els supòsits econòmics i ètics subjacents a la conservació de la biodiversitat. A continuació es presenten en detall els objectius generals d'aquest treball i els mètodes utilitzats per a la recopilació de dades, i les taules 6 i 7 mostren un breu resum dels principals resultats.

### *Propòsits i motius*

El propòsit de l'estudi era quantificar els costos i els beneficis associats a les àrees protegides a Uganda per calcular-ne el TEV. Això es va portar a terme mitjançant la revisió per separat de cada component del TEV. D'aquesta manera, l'estudi intentava atorgar un valor a tots els usos directes i indirectes de les àrees protegides d'Uganda, així com també quantificar-ne els valors d'opció i existència. També va examinar els costos associats al manteniment d'aquests valors, ambdós en termes de costos de gestió directes, i els costos d'oportunitat derivats de la protecció de la terra i els recursos, en lloc d'utilitzar-los de qualsevol altra manera com ara l'agricultura o la cria de bestiar. El benefici net (BN) per a la societat de les àrees protegides d'Uganda s'obté de la suma de tots els beneficis menys la suma de tots els costos, que es pot simplificar en:

$$BN_{Ap} = BB_{UD/C} + BB_{UD/NC} + BB_{UI} + BB_{O+} - C_G - C_{OP} - C_D$$

En què  $BN_{Ap}$  = benefici net per a la societat pel manteniment de les àrees protegides d'Uganda

$BB_{UD/C}$  = beneficis bruts obtinguts de l'ús directe de productes comercialitzats

$BB_{UD/NC}$  = beneficis bruts obtinguts de l'ús directe de productes no comercialitzats

$BB_{UI}$  = beneficis bruts obtinguts dels usos indirectes

$BB_{O+}$  = beneficis bruts obtinguts del no-ús (valors d'opció i d'existència)

$C_G$  = cost de les operacions de gestió

$C_{OP}$  = costos de protecció, en termes d'oportunitats perdudes per a un desenvolupament alternatiu

$C_D$  = cost per a la població local en termes de danys ocasionats als cultius i al bestiar.

### **Informació sobre Uganda i les seves àrees protegides**

Uganda està situada a l'equador, a l'Àfrica centroriental, i s'estén sobre una àrea d'uns 236.000 km<sup>2</sup>, a l'altiplà centrafricà. El país posseeix una diversitat biològica excepcional pel fet

d'estar situat en una zona en què coincideixen biotes típiques de les sabanes de l'Àfrica oriental amb biotes de les selves de l'Àfrica occidental. La concentració d'aquesta riquesa biològica en una àrea tan petita ofereix oportunitats extraordinàries per assolir objectius globals de conservació de la biodiversitat d'una manera rendible.

Segons el cens de població i d'habitatge de 1991 (Ministry of Finance and Economic Planning, 1994), Uganda té 16,7 milions d'habitants, és a dir, una densitat de 85 persones per quilòmetre quadrat. Això situa Uganda en quart lloc darrera de Rwanda, Burundi i Nigèria en termes de densitat de població a l'Àfrica, i el 89 % dels habitants viuen a les zones rurals. Gran part de les àrees protegides d'Uganda es van establir durant les primeres dècades del segle passat, en un temps en què la població humana representava una cinquena part de l'actual. Econòmicament, Uganda depèn en bona part de l'agricultura, que suposa aproximadament el 60 % del PIB, i més del 90 % de les seves exportacions, sobretot de cafè, el producte més exportat.

Actualment, 32.440 km<sup>2</sup> d'Uganda estan declarats parcs nacionals i reserves naturals i forestals, que equivalen a aproximadament el 13,7 % de la superfície total del país, o al 16,7 % de la seva superfície terrestre. Totes tres categories són «protegides», ja que inclouen predominantment sistemes naturals sense modificar, gestionats per garantir la protecció i el manteniment de la diversitat biològica a llarg termini, majoritàriament a partir de l'exclusió d'assentaments humans, de cultius i de bestiar domèstic.

## Mètodes

A continuació es detallen els mètodes utilitzats per obtenir dades en cadascuna d'aquestes categories, i els costos i beneficis s'expressen com a fluxos anuals. En la mesura del possible, les dades que es presenten corresponen a l'any fiscal 1993-1994, tot i que l'estudi cobreix un període de cinc anys (1989-1994).

### *Beneficis obtinguts de l'ús directe de productes comercialitzats ( $BB_{UD/C}$ )*

En general, els tres organismes de gestió responsables de les àrees protegides d'Uganda orientaven la seva tasca a la generació d'ingressos procedents de fonts força diferents (durant l'estudi, el Departament de Parcs Nacionals i el de Flora i Fauna d'Uganda es van fusionar per crear una nova Autoritat de la Flora i la Fauna d'Uganda). El Departament de Parcs Nacionals se centrava en el turisme, el Forestal tenia cura dels arbres fusters i d'altres productes vegetals, mentre que el departament de Flora i Fauna s'encarregava de la caça, la cria dels animals de caça i d'altres productes animals. Es van obtenir estadístiques dels ingressos dels departaments de comptabilitat dels organismes implicats, per mitjà dels directors o presidents respectius, i aquestes han constituït la recopilació de dades més completa possible del període d'estudi (1989-1994). En alguns

casos, però, no va ser possible compilar les estadístiques de resum necessàries de les dades fiscals de cada districte o zona particular, raó per la qual aquestes dades no es van poder incloure en l'anàlisi global.

### *Beneficis obtinguts de l'ús directe de productes no comercialitzats ( $BB_{UD/NC}$ )*

A Uganda tan sols s'ha dut a terme un estudi amb l'objectiu de quantificar l'ús que fan dels productes de les àrees protegides els habitants de la zona (Scott, 1994). En vista de l'escassetat de dades disponibles i de la percepció que es tenia de la importància de l'ús comunitari per a la valoració global dels costos i els beneficis de les àrees protegides, es va realitzar un programa de recollida de dades de camp com a part de l'estudi. L'objectiu d'aquest programa era obtenir un indicador general del valor dels productes proporcionats per les comunitats locals al sistema d'àrees protegides d'Uganda en conjunt.

Per tal d'obtenir dades representatives, en termes generals, dels terrenys constitutius de les àrees protegides, es van seleccionar tres zones d'estudi molt diferents:

— Reserva forestal de Budongo (825 km<sup>2</sup>), situada en una zona amb moltes precipitacions (1.500 mm/any) al districte de Masindi, amb un bon potencial agrícola, però amb una densitat de població humana relativament baixa (13 famílies per km<sup>2</sup>).

— Reserva forestal de les muntanyes de Maruzi (71 km<sup>2</sup>), situada al districte d'Apac, amb menys de 1.000 mm de precipitacions l'any, en una zona més adequada per a la cria de bestiar, però amb un potencial agrícola moderat. El districte, amb una densitat de població mitjana de 17 famílies per km<sup>2</sup>, està relativament poc poblat.

— Reserva forestal de West Bugwe (31 km<sup>2</sup>), situada al districte de Tororo, una zona de precipitacions moderades (1.250 mm/any) i un bon potencial agrícola, amb una densitat de població alta (45 famílies per km<sup>2</sup>) i greument desforestada.

En cadascuna d'aquestes zones es van estudiar dos pobles, l'un proper a la frontera de l'àrea protegida i l'altre més llunyà. En cada poble, es va preguntar almenys a deu caps de família sobre l'ús que feien dels recursos procedents de l'àrea protegida, i si havien experimentat cap pèrdua de cultius o de bestiar com a resultat de la proximitat a aquesta àrea. Es van obtenir dades sobre les quantitats de recursos recollits en les àrees protegides, el temps que es va invertir en la recol·lecció i els seus valors al mercat local. Això va permetre calcular les quantitats i els valors mitjans de cada producte utilitzat per família i considerar-lo en relació amb la distància a què es trobava cadascuna d'aquestes famílies respecte del límit de l'àrea protegida. La combinació de les dades dels sis pobles va fer possible el càlcul de valors mitjans de famílies situades a distàncies diferents del límit. Posteriorment, aquests valors mitjans es van utilitzar per fer una extrapolació de les famílies a una escala nacional. Aquesta extrapolació requeria calcular la longitud total del límit de l'àrea protegida a cada districte i relacionar-la amb la densitat de famílies en terres adjacents.

### *Beneficis obtinguts dels usos indirectes (BB<sub>UI</sub>)*

Tot i que s'han desenvolupat diversos mètodes per atorgar un valor monetari als atributs menys tangibles dels béns mediambientals (per exemple, mètodes de valoració contingent, cost de viatge i sistema de preus hedonista; Dixon *et al.*, 1994), en el cas d'Uganda aquests ofereixen oportunitats d'aplicació limitades. Això es deu, en part, a una manca greu de dades fiables sobre el medi ambient d'Uganda, i, en part, al fet que els mètodes es van dissenyar en el context de països industrialitzats per als quals el mercat és molt important.

Davant l'absència d'aquestes dades sobre Uganda, alguns dels càlculs de beneficis indirectes i de no-ús poden ser extrets d'altres estudis duts a terme a l'Àfrica, concretament de l'anàlisi dels costos i beneficis de la conservació de la selva tropical a l'Àfrica occidental, de Ruitenbeek (1989, 1990, 1992), i l'estudi de Norton-Griffiths i Southey (1995) sobre els costos d'oportunitat de la conservació de la biodiversitat a Kenya. Si bé les dades presentades en aquests estudis sovint depenen de suposicions força arbitràries, proporcionen una idea útil de la magnitud dels valors que probablement s'obtidrien en els ecosistemes africans tropicals. En aquest estudi, es va fer el càlcul de dos valors indirectes de l'ecosistema: la protecció de les conques hidrogràfiques i la captura del carboni.

#### Protecció de les conques hidrogràfiques

Molts ugandesos depenen de la protecció de les conques hidrogràfiques per mantenir el subministrament regular d'aigua d'alta qualitat als habitatges, per controlar les inundacions, per mantenir la fertilitat i la productivitat de les terres, per prevenir la sedimentació dels embassaments, dels canals de rec i d'altres instal·lacions, i per preservar les pesqueres. Aquests beneficis poden arribar a ser considerables, tal com s'indica en l'estudi de Ruitenbeek (1989) sobre la conservació de la selva de Korup, al Camerun, en què més del 50 % dels beneficis directes de la conservació es van atribuir a la protecció de les conques hidrogràfiques, que va fer possible la preservació de les pesqueres, el control del risc d'inundacions i el manteniment de la fertilitat del sòl. D'altra banda, Norton-Griffiths i Southey (1995) no van intentar valorar mai la funció de les àrees protegides de Kenya pel que fa a la protecció de les conques hidrogràfiques i de l'erosió, ja que creien que «no hi ha cap raó per pensar que el rendiment dels residus líquids o dels sediments es pugui alterar radicalment després de la conversió de terres PRF (és a dir, d'àrees protegides) per a usos agrícoles». Aquests dos estudis il·lustren la naturalesa subjectiva de la majoria de tasques de valoració del medi ambient, especialment en els casos en què les dades són inadequades o no existeixen.

Per proporcionar algun indicatiu del possible valor de les conques de captació protegides d'Uganda, es van atribuir xifres arbitràries del 70 % de la pesca anual dels llacs Edward i George, i el 20 % de la pesca anual dels llacs Kyoga i Albert, i del riu Albert a aquesta funció de les conques

hidrogràfiques. El resultat obtingut és d'un valor anual equivalent a 13,8 milions d'USD (Government of Uganda, 1995).

## Captura del carboni

En els últims anys s'han realitzat diverses valoracions dels danys provocats com a resultat de l'escalfament global per tona de carboni alliberat a l'atmosfera. Els valors actuals oscil·len entre 1,83 USD i 79,20 USD per tona, amb un valor central de 10 USD, que es considera apropiat per a l'ús general com a preu ombra del carboni (Brown i Pearce, 1994). Si s'utilitzen els valors de la biomassa justificats més amunt, produïts per l'Estudi Nacional de la Biomassa d'Uganda (Velle i Drichi, 1992), la conversió de les selves tropicals «intactes» en minifundis agrícoles implica una reducció de 70 tones de biomassa (matèria seca) per hectàrea, equivalent a 35 tones de carboni (suposant que el 50 % de matèria seca és carboni; Brown i Pearce, 1994). La conversió de boscos en terres de pastura implica una reducció de 34 tones de matèria seca, o 17 tones de carboni per hectàrea (Velle i Drichi, 1992). D'acord amb els valors actuals, el carboni contingut dins de l'àrea protegida té un valor d'uns 245 milions d'USD, tenint en compte que 700.000 hectàrees del total estan classificades com a selva «intacta» i que 2.540.000 són «bosc». Si utilitzem una taxa de descompte del 5 %, això és l'equivalent a un flux de caixa anual de 17,4 milions d'USD en vint-i-cinc anys (o 13,4 milions d'USD en cinquanta anys), un benefici que Uganda proporcionaria a tota la comunitat.

## *Beneficis obtinguts dels valors de no-ús ( $BB_{NU}$ )*

Sens dubte, els valors d'opció i existència són els beneficis menys tangibles associats amb les àrees protegides d'Uganda, i suposen uns reptes enormes pel que fa a la valoració monetària. En gran part, només poden valorar-se segons el que la societat està disposada a pagar, ja sigui a través del mercat (a través, per exemple, de donacions caritatives a organitzacions dedicades a la conservació) o com a resposta als estudis de valoració contingent. Atesa la naturalesa controvertida de calcular els valors d'existència, només es van calcular els valors d'opció de la biodiversitat. Els valors d'opció que es van tenir en compte estaven relacionats amb el valor farmacèutic de la vegetació natural i el material genètic per al cultiu de cafè.

La biodiversitat sosté una indústria farmacèutica molt valuosa a base de plantes (Principe, 1991). Tal com apunten Pearce i Moran (1994), fins ara la valoració econòmica del valor farmacèutic de la biodiversitat ha estat bastant especulativa, amb valors basats en el valor de mercat de la matèria prima vegetal a l'hora de comercialitzar-la, o en el valor de mercat dels medicaments obtinguts, o en el valor de les vides salvades per aquests medicaments. Segons quin d'aquests mètodes de valoració s'utilitzi, Pearce i Moran (1994) van calcular un ventall de valors probables per al valor farmacèutic de la selva tropical, que va de 0,01 USD a 21 USD per hectàrea per any. El càl-

cul de Ruitenbeck (1989) del valor de Korup per al desenvolupament farmacèutic se situava entre el límit inferior d'aquest ventall, de 0,2 USD a 0,7 USD per hectàrea per any.

Els boscos d'Uganda no són tan rics en espècies com Korup o les selves tropicals d'Amèrica del Sud i Àsia (Howard, 1991), i la majoria d'espècies representades estan esteses per altres parts. En conseqüència, qualsevol mercat per a la biodiversitat d'Uganda serà competitiu, la qual cosa reduirà la capacitat del país d'aconseguir completament la renda que li pertocaria pagar per aquest recurs (Norton-Griffiths i Southey, 1995; Pearce i Moran, 1994). Per consegüent, es va aplicar una xifra prudent de 0,4 USD per hectàrea per any a les 700.000 hectàrees de les àrees protegides d'Uganda cobertes per selva, i de 0,2 USD a les zones de bosc, sabana i zones humides menys riques en espècies de les 2.540.000 hectàrees restants. Això suposa un valor anual de 788.000 USD.

Un altre aspecte del valor d'opció de la biodiversitat protegida d'Uganda és el potencial del material genètic del cafè natural per contribuir al desenvolupament i la seguretat de la indústria cafetera. Entre el 50 % i el 75 % dels beneficis totals de les exportacions d'Uganda provenen del cafè, i suposen un total d'entre 200 i 400 milions d'USD l'any (Government of Uganda, 1995). És clar, doncs, que el país té un gran interès a mantenir el material genètic del cafè natural pel seu valor d'opció en el desenvolupament de la resistència contra malalties i plagues, i per altres característiques avantatjoses, i que ha d'estar preparat per pagar-ne el preu. Les pràctiques d'«assegurança» acceptades es compensarien amb un «recàrrec» equivalent al 0,5 % dels beneficis anuals, més 1,5 milions d'USD anuals que se sumarien al valor d'opció de la biodiversitat dintre de les àrees protegides d'Uganda.

### *Costos de gestió de les àrees protegides ( $C_G$ )*

Els costos derivats de la gestió de les àrees protegides d'Uganda es van calcular en termes dels costos reals en què es va incórrer cada any durant un període de revisió de cinc anys (1989-1994), tal com van documentar les autoritats i els donants implicats, i/o el Ministeri de Planificació Financera i Econòmica. A partir dels informes del govern i dels documents sobre projectes dels donants es van compilar llistes separades de despeses recurrents i de desenvolupament de capital.

La despesa recurrent del govern en àrees protegides provenia de dues fonts. En primer lloc, les assignacions de pressupost recurrents per als departaments implicats es van obtenir del *Resum de càlculs de la despesa recurrent i de desenvolupament* del Ministeri de Planificació Financera i Econòmica. En segon lloc, les despeses del govern en sous del personal es van calcular sobre la base del nombre de treballadors i les escales salarials corresponents en els departaments implicats.

## *Costos de protecció, en termes d'oportunitats perdudes per a un desenvolupament alternatiu ( $C_{OP}$ )*

Els costos d'oportunitat de les àrees protegides es van calcular en termes de rendiments nets previstos a partir de la conversió a models d'utilització de la terra característics de les àrees adjacents. Alhora que s'accepta que això representa una simplificació excessiva dels complexos patrons d'utilització de la terra, també es pressuposa que la terra de l'àrea protegida posseeix el potencial per suportar el cultiu i el bestiar en les mateixes proporcions i a unes densitats similars a les observades al seu voltant, tal com determina el Cens Nacional d'Agricultura i Bestiar.

L'anàlisi es va dur a terme prenent com a base els districtes en lloc de la classificació de la terra, ja que les dades necessàries per fer-ho es podien obtenir fàcilment. No obstant això, no hi ha dubte que seria més apropiat examinar el potencial de la terra de dins de la zona protegida a través d'una anàlisi més detallada de la seva capacitat inherent de suportar diversos sistemes de cultiu i de cria de bestiar diferents. L'anàlisi es va dur a terme en sis etapes que s'expliquen a continuació:

1. **Avaluació de l'àrea de terrenys cultivats de cada districte.** Per a cada districte es van recopilar dades sobre les densitats de població humana fora de les àrees protegides, sobre l'àrea de terreny cultivat per càpita i sobre l'àrea total en cultiu resultant. Aquestes dades es van basar en fonts publicades i en informes de govern no publicats.

2. **Avaluació de l'àrea de terrenys sota protecció com a parcs o reserves de cada districte.** Aquesta vegada també es van utilitzar fons publicades i no publicades per compilar una llista completa d'àrees protegides per districte.

3. **Avaluació de l'àrea de terrenys disponibles per al bestiar de cada districte.** Es va suposar que la terra que no estava ni en cultiu ni reservada s'utilitzaria per a la cria de bestiar o es mantindria desocupada o bé infrautilitzada. A partir de les xifres del cens de bestiar del Govern per a cada districte, es va obtenir una densitat mitjana per a aquesta terra.

4. **Càlcul dels valors de la terra en cultiu.** Per obtenir una xifra del marge brut mitjà de les terres en cultiu a Uganda es van utilitzar les estadístiques del Banc Mundial sobre l'àrea total de terra sota cadascun dels divuit cultius principals d'Uganda i els marges bruts per hectàrea.

5. **Càlcul dels valors de la terra dedicada al bestiar.** De manera similar, es van utilitzar les dades disponibles sobre l'economia dels sistemes de cria de bestiar per calcular els marges bruts per hectàrea dins de cada districte, sota densitats de bestiar vigilades (obtingudes en la fase número 3).

6. **Càlcul del valor d'opció de terres protegides sotmeses a un desenvolupament agropastoral.** Es va calcular el valor d'opció de la terra que actualment està protegida a partir dels valors obtinguts que descriuen la proporció de terra cultivada o dedicada a la pastura i els marges bruts mitjans per als sistemes agrícoles i de cria de bestiar.

## *Costos dels danys ocasionats als cultius i de la pèrdua de bestiar nacional (CD)*

Els danys patits per la població local que habita a prop d'àrees protegides es van avaluar en termes de la quantitat de cultius i de bestiar perduts i de la quantitat de temps invertit en la protecció dels cultius i del bestiar. Les dades es van obtenir a partir de les entrevistes realitzades a les famílies descrites més amunt. El valor de les pèrdues registrades es va calcular a partir dels preus de mercat a peu de granja dels cultius o del bestiar particular que s'havia perdut durant els dotze últims mesos. En l'anàlisi només es van tenir en compte els cultius principals.

### **Resultats**

A la taula 6 es mostra un resum del rendiment econòmic net del govern d'Uganda i dels seus organismes, obtingut de les àrees protegides del país i expressat en termes de fluxos de caixa anuals. Uganda va obtenir uns ingressos bruts anuals d'11,7 milions d'USD de les seves àrees protegides, el 91 % dels quals provenien de donacions internacionals. Es va generar un benefici net anual de 8,6 milions d'USD, després que Uganda pagués 3,1 milions d'USD de costos interns. Això va donar una proporció entre benefici i cost de 2,7 a 1.

Des d'una perspectiva econòmica global, els resultats de l'anàlisi cost-benefici van canviar de manera espectacular (taula 7). Tot i els beneficis anuals, que van arribar als 123,5 milions d'USD, es va incórrer en un cost anual net de 65,7 milions d'USD, en gran part a causa d'un cost d'opunitat de la terra molt elevat (110,6 milions d'USD per any) i de les grans pèrdues que van patir les comunitats locals en els cultius i el bestiar (75,5 milions d'USD per any). Per tant, la proporció entre benefici i cost és de 0,65 a 1.

TAULA 6. *Rendiment econòmic anual per al govern d'Uganda i els seus organismes de les àrees protegides en milions d'USD, basat en gran part en dades de 1993-1994*

	<i>Concepte</i>	<i>Flux anual (en milions de dòlars)</i>
Beneficis		
	Ingressos totals	1,007
	Contribucions dels donants	10,677
Subtotal		11,684
Costos		
	Despeses del desenv. de capital del gov.	1,108
	Despesa recurrent del govern	1,169
	Ingressos del PNB d'Uganda reinvertits	0,851
Subtotal		3,128
Benefici econòmic net (d'Uganda)		8,556



TAULA 7. Anàlisi econòmica de les àrees protegides d'Uganda en milions d'USD basada en dades de 1993-1994

	Article	Flux anual (milions USD)
Beneficis		
	Valors dels arbres fusters <sup>1</sup>	40,0
	Ingressos del turisme <sup>2</sup>	16,3
	Utilització potencial d'animals de caça	0,7
	Ús comunitari	33,0
	Benefici de les conques hidrogràfiques per a les pesqueres	13,8
	Captura de carboni	17,4
	Valor d'opció de la biodiversitat	2,3
Subtotal		123,5
Costos		
	Costos fiscals per a Uganda	3,1
	Pèrdues de cultius i de bestiar	75,5
	Cost d'oportunitat de la terra	110,6
Subtotal		189,2
Benefici – costos		-65,7
Beneficis/costos		0,653

1. Basada, en gran part, en l'aplicació d'un preu ombra per fusta noble de qualitat de 200 USD/m<sup>3</sup> i 200.000 m<sup>3</sup> de producció total.

2. Basada en xifres d'excedent de canvi de divises retintut a Uganda (PINU/OMC, 1993). Les contribucions dels donants es van excloure, atès que constitueixen una transacció.

## Discussió

### *Ens refiem de les xifres?*

Els resultats d'aquest estudi fan pensar que pels seus interessos fiscals a curt termini, el govern d'Uganda hauria de mantenir les seves àrees protegides actuals, però des d'una perspectiva econòmica més àmplia és evident que s'han de tenir en compte altres aspectes sobre la seva viabilitat. Des d'una perspectiva de conservació de la biodiversitat internacional, aquesta és una causa clara de preocupació. No obstant això, abans d'aprofundir més en aquest tema, és pertinent estudiar algunes de les suposicions i dels possibles orígens d'error en els càlculs de l'anàlisi de costos i beneficis (CBA).

El component individual més gran de la CBA és el cost d'oportunitat de la terra. El mètode de càlcul dona per fet que la terra protegida de cada districte posseeix el mateix potencial de desenvolupament que qualsevol altra part de terra dins aquell mateix districte. En molts casos, aquesta suposició probablement és vàlida, però hi ha diverses raons per les quals pot no ser-ho. En primer lloc, és ben sabut que Uganda té una història molt llarga d'ocupació humana i de colonit-

zacions agrícoles, per la qual cosa hi va haver assentaments que es van establir inevitablement en àrees amb un gran potencial molt de temps abans que es creés qualsevol àrea protegida a principi del segle passat. Per tant, les àrees protegides ocupen forçosament terres que, fins a cert punt, són poc rendibles. En els casos més extrems, hi ha diversos parcs nacionals i reserves forestals que ocupen vessants de muntanyes escarpades i de gran altitud, que no tenen pràcticament cap potencial per al desenvolupament agrícola. A més, el mètode de càlcul pressuposa que la terra és un factor limitant a Uganda i que, si les àrees protegides s'adeqüessin per ser ocupades, la terra es podria desenvolupar immediatament a nivells de productivitat iguals que en qualsevol altra part de cada districte. Gairebé amb tota seguretat, aquest no és el cas. Així doncs, si bé la major part de la terra designada com a àrea protegida té un potencial indubtable per al desenvolupament agropastoral, és poc probable que de moment es dugui a terme a causa d'altres limitacions a part de l'escassetat de terres. Per tant, és un element que s'haurà de tenir cada vegada més en compte en el futur, i la seva inclusió aquí fa canviar la perspectiva de l'anàlisi d'un panorama actual a un probable panorama futur.

El segon component principal de la CBA és el cost de les pèrdues de cultius i de bestiar, en què la fiabilitat de les dades és qüestionable, ja que és probable que els enquestats exagerin les dades sobre danys soferts. Per tant, el càlculs utilitzats en l'anàlisi s'haurien d'entendre com a indicatius de la magnitud possible del problema i no considerar-se de cap manera com a definitius.

Pel que fa als beneficis de la CBA, el major component individual és el valor d'ús comunitari de béns no comercialitzats. En aquest cas, tot i la mostra relativament petita i les possibles preocupacions sobre l'assignació de preus de mercat als béns i a la mà d'obra, no és gens probable que qualsevol error alteri de manera important el resultat de la CBA. D'altra banda, els beneficis indirectes són molt difícils de quantificar, i les bases dels càlculs són força arbitràries i discutibles. Serveixen més com a mitjà per subratllar la importància d'aquests beneficis més aviat intangibles que no per proporcionar una afirmació definitiva del seu valor monetari absolut. De fet, és probable que els beneficis indirectes de les àrees protegides d'Uganda siguin considerablement superiors a les xifres que es presenten aquí, ja que aquestes només han intentat comptabilitzar dos beneficis (el benefici de les pesqueres per la protecció de les conques hidrogràfiques i per la captura de carboni), i n'han omès molts d'altres.

El càlcul de beneficis de no-ús de béns ecològics sempre és problemàtic. Es podria obtenir una avaluació realista d'aquests valors a partir d'un estudi de valoració contingent del públic general de tot el món. No obstant això, tal com assenyalen Gunawardena *et al.* (1999), hi ha uns problemes pràctics i filosòfics molt reals inherents en un enfocament com aquest. Per aquestes raons, qualsevol anàlisi empírica dels valors d'opció i d'existència d'àrees protegides globalment importants probablement és inviable des del punt de vista metodològic. Ara bé, si ens basem en les valoracions obtingudes d'altres béns similars (Norton-Griffith i Southey, 1995) es pot pressuposar que els veritables valors d'opció i d'existència totals serien considerables, probablement superiors a les contribucions de l'agència de donants actuals. Per tant, els valors d'existència i d'opció de les àrees protegides d'Uganda probablement són superiors a les xifres utilitzades en la CBA,

mentre que els costos d'oportunitat reals sotmesos a les pressions actuals de la utilització de la terra són probablement inferiors. Així doncs, la «veritable» proporció benefici/cost pot ser superior a la que s'ha mostrat. Desafortunadament, moltes de les dades necessàries per dur a terme una CBA definitiva de les àrees protegides d'Uganda no estan disponibles, i aquests resultats continuen sent els millors de què es pot disposar.

### *L'ètica de la conservació de la biodiversitat. Som justos?*

Una anàlisi realitzada a Kenya (Norton-Griffiths i Southey, 1995) va registrar resultats similars als que es presenten aquí, i si bé es repetien en d'altres països en vies de desenvolupament, mostren un greu problema ètic. És ben sabut que la malnutrició i els problemes de salut que aquesta comporta són relativament més comuns en els països en vies de desenvolupament que en els països desenvolupats (vegeu la taula 8).

Podria argumentar-se que si hi hagués més terra per conrear disponible en els països en vies de desenvolupament, aleshores es podrien produir més aliments i la malnutrició i les malalties relacionades serien menys freqüents. És clar que de l'anàlisi presentada anteriorment es desprèn que la majoria de beneficis procedents de la conservació de la biodiversitat van a parar a mans de gent dels països desenvolupats (per exemple, el valor d'existència, la captura de carboni, el turisme), mentre que la majoria de costos recauen sobre la població local (per exemple, pèrdua de la terra per a l'agricultura i, possiblement, la consegüent malnutrició i la mort prematura que acompanyen l'escassetat d'aliments). És interessant investigar si a nosaltres, a Europa, ens agradaria patir la mateixa proporció entre costos i beneficis que la registrada a Uganda i Kenya. D'acord amb els objectius d'aquesta investigació, personalitzaré l'explicació a la meua pròpia situació.

TAULA 8. *Estadístiques comparatives de mortalitat i consum d'aliments entre els vint-i-dos països més desenvolupats, Kenya i Uganda. La mortalitat infantil i la mortalitat en menors de cinc anys es calculen per cada mil naixements (totes les dades corresponen a 1995)*

País	Unitat						
	Mortalitat infantil	Taxa de mortalitat menors 5 anys	Menors de 5 anys per sota del seu pes (%)	Mortalitat d'adults menors de 40 anys %	Esperança de vida en néixer	Provisió de calories diàries per càpita *	Provisió de proteïnes diàries per càpita (g)
Països més desenvolupats	29	35	<1	8	70,1	2.858	74
Uganda	88	141	26	44	40,5	2.249	53
Kenya	61	90	23	15	53,8	1.980	52

FONT: Informe de Desenvolupament Humà, 1998

Jo visc a la frontera de Snowdonia, un parc nacional molt muntanyós al Nord de Gal·les. Una de les peculiaritats de la zona és el lliri de Snowdon (*Lloydia serotina*), una flor petita i blanca que es troba a les cares superiors del cingle de la muntanya de Snowdon i d'altres pics alts de la regió. A més, tinc un fill de vint mesos. Imagineu-vos que un dia un ésser omnipresent entra a casa meva i em diu:

Gareth, tinc el poder d'augmentar la probabilitat que la població de lliris de Snowdon sobrevisqui els propers cinc-cents anys. Estic segur que com a ciutadà conscienciat amb el medi ambient creus que això és una cosa positiva. Però, a canvi, hauria d'augmentar la probabilitat que el teu fill morís abans de fer deu anys en un percentatge entre 0,01 % i 5 %. Acceptaries aquest pacte en nom de la conservació de la biodiversitat?

Jo no acceptaria una proposta com aquesta. De fet, no negociaria cap augment en la mortalitat del meu fill a canvi de cap benefici per a la conservació de la biodiversitat. No crec que sigui gens insòlit adoptar aquesta postura. Però si les anàlisis dels costos de conservació en els països en vies de desenvolupament són correctes, això és precisament el que estem demanant a molta gent que faci. Si recolzem el manteniment d'àrees protegides per a la biodiversitat, probablement estarem prohibint a la gent de la zona cultivar la terra i obtenir-ne aliments que podrien servir per mantenir-los vius a ells i a les seves famílies.

La qüestió és encara més confusa perquè els estats membres de la Unió Europea reconeixen que comprometre's a la conservació de la biodiversitat suposa una pèrdua d'ingressos per als seus agricultors. El cost d'oportunitat de no utilitzar la terra i fer-ne un ús més rendible és exactament la base de la recompensa que reben els agricultors de la UE per adoptar plans agroambientals com el pla per a àrees ambientalment sensibles o el Tir Gofal del Regne Unit (Whitby, 1994). Per tant, podria discutir-se que mentre nosaltres, a Europa, estem satisfets de compensar els agricultors pels beneficis perduts a causa de la conservació de la biodiversitat, alhora estem donant suport a iniciatives de conservació en d'altres parts del món que impedeixen als habitants de la zona satisfer les seves necessitats nutricionals bàsiques. Es tracta d'una postura ètica justificable?

## Conclusions

Aquesta ponència ha estudiat els tipus de costos i beneficis associats a la biodiversitat, i ha exposat algunes de les raons per les quals s'ha produït un canvi cap a l'atorgament de valors monetaris a aquests costos i beneficis. Tanmateix, mentre que és comprensible que molts promotors de la conservació n'hagin ressaltat els beneficis, hi ha hagut relativament poques anàlisis que hagin examinat els costos de la conservació de la biodiversitat. Dues d'aquestes anàlisis, que es van dur a terme a Kenya i a Uganda, van arribar a conclusions similars quant al fet que el cost d'oportunitat d'utilitzar la terra per a la conservació pot arribar a ser molt superior als be-

nefícis obtinguts de la conservació. Aquesta conclusió pot ser que no desperti una gran preocupació ètica si els costos d'oportunitat s'entenen senzillament en termes de guanys previstos, tal com pot passar als països desenvolupats. Ara bé, quan aquests costos d'oportunitat s'expressen en termes de malnutrició i d'un augment en la mortalitat infantil, adquireixen una importància ètica enorme.

Les anàlisis dels costos i els beneficis de la conservació de la biodiversitat en el cas d'Uganda eren anàlisis estàtiques relacionades amb un període de temps concret. No obstant això, quan es decideix la millor manera de fer-ho és important reconèixer la naturalesa dinàmica dels sistemes econòmics, socials i ecològics. En última instància, podem esperar que la combinació entre el control de la població i la millora de la tecnologia agrícola facin possible la provisió de fonts d'aliments adequades de la terra disponibles per a aquestes activitats. Seria ideal que això deixés terres adequades per a la conservació de la biodiversitat. En canvi, l'assoliment d'una situació com aquesta continua sent un somni llunyà per a la majoria de països de l'Àfrica, i mentrestant les poblacions humanes continuen creixent. A la vegada, l'extinció d'espècies és un fet constant, i, si bé els economistes poden atorgar un valor monetari a les espècies, continua sent impossible afirmar quantes vides humanes equivalen a la d'un sol goril·la de muntanya o a la d'una mangosta ratllada i, molt menys, a la totalitat d'aquestes espècies. Per tant, mentre l'economia ha experimentat grans progressos en la seva habilitat per convertir alguns valors humans en termes monetaris, les qüestions realment importants sobre com compensar la biodiversitat amb el benestar dels humans encara estan per contestar.

## Referències bibliogràfiques

- ARROW, K.; SOLOW, R.; PORTNEY, P. R.; LEAMER, E. E.; RADNER, R.; SCHUMAN, E. H. (1993). *Report of the NOAA Panel on Contingent Valuation*. Washington: Resources for the Future. [Informe presentat al Consell General de la US National Oceanic and Atmospheric Administration]
- BALICK, M. J.; MENDELSON, R. (1992). «Assessing the economic value of traditional medicines from tropical rain forests». *Conservation Biology*, núm. 6, p. 128-130.
- BROOKS, R. (1988). *The net economic value of deer hunting in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- BROOKSHIRE, D. S.; D'ARCE, R. C.; SCHULTZE, W. D.; THAYER, M. A. (1982). «Valuing public goods: A comparison of survey and hedonic approaches». *American Economic Review*, núm. 72, p. 165-177.
- BROWN, K.; PEARCE, D. (1994). «The economic value of non-market benefits of tropical forests: carbon storage». A: WEISS, J. [cur.]. *The economics of project appraisal and the environment*. Aldershot: Edward Elgar, p. 102-103.
- CONWAY, G. R.; PRETTY, J. L. (1991). *Unwelcome harvest. Agriculture and pollution*. Londres: Earthscan Publications Ltd.

- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; NAEEM, S.; LIMBURG, K.; PARUELO, J.; O'NEILL, R. V.; RASKIN, R.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. (1997). «The value of the world's ecosystem services and natural capital». *Nature*, núm. 387, p. 253-260.
- DIXON, J. A.; SCURA, L. F.; CARPENTER, R. A.; SHERMAN, P. B. (1994). *Economic analysis of environmental impacts*. Londres: Earthscan Publications Ltd.
- DUFFIELD, J. (1988). *The net economic value of elk hunting in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- DUFFIELD, J.; LOOMIS, J.; BROOKS, R. (1987). *The net economic value of fishing in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- EDWARDS-JONES, G.; DAVIES, B. B.; HUSSEIN, S. (2000). *Ecological economics: An introduction*. Oxford: Blackwell Scientific.
- FOWLER, C.; MOONEY, C. (1990). *The threatened gene. Food, politics, and the loss of genetic diversity*. Cambridge: The Lutterworth Press.
- GOVERNMENT OF UGANDA (1995). *Background to the budget, 1995-1996*. Kampala: Ministry of Finance and Economic Planning.
- GUNAWARDENA, UADP; EDWARDS-JONES, G.; MCGREGOR, M. J.; ABEYGUNAWARDENA, P. (1999). «A contingent valuation approach for a tropical rain forest: A case study of Sinharaja rain forest reserve in Sri Lanka». A: ROPER, C. S.; PARK, A. [cur.]. *The living forest. Non-market benefits of forestry*. Londres: The Stationery Office, p. 275-285.
- HANLEY, N.; SPASH, C. (1993). *Cost-benefit analysis and the environment*. Aldershot: Edward Elgar.
- HOWARD, P. C. (1995). *The economics of protected areas in Uganda: Costs, benefits and policy issues*. [Edimburg:] University of Edinburgh. [Projecte final de màster no publicat]
- (1991). *Nature conservation in Uganda's tropical forest reserves*. Gland: IUCN.
- KRAMER, R.; MUNASINGHE, M.; SHARMA, N.; MERCER, E.; SHYAMSUNDAR, P. (1994). «Valuing a protected topical forest: A case study in Madagascar». A: MUNASINGHE M.; MCNEELY J. [cur.]. *Linking conservation and sustainable development*. Washington: World Bank: World Conservation Union (IUCN): Protected area economics and policy.
- KRUTILLA, J. V. (1967). «Conservation reconsidered». *American Economic Review*, núm. 57, p. 777-786.
- LOOMIS, J.; COOPER, J. (1988). *The net economic value of antelope hunting in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- LOOMIS, J. B.; WHITE, D. S. (1996). «Economic benefits of rare and endangered species: summary and meta-analysis». *Ecological-Economics*, núm. 18, p. 197-206.
- MINISTRY OF FINANCE AND ECONOMIC PLANNING (1994). *The 1991 population and housing census, Uganda. National Summary*. Entebbe: Statistics Department.
- MITCHELL, R. C.; CARSON, R. T. (1989). *Using surveys to value public goods. The contingent value method*. Washington: Resources for the Future.
- MUNASINGHE, M. (1993). «Environmental economics and biodiversity management in developing countries». *Ambio*, núm. 22, p. 126-135.

- NORTON-GRIFFITHS, M.; SOUTHEY, C. (1995). «The opportunity costs of biodiversity conservation in Kenya». *Ecological Economics*, núm. 12, p. 125-139.
- PEARCE, D.; MORAN, D. (1994). *The economic value of biodiversity*. Londres: Earthscan Publications Ltd.
- PIMENTAL, D. (1998). «Economic benefits of natural biota». *Ecological Economics*, núm. 25, p. 45-47.
- PNUD (1998). *Human development report*. Oxford: Oxford University Press.
- PRINCIPE, P. P. (1991). «Valuing the biodiversity of medicinal plants». A: AKERELE, O.; HEYWOOD, V.; SYNGE, H. [cur.]. *The conservation of medicinal plants*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 79-124.
- RUITENBEEK, H. J. (1989). *Social cost-benefit analysis of the Korup Forest, Cameroon*. Goldaming: World Wide Fund for Nature.
- (1992). «The rainforest supply price: a tool for evaluating rainforest conservation expenditures». *Ecological Economics*, núm. 6, p. 57-78.
- (1990). *Economic analysis of tropical forest conservation initiatives: examples from West Africa*. Goldaming: World Wide Fund for Nature.
- SCOTT, P. (1994). «Assessment of natural resource use by community from Mount Elgon National Park». *Mount Elgon Conservation and Development Project Technical Report* [Kampala: IUCN Country Office], núm. 15.
- SIEBERT, S. F.; BELSKY, J. M.; RAUF, K. (1994). «Rattan management for sustainable livelihoods and forest conservation: The case of Kerinci-Seblat National Park, Indonesia». A: MUNASINGHE, M.; McNEELY, J. [cur.]. *Protected area economics and policy. Linking conservation and sustainable development*. Washington: World Bank and World Conservation Union (IUCN).
- TERRY, P. J. [cur.] (1999). «International crop protection: Achievements and ambitions». *BCPC Symposium Proceedings* [Farnham: British Crop Protection Council], núm. 73.
- VELLE, K.; DRICHI, P. (1992). *National biomass study, Phase I Technical Report*. Kampala: Forest Department.
- WEISBROD, B. (1964). «Collective consumption services of individual consumption goods». *Quarterly Journal of Economics*, núm. 78, p. 471-477.
- WHITBY, M. [cur.] (1994). *Incentives for countryside management. The case of environmentally sensitive areas*. Wallingford: CAB International.





## Diversitat de microorganismes

Carlos Pedrós-Alió  
Institut de Ciències del Mar. CSIC

El 1992, els zoòlegs John MacKinnon i Do Tuoc van viure una de les experiències més inusuals del nostre segle. Estaven portant a terme una exploració en una àrea del parc nacional Vu Quang, a Vietnam, quan van trobar les banyes d'un mamífer desconegut a casa d'un veí de la zona. La gent del poble anomenava aquest animal *saola*. Durant els anys següents, van anar apareixent més restes de *saola*, i el 1994 un zoòleg va trobar-ne un exemplar amb vida. Descriure una nova espècie de mamífer superior com aquesta és cada vegada menys freqüent, ja que la majoria d'hàbitats on podrien trobar-se, o bé s'han explorat rigorosament o bé s'han destruït per complet. En canvi, en altres grups d'organismes vius, descriure una nova espècie encara és un fenomen molt comú. Així, cada any es descriuen, per exemple, unes cent noves espècies d'hidrozoous. La taula 1

TAULA 1. Nombre d'espècies descrites i extrapolació (modificat de diverses fonts)

<i>Organismes</i>	<i>Espècies descrites</i>	<i>Espècies calculades</i>
Mamífers	4 500	
Rèptils i amfibis	10 500	
Aus	9 000	
Peixos	21 000	
Vertebrats	45 000	50 000
Insectes	950 000	30 000 000
Crustacis	40 000	150 000
Nemàtodes	25 000	400 000
Altres invertebrats	200 000	
Invertebrats	1 215 000	33 000 000
Plantes	270 000	320 000
Fongs	72 000	1 500 000
Protozoous	40 000	200 000?
Algues	40 000	400 000?
Procariotes	6 000	?
Total	1 700 000	50 000 000?

mostra el càlcul actual d'espècies existents en diferents grups d'organismes. Tal com es pot observar, els organismes més grans són bastant coneguts i els càlculs del nombre total d'espècies probablement són força exactes. Pel que fa als organismes més petits, en canvi, les extrapolacions són molt incertes. Fins i tot en un grup tan ben estudiat com el dels insectes el grau d'incertesa és elevat: la valoració actual oscil·la entre els cinc i els cinquanta milions d'espècies, un ordre de magnitud complet!

S'accepta de manera generalitzada que el cens actual d'1,4 milions d'espècies descrites és una estimació que està molt per sota de la biodiversitat real. L'ecòleg Robert May suggereix que «dispossem d'un catàleg de tots els cossos celestes visibles a través dels telescopis, però, en canvi, no comptem amb un càlcul del nombre d'éssers vius diferents que comparteixen el planeta Terra amb nosaltres» (conferència del Sisè Simposi Internacional d'Ecologia Microbiana, Barcelona, 1992; vegeu també May, 1988). El coneixement d'aquesta xifra, però, s'està convertint en una necessitat imperiosa, ja que el ritme d'extinció d'espècies vives s'ha anat accelerant a causa de les activitats humanes. La desaparició d'espècies del nostre planeta es percep com una amenaça per al nostre futur i com una pèrdua de material genètic per a possibles aplicacions útils. Aquesta pèrdua de diversitat és més dràstica i evident en el cas de les pluviselves. Epífits espectaculars, aus de colors vistosos i insectes estranys estan desapareixent a una velocitat alarmant a causa de l'acció humana.

Però la diversitat també és important des d'altres punts de vista, tant teòrics com pràctics (Sugihara, 1980; May, 1981, 1986; Stuart Chapin III *et al.*, 2000). La distribució concreta d'individus en espècies diferents que es troba en qualsevol comunitat determinada és el resultat d'una gran quantitat d'interaccions entre els organismes i entre els organismes i l'entorn. Per tant, la diversitat és una propietat sinòptica dels ecosistemes, i el seu estudi permet la comparació entre diferents ecosistemes sense haver d'analitzar exhaustivament totes les complicades relacions, components i fluxos.

La diversitat és important també per altres raons. Té una influència en els fluxos de carboni, d'energia i de nutrients. Així, per exemple, sembla que uns valors de diversitat de fitoplàncton molt elevats estan relacionats amb nivells intermedis de biomassa de fitoplàncton. No obstant això, tant els valors de biomassa molt alts com els molt baixos s'associen a valors de diversitat baixos (Estrada, comunicació personal).

Des d'un punt de vista pràctic, la diversitat es pot utilitzar com a diagnòstic de l'estat d'un sistema determinat, tant per qüestions de gestió com de control (Magurran, 1988; Ehrlich i Wilson, 1991). En el cas dels microorganismes, aquest aspecte és essencial per pronosticar el destí dels microorganismes creats per enginyeria genètica (MEG) introduïts en comunitats naturals (vegeu, per exemple, Halvorson *et al.*, 1985; Sussman *et al.*, 1988), per fer un seguiment dels efectes de l'activitat humana en entorns naturals i per saber on cal buscar microorganismes nous amb un possible valor comercial.

D'acord amb la importància de la diversitat, cada vegada es destina una quantitat més gran de recursos per estudiar-la. Un exemple de la importància que es concedeix a la diversitat és el re-

cent suplement especial (Nature Insight, 2000) de *Nature*, dedicat a la biodiversitat. Diverses organitzacions internacionals han subvencionat tallers per analitzar el problema de la reducció de la biodiversitat i per proposar-hi solucions. La Unió Europea ha reconegut la importància dels estudis sobre la diversitat en el V Programa Marc, i s'ha establert un programa internacional per promoure un estudi coordinat sobre la diversitat biològica (DIVERSITAS). Com a exemple de la rellevància que es dona als microorganismes en aquest marc, un dels paquets prioritaris rep precisament el nom de Diversitat de Microorganismes. Cap altre grup d'éssers vius no havia rebut mai abans un nivell de reconeixement comparable a aquest.

Els organismes més petits, en particular els microorganismes, continuen gairebé inexplorats (Ehrlich i Wilson, 1991). Ni tan sols es compta amb una estimació del nombre total d'espècies microbianes (vegeu la taula 1). Per exemple, només s'han descrit adequadament entre cinc mil i sis mil espècies de bacteris (Holt *et al.*, 1994). Els càlculs del percentatge del total d'espècies bacterianes conegudes continuen disminuint a mesura que obtenim millors avaluacions de la diversitat de microorganismes: del 20 % fa només uns anys al 5 % o menys ara. Evidentment, aquestes consideracions impliquen que no coneixem la diversitat de microorganismes (Atlas, 1983; Pedrós-Alió, 1993).

Tot i això, la utilització de mètodes moleculars en situacions sobre el terreny està proporcionant una gran quantitat de gens dels quals es podria demostrar que pertanyen a microorganismes completament diferents i desconeguts. Per tant, l'estudiós de la diversitat microbiana es troba actualment en una situació similar a la dels naturalistes al segle XVIII: es disposa de tècniques i de conceptes prometedors i allà fora hi ha tot un món per explorar amb aquestes eines desenvolupades recentment.

## La importància dels microorganismes

Els microorganismes són els éssers vius més abundants de la Terra. Això és clar en termes d'individus, ja que un mil·lilitre d'aigua conté prop de deu milions de virus, un milió de bacteris i mil cèl·lules eucariòtiques (que inclouen algues, flagel·lats heterotròfics i ciliats). En termes de biomassa, els microorganismes també són summament importants en comparació amb els animals i les plantes més coneguts. Whitman *et al.* (1998) han avaluat l'abundància de procariotes en ecosistemes diferents. Els resultats del seu estudi són força sorprenents. Així, es calcula que la biomassa de les plantes de terra és de 560 Pg de carboni (1 Pg =  $10^{15}$  g). Alhora, només la biomassa dels microorganismes procariòtics ja es calcula que està entre 353 i 546 Pg de C. Aquests dos valors són del mateix ordre de magnitud. La major part de biomassa procariòtica es troba en un entorn descobert fa tan sols uns anys (Parkes *et al.*, 1994): la subsuperfície de la Terra. A terra, la subsuperfície va dels 8 m per sota de la superfície (on es poden trobar  $4,5 \times 10^7$  cèl·lules  $\text{cm}^{-3}$ ) fins a una profunditat de 4.000 m (amb  $3,4 \times 10^5$  cèl·lules  $\text{cm}^{-3}$ ), on les temperatures probablement impedeixen l'existència d'éssers vius. Als oceans, aquest hàbitat abasta des de 10 cm per sota de

la superfície fins a 300 m de sediments no consolidats. L'activitat d'aquests procariotes subsuperficials a penes es coneix. En canvi, s'ha demostrat que la dels microorganismes que es troben a la superfície és d'una importància primordial.

Els microorganismes són essencials per al funcionament de tots els ecosistemes, i són els responsables de mantenir la composició de l'aire i del mar en la seva forma actual.

— La producció primària als oceans la duen a terme gairebé tots els microorganismes, i una part important circula a través de xarxes alimentàries microbianes. Així doncs, els microorganismes tenen una funció determinant en el cicle del carboni i en les emissions o la captura de CO<sub>2</sub>.

— L'acció combinada de microbis fototròfics i heterotròfics als oceans és la responsable de produir compostos de sofre metilats volàtils, l'emissió a l'atmosfera dels quals es creu que té un impacte important en el clima global.

— Els processos microbians constitueixen el principal mitjà del cicle global de les substàncies químiques a la biosfera, incloent-hi la degradació de contaminants ambientals, i per això són uns factors molt importants que determinen la qualitat de l'aigua, de l'aire, de la terra i del mar.

— I, a la inversa, poden tenir com a resultat la contaminació d'aigües potables i recreatives i de corrents utilitzats en processos industrials.

— Els microorganismes contribueixen a la corrosió i la deterioració de materials utilitzats pels éssers humans per construir objectes utilitaris o obres d'art.

— Els microorganismes provoquen reaccions químiques i vies que els humans poden aprofitar per produir una gran varietat de productes biotecnològics útils. La diversitat potencial dels microorganismes és enorme i desconeguda, i constitueix, a més, una font possible de gens beneficiosos.

— Els microorganismes provoquen malalties als animals i a les plantes, però a la vegada també eviten les malalties d'animals i plantes i els proporcionen nutrients importants.

A causa de l'impacte omnipresent dels processos microbians en les activitats humanes i en la condició humana, és obvi que hem d'adquirir un coneixement profund de l'ecologia dels microorganismes per treure profit dels seus efectes positius i disminuir-ne els negatius.

## Diversitat i microorganismes

La diversitat té dos components: la riquesa d'espècies i l'equitat. La riquesa d'espècies és senzillament el nombre total d'espècies presents en una comunitat normalitzat al nombre total d'individus o al volum amb el qual s'ha realitzat el mostreig. L'equitat mesura la regularitat (o la manca de regularitat) en el nombre d'individus per espècie (Margalef, 1974; Magurran, 1988). No sabem quantes espècies de microorganismes coexisteixen en qualsevol hàbitat determinat (el component riquesa de la diversitat). I no tenim una idea de l'abundància relativa d'aquestes espècies diferents (el component equitat de la diversitat).

El primer pas en qualsevol estudi de la diversitat consisteix a assignar cada individu d'una co-

munitat a la seva espècie correcta. No obstant això, en el cas dels microorganismes aquest pas tan senzill és impossible. La taxonomia de la majoria de grups microbians encara és molt deficient (Lee *et al.*, 1985; Margulis *et al.*, 1989; Holt *et al.*, 1994; Balows *et al.*, 1992). Per això, la composició específica de les comunitats microbianes és completament desconeguda i els estudis sobre la diversitat només s'han dut a terme amb alguns grups de diatomees (Patrick, 1967, 1975) i altres grups de fitoplàncton (Margalef, 1974; Estrada *et al.*, 1988). Fins i tot amb aquests grups més coneguts queden dos problemes per resoldre. En primer lloc, l'estudi tradicional de mostres mitjançant el microscopi suposa molt de temps i requereix la intervenció d'experts molt ben preparats. Per resoldre aquest problema, cal desenvolupar mètodes que puguin automatitzar-se, però que alhora siguin capaços de classificar els organismes. I, en segon lloc, recentment s'ha demostrat que hi ha una variabilitat genètica críptica molt alta en els tàxons morfològicament uniformes (Medlin, 1995). Aquest problema només es pot solucionar per mitjà de l'ús de tècniques moleculars. Aquests mètodes, però, encara en fase de desenvolupament, només poden aplicar-se a un nombre limitat de microorganismes.

Un altre problema amb què ens trobem és que no comptem amb una definició satisfactòria del que és una espècie. Fins i tot en el cas dels eucariotes hi ha, almenys, vint-i-dues definicions diferents d'espècie. El cas dels procariotes és més polèmic (Rosselló-Mora i Amman, en premsa). Una definició actual podria ser «grup monofilètic i genòmicament coherent d'organismes individuals que mostren un alt grau de similitud general en moltes característiques independents i que es pot diagnosticar per una propietat fenotípica discriminant» (Colwell *et al.*, 1995). Aquest concepte d'*espècie filofenètica* s'ha desenvolupat de manera pragmàtica per la necessitat dels microbiòlegs d'identificar espècimens que causen malalties o que duen a terme determinats processos bioquímics d'interès. Però la definició és prou vaga per crear ambigüitats en molts casos. I amb relació als estudis sobre la diversitat té un inconvenient afegit: requereix un cultiu pur de l'organisme per poder trobar els trets fenotípics que el defineixen com a espècie.

Aquesta situació es produeix pel fet que tots els bacteris s'assemblen molt (vegeu la figura 1). Els trets morfològics són insuficients per a la determinació de l'espècie. Cal aïllar l'organisme en un cultiu pur i després caracteritzar-lo per mitjans fisiològics i bioquímics. Així és com s'ha dut a terme fins ara la taxonomia bacteriana, i s'ha establert el nombre total d'espècies descrites en unes sis mil (Holt *et al.*, 1994).

Ara bé, l'aïllament de cultius purs presenta el problema del criteri selectiu. Només s'han de seleccionar i d'identificar els organismes capaços de créixer sota les condicions imposades. Aquest fet es coneix des de fa dècades (Jannasch i Jones, 1959). Quan es compten els bacteris mitjançant un mètode microscòpic directe, el nombre de bacteris que es troba és sempre entre cent i mil vegades superior al nombre de bacteris que poden créixer en cultius del mateix hàbitat. Així, la majoria de cèl·lules bacterianes naturals (entre el 99,0 % i el 99,9 %) continuen essent inaccessibles a través dels mètodes d'identificació tradicionals. Evidentment, moltes d'aquestes cèl·lules podrien estar mortes o podrien pertànyer a unes poques espècies molt abundants. Però la possibilitat de trobar moltes altres espècies diferents i desconegudes continua oberta.

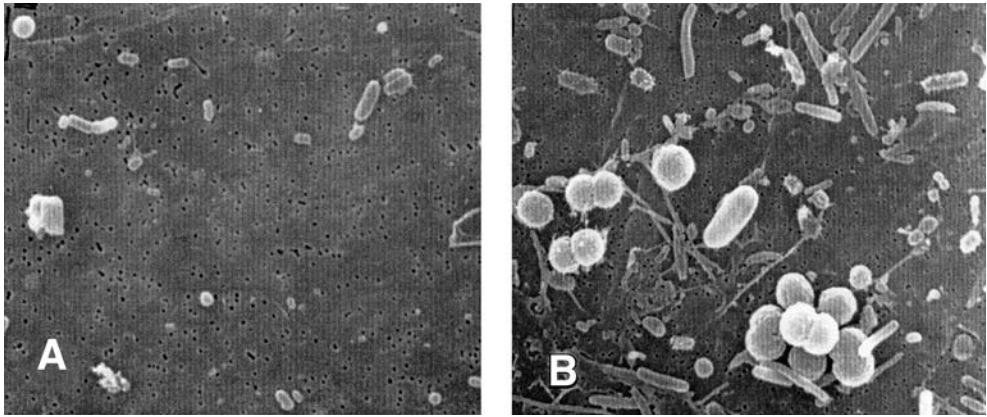


FIGURA 1. Micrografies electròniques d'escandallatge de bacteris heterotròfics marins (A) i procariotes anaeròbics d'aigua dolça del llac Cisó (B). En la superfície dels filtres de policarbonat s'observen microorganismes. Els porus de 0,2 µm de diàmetre es veuen com petits cercles negres.

Cada vegada hi ha més indicis que suggereixen que aquells bacteris capaços de créixer en cultius purs no són els que més abunden a la naturalesa (Wayne *et al.*, 1987; Ward *et al.*, 1990). Ward *et al.* (1990), per exemple, van estudiar els tapissos microbians a les fonts termals d'Octopus Spring, un ecosistema del parc nacional de Yellowstone (EUA) que s'havia estudiat durant molt de temps amb mètodes convencionals (Brock, 1978). Ward *et al.* (1990) van recuperar, de manera no selectiva, les molècules de RNAr de 16S del tapís i les van seqüenciar. Cap de les seqüències recuperades no corresponia a microorganismes coneguts, ni tan sols a les moltes soques aïllades del mateix tapís al llarg dels anys. De fet, sembla que la major part dels nostres coneixements de microbiologia són fruit de l'estudi d'unes quantes «males herbes» com *Escherichia coli*, que tan sols representa el 0,01 % de les cèl·lules bacterianes presents en el seu hàbitat natural: el tracte digestiu dels vertebrats.

Un altre exemple és el del grup SAR11 de seqüències marines. Els membres d'aquest grup han estat recuperats de totes les mostres marines examinades (Giovannoni *et al.*, 1990; DeLong *et al.*, 1993; Fuhrman *et al.*, 1993; Mullins *et al.*, 1995; Martínez i Rodríguez-Valera, en premsa). Més tard, s'ha demostrat que són relativament abundants a través de la hibridació. No obstant això, els organismes amb aquestes seqüències no han estat aïllats. D'altra banda, hi ha un altre bacteri marí aparentment comú, com els membres del gènere *Roseobacter*, que s'aïlla del mar amb una facilitat relativa (González *et al.*, en premsa).

Aquesta situació sorprenent només es pot resoldre mitjançant la introducció de tècniques moleculars capaces de donar respostes coherents des del punt de vista ecològic en situacions de camp. Quan analitzem seqüències a partir de mostres de l'entorn només tenim un fragment d'un gen, normalment la petita subunitat de RNAr (de 16S en els procariotes i de 18S en els eucariotes). Ho ignorem tot sobre la resta de gens i sobre el fenotip de l'organisme que originàriament tenia aquella seqüència. S'han dut a terme estudis amb microorganismes coneguts per tal de pro-

porcionar una regla general que associés les diferències entre les seqüències del gen de DNAr de 16S amb les diferències entre espècies convencionals. Sembla que les soques bacterianes que pertanyen a la mateixa espècie tenen una similitud del 97 % (o superior) en les seqüències del seu gen de DNAr de 16S (Stackebrandt i Goebel, 1994). Aquesta xifra pot utilitzar-se com un indicador molt general per obtenir una idea de com són de similars o de diferents les seqüències ambientals entre si. No obstant això, cal tenir en compte que, des del moment en què els cultius purs no estan disponibles, no estem tractant amb espècies sinó amb unitats taxonòmiques operatives (OTU). La segona qüestió que cal no oblidar és que la seqüència de DNAr és molt adequada per explorar les relacions entre organismes vagament relacionats, però que no és prou determinant per discriminar bacteris en l'àmbit de les espècies. Per tant, els estudis de mostres ambientals basats en les seqüències de DNAr de 16S estaran calculant un nombre d'espècies microbianes inferior. Això significa que els estudis sobre la diversitat microbiana es realitzaran amb entitats que no són espècies. Però el problema no és tan greu com podria semblar. La diversitat es pot estudiar amb qualsevol tipus d'unitat, sempre que la definició sigui clara i s'utilitzi amb coherència en tots els sistemes estudiats. En la taxonomia numèrica, per exemple, s'han utilitzat OTU amb resultats satisfactoris.

### **Quantes espècies de microbis hi ha?**

Hi ha diverses raons per pensar que el nombre total d'espècies de microorganismes hauria de ser molt elevat. En primer lloc, els microorganismes, i, en concret, els procariotes, fa tres mil cinc-cents milions d'anys que existeixen a la Terra, mentre que els eucariotes en fa mil milions, i a partir del registre fòssil sabem que els animals i les plantes només fa cinc-cents milions d'anys que existeixen. Per aquesta raó, els procariotes han tingut molt més temps que els animals i les plantes per evolucionar i especialitzar-se en moltes tasques diferents. Tots els animals i les plantes, per exemple, utilitzen un tipus de metabolisme respiratori per obtenir energia: la respiració de matèria orgànica amb oxigen per produir diòxid de carboni i aigua (i, en menor mesura, els animals també utilitzen la fermentació de l'àcid làctic). D'altra banda, els bacteris són capaços d'utilitzar una varietat considerable de metabolismes respiratoris. L'acceptor d'electrons final, per exemple, pot ser oxigen, nitrat, sulfat, diòxid de carboni o una varietat de molècules orgàniques. Si simplifiquem l'evolució fins a caricaturitzar-la, els passos centrals en la reproducció, el creixement i l'obtenció d'energia de la cèl·lula, els van desenvolupar i diversificar els procariotes. Posteriorment, els eucariotes van agafar un o dos d'aquests passos i van diversificar un metabolisme i una morfologia secundaris.

Hi ha una altra raó per esperar trobar moltes espècies entre els procariotes: l'estructura fractal de la natura. Quan observem estructures naturals a escales més petites (ja siguin partícules de terra o fulles de plantes) la quantitat de detall és cada vegada més gran. Com més petit és un organisme, més d'aquestes estructures pot colonitzar (Morse *et al.*, 1985). D'aquesta manera, pot esperar-se que els organismes petits tinguin molts més nínxols diferents per establir-hi colònies que

no pas els organismes més grans. Si això és veritat, hi hauria d'haver moltes més espècies d'organismes petits que de grans.

Per contra, també hi ha una raó per esperar trobar quantitats més petites d'espècies entre els microorganismes. Generalment, els microorganismes es troben en quantitats astronòmiques i, a causa de les seves dimensions, són fàcilment transportats a llocs molt distants. Per tant, constantment aniran arribant a possibles nous nínxols individuals de qualsevol espècie i les extincions locals seran improbables. Davant d'aquesta perspectiva, les taxes d'especiació al·lopàtrica seran baixes i el nombre total d'espècies no hauria de ser excessivament alt (Finlay i Fenchel, 1998). En conseqüència, les espècies microbianes haurien de ser cosmopolites i el nombre total d'espècies relativament baix. Aquest és el raonament que es troba darrere de l'afirmació clàssica de Baas-Becking i Beijerinck sobre els microorganismes, que diu: «Tot és a tot arreu. El medi ambient selecciona.»

Es té algun indicatiu de cap d'aquestes tendències? Primerament, l'arbre filogenètic basat en la petita subunitat de RNAr (de 16S per als procariotes i de 18S per als eucariotes) demostra clarament que els procariotes s'han diversificat molt més que els eucariotes (vegeu la figura 2). La diferència és espectacular entre els procariotes i els animals i les plantes. Els dos darrers grups d'organismes complexos no són sinó petites branques dins del domini dels eucariotes. Així, la distància filogenètica entre els bacteris que produeixen el iogurt i un bacteri intestinal com *Escherichia coli* és major que la que hi ha entre els éssers humans i els protozoous.

Tanmateix, aquestes distàncies no s'expressen fàcilment en nombre d'espècies diferents. Tal com s'ha explicat més amunt, el concepte d'espècie és difícil de definir amb precisió, tant pel que fa als eucariotes com als procariotes. Per tant, no podem deduir l'existència d'un gran nombre d'espècies del fet que les soques procariòtiques estiguin relacionades molt vagament.

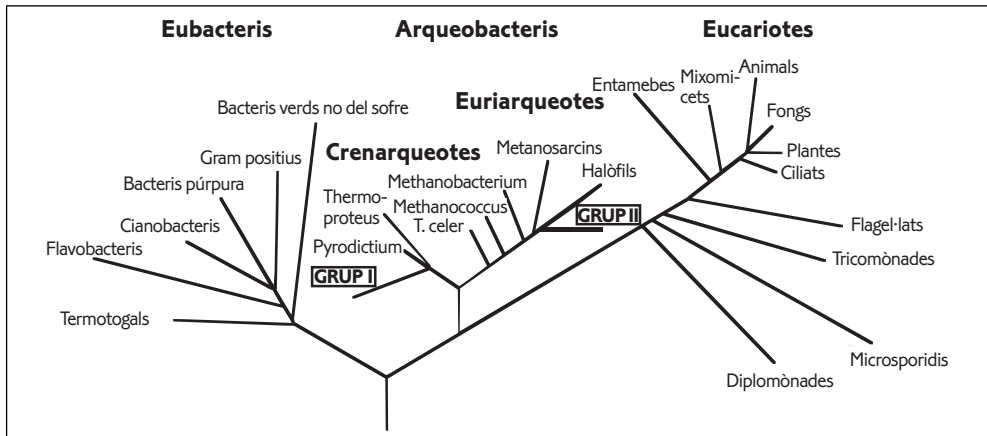


FIGURA 2. Arbre filogenètic de la vida basat en petites subunitats de seqüències de RNA ribosòmic. Hi apareixen tres dominis d'éssers vius: Bacteris, Arqueus i Eucariotes. En el grup dels Arqueus hi ha dues branques, cadascuna de les quals té un grup de representants marins que no han estat aïllats en cultius purs.

FONT: modificat de Woese *et al.*, 1990.



La qüestió de l'augment en el nombre d'espècies a mesura que les dimensions corporals es van fent cada vegada més petites es va provar en els animals terrestres (May, 1988). La relació hauria previst al voltant de cent vuit espècies de ciliats, per exemple. No obstant això, les dades reals van mostrar menys espècies de les que s'havien predit per als organismes més petits d'1 cm. May pensava que això es devia al fet que la taxonomia es trobava en una fase molt menys desenvolupada pel que fa als organismes més petits. Aquest és, sens dubte, el cas dels microorganismes. Per tant, la tendència existeix, però no estem segurs si podem extrapol·lar-la a l'àmbit de les dimensions dels microorganismes.

En conclusió, encara és aviat per intentar avaluar si el nombre total d'espècies microbianes és gran o petit. Tot i això, es pot estudiar una de les conseqüències de la dimensió d'aquest nombre d'espècies. Si el nombre total d'espècies és baix, la majoria de les espècies microbianes, o moltes, haurien de ser cosmopolites. En canvi, si el nombre total d'espècies és alt, les més comunes haurien de ser les espècies microbianes endèmiques. En l'apartat següent s'estudiaran els exemples de diferents microorganismes.

## Les espècies microbianes són cosmopolites?

### *Primnesiòfits*

Un exemple especialment rellevant és el de dos gèneres diferents de primnesiòfits: *Phaeocystis* i *Emiliana* (Medlin, 1996). Els primnesiòfits són un grup molt comú i estès d'algues del fitoplàncton. Els seus pigments traçadors (19'hexanoiloxifucoxantina) es troben amb freqüència en la majoria de zones marines del món (Moon-van der Staay *et al.*, 2000). A més, se sap que tant *Phaeocystis* spp. com *Emiliana huxleyi* formen grans floracions que s'estenen fins a 500.000 km<sup>2</sup>. Mitjançant la utilització de tres marcadors genètics diferents, es va demostrar que els clons d'*E. huxleyi* de diferents zones del món eren idèntics (Medlin, 1996). El fet és sorprenent, ja que aquest organisme pot trobar-se en latituds molt diferents, des dels oceans subpolars fins a les àrees tropicals. És evident, doncs, que *E. huxleyi* és una espècie cosmopolita. En el cas de *Phaeocystis*, una anàlisi genètica similar va agrupar les soques en dos grups i tres espècies diferents: un grup d'aigua freda, que inclouria *P. pouchetii* de l'Àrtic i *P. antarctica* de l'oceà Austral, mentre que l'altra espècie, *P. globosa*, es troba en aigües càlides i és l'únic membre del segon grup (Medlin *et al.*, 1994). Així doncs, les soques de *Phaeocystis* s'han diferenciat en espècies adaptades a diferents regions oceàniques. És especialment interessant esmentar que les espècies d'aigua freda són diferents a l'Àrtic i a l'Antàrtic. La comparació entre aquests dos oceans hauria de ser prometedora a l'hora d'estudiar la qüestió de si les espècies microbianes són cosmopolites o no. En el cas d'*E. huxleyi*, la manca de diferenciació s'atribueix a una aparició recent d'aquesta espècie com a part dominant del fitoplàncton que forma floracions. Els estudis del registre geològic indiquen que *E. huxleyi* va substituir l'espècie *Gephyrocapsa* com a principal cocolitoforal molt tard, des de principis de l'holocè (Brown i Yoder, 1994).

## Bacteris del gel marí polar

El gel marí d'ambdós pols de la Terra és un possible candidat a trobar-hi bacteris endèmics (Staley i Gosink, 1999). Els casquets del gel marí cobreixen entre un 7 % i un 10 % de la superfície dels oceans, i creen així un ecosistema d'una extensió considerable. Suposadament, els bacteris que habiten en el gel haurien de ser psicròfils, estar adaptats a les baixes temperatures i ser incapaçs de sobreviure en els molts de milers de quilòmetres d'aigües càlides que separen un pol de l'altre. D'altres mecanismes de transport alternatius també semblen poc probables. Així, per exemple, la migració associada al xatrac àrtic també exigiria recórrer molts milers de quilòmetres a través d'aire calent. El transport per mitjà de cristalls de gel a l'alta atmosfera implicaria altes dosis de radiació esterilitzadora. Finalment, el transport mitjançant els corrents de les profunditats marines requeriria centenars d'anys i és difícil imaginar que els bacteris de les zones glacials persistissin tan lluny del gel durant un període de temps tan llarg.

Staley i els seus col·laboradors van aïllar unes dues-centes soques de bacteris amb vacúols de gas tant de l'oceà Àrtic com de l'Antàrtic (vegeu la figura 3, Staley i Gosink, 1999). Van trobar almenys tres exemples de gèneres bacterians que incloïen espècies diferents a l'Àrtic i a l'Antàrtic (vegeu la taula 2). Aquesta troballa indica que almenys algunes espècies bacterianes no són cosmopolites i que els endemismes existeixen entre els bacteris.

## Arqueus marins

Massana *et al.* (2000) van comparar la presència i la composició filogenètica dels arqueus planctònics marins en diferents províncies marines que abasten des de l'oceà Austral fins a l'Atlàntic Nord (vegeu la figura 3). Es van recollir mostres de vuit ambients diferents en dues profunditats (superfície i zona afòtica), i es van construir setze biblioteques genètiques de gens de RNAr 16S d'arqueus amplificats mitjançant PCR. Les biblioteques es van analitzar a partir d'un

TAULA 2. Gèneres de bacteris amb vacúols de gas del gel marí amb espècies diferents en cada pol

Grup bacterià	Gènere	Espècies àrtiques	Espècies antàrtiques
Protobacteri alfa	<i>Octadecabacter</i>	<i>O. arcticus</i>	<i>O. antarcticus</i>
Protobacteri beta	«Iceobacter»	soques 37, 174	soca 90
<i>Cytophaga</i> - <i>Flavobacterium</i> - <i>Bacteroides</i>	<i>Polaribacter</i>	<i>P. filamentus</i>	<i>P. franzmannii</i> <i>P. glomeratus</i> <i>P. irgensii</i>

FONT: Staley i Gosink, 1999.

enfocament jeràrquic de tres fases. Els experiments d'hibridació de la membrana van demostrar que la majoria de clons arqueans s'afiliaven a un dels dos grups d'arqueus marins descrits anteriorment: el grup-I dels Crenarqueotes i el grup-II dels Euriarqueotes. Un clon DNAr dels 2.328 analitzats estava relacionat amb un llinatge euriarqueà diferent, recuperat recentment del plàncton marí profund. En les zones temperades (oceà Pacífic, oceà Atlàntic i mar Mediterrània), es van trobar ambdós grups principals en les dues profunditats investigades. El grup-II predominava a la superfície i el grup-I a les profunditats, mentre que en les aigües antàrtiques i subantàrtiques el grup-II era pràcticament absent. La composició clonal de les biblioteques arqueanes es va investigar a partir d'una anàlisi RFLP i utilitzant dos enzims de restricció tetràmers, que van definir OTU diferenciades. Les OTU així definides eren filogenèticament constants: els clons pertanyents a la mateixa OTU estaven molt relacionats. La diversitat clonal tal com es va provar a partir de l'anàlisi RFLP era baixa, i la majoria de biblioteques estaven dominades per només una o dues OTU. Algunes OTU es van distribuir en mostres de llocs molt allunyats, indicant així la ubiqüitat d'alguns filotips. Així doncs, els arqueus marins sembla que són cosmopolites.

### Comparació de bacteris fototròfics marins i d'aigua dolça

Emilio Casamayor va estudiar-ne un exemple que crida a la reflexió (dades no publicades). Va obtenir cultius purs de bacteris púrpura del sofre de fonts diferents. Hi havia dos grups de cultius bacterians. El primer consistia en cultius de *Chromatium purpuratum* de zones marines allunyades que incloïen el mar Carib, la Mediterrània i el mar del Japó (vegeu la figura 3). El segon grup,

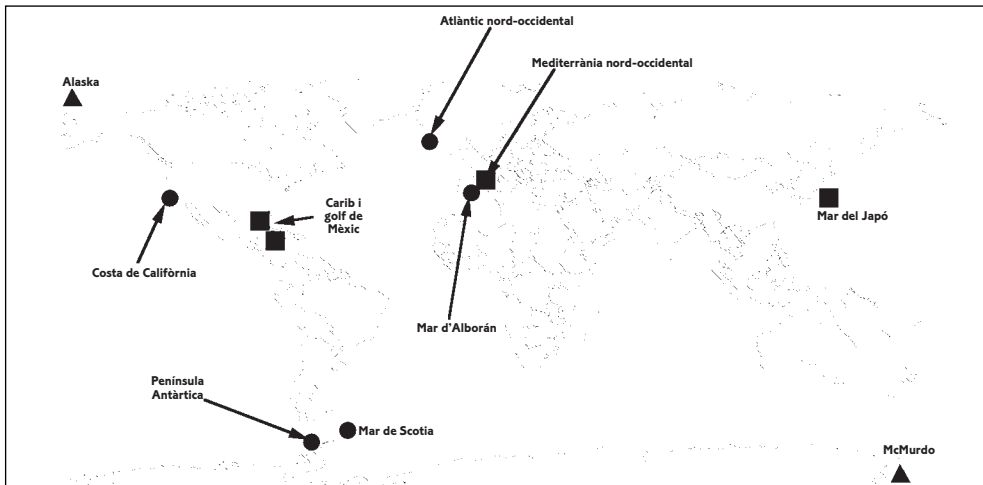


FIGURA 3. Mapa dels oceans del món que mostra les zones esmentades en els diferents exemples utilitzats en el text: cercles, mostres arqueanes a Massana *et al.* (2000); triangles, aïllats bacterians amb vacúols de gas a Staley i Gosink (1999); quadrats, aïllats bacterians fototròfics a Casamayor *et al.* (en preparació).

al seu torn, estava compost per cultius de *Chromatium minus* aïllat de diversos llacs del nord-est d'Espanya. Entre aquests llacs (El Tobar, Banyoles i Estanya) hi ha una distància de tan sols uns centenars de quilòmetres. D'altra banda, les zones marines mostrejades es troben a milers de quilòmetres les unes de les altres. Casamayor va analitzar el baix pes molecular de RNA d'aquests cultius i va comparar entre si els patrons de bandes resultants. Evidentment, els cultius formaven dos grups diferents, un per a cada espècie. Malgrat tot, el més sorprenent que es va descobrir va ser l'alt grau de diversitat dintre de cada grup. Mentre que tots els cultius marins eren pràcticament idèntics, els cultius d'aigua dolça estaven molt vagament relacionats entre si, tot i les distàncies molt més curtes entre els seus ambients originaris. Els bacteris púrpura fototròfics dels llacs viuen en les capes d'aigua anòxiques més profundes, separades de la superfície per les capes òxiques d'aigua poc profunda. Així doncs, potser les capes anòxiques dels llacs actuen com a illes en un món aerobi. Això reduiria la dispersió de bacteris anaerobis d'un llac a un altre i afavoriria la diferenciació de noves espècies endèmiques. A l'oceà, d'altra banda, aquests bacteris tendeixen a viure com a simbiotes de diferents crustacis i els corrents marins en faciliten la dispersió. Aquest exemple il·lustra la nostra ignorància sobre quins ambients és més probable que acullin una gran diversitat microbiana i suggereix que hem de fer un gran esforç d'imaginació per pensar quins ecosistemes poden ser illes per als microorganismes.

### *Substitució d'espècies bacterianes amb el temps*

Casamayor *et al.* (en preparació) van analitzar l'evolució estacional de la comunitat de bacterioplàncton d'un llac meromíctic (estanyol de Vilar, Banyoles) utilitzant simultàniament quatre estudis independents dels cultius, com són la microscòpia, les impressions digitals PCR-DGGE i d'altres seqüenciacions de fragments DNAr de 16S, la hibridació cel·lular completa *in situ* (FISH) i la citometria de flux. A través de la microscòpia òptica es van quantificar evolucions estacionals en massa d'un cianobacteri semblant a un *Synechococcus*, d'un bacteri verd del sofre semblant a un *Chlorobium phaeobacteroides* i d'un bacteri púrpura del sofre semblant a *Thiocystis minor*. Les DGGE van recuperar aquestes poblacions manifestes a més de poblacions pertanyents al filum *Cytophaga* com a membres predominants de la comunitat. Les anàlisis de les seqüències de DNAr de 16S van posar de manifest una major diversitat genètica de la que s'esperava en aquests grups. Així, amb el temps, es van recuperar amb criteri selectiu seqüències amplificades mitjançant PCR de dos *Synechococcus* (98 % de similitud entre si), dos *Cytophaga* (93 % - 99 %) i dues cèl·lules semblants a *Thiocystis* (93 % de similitud). El mètode FISH i la citometria de flux van corroborar la presència en la comunitat de subpoblacions naturals corresponents a seqüències de DNAr de 16S lleugerament diferents. Mitjançant el FISH i la citometria de flux es va fer el seguiment de dues subpoblacions de *Thiocystis* i de dues cèl·lules semblants a *Synechococcus*, respectivament, i es va observar un canvi en la població predominant a la primavera, diferent de la de l'estiu. Les dues poblacions semblants a *Synechococcus* presentaven composicions pig-

mentàries diferents, tal com va revelar la citometria de flux. D'aquesta manera, la funció del gremi es va mantenir, però la identitat de l'espècie microbiana va canviar amb el temps. Aquests resultats posen de manifest que fins i tot en un mateix ecosistema hi ha una diversitat oculta considerable.

## **Comentaris finals**

Margalef (1994) ha introduït una distinció útil entre «biodiversitat» i «diversitat». La biodiversitat seria el nombre total de genomes existents a la Terra. La diversitat de qualsevol ecosistema determinat seria la combinació particular de genomes que formen la comunitat en qualsevol punt concret en el temps. Així, la diversitat d'un ecosistema consistiria en un subconjunt de la biodiversitat del planeta. Si utilitzem una metàfora literària, la biodiversitat seria com el diccionari que conté totes les paraules d'una llengua, mentre que la diversitat serien les paraules concretes (i les seves freqüències relatives) escollides per escriure un llibre determinat.

Potser una manera de fer coincidir l'observació de Baas-Becking amb els exemples d'espècies endèmiques o d'àmbit restringit presentats més amunt és pensar en termes de biodiversitat i diversitat. En el cas dels microorganismes, les grans quantitats i la facilitat de distribució provoca-rien que tot el diccionari estigués disponible en qualsevol punt concret de la Terra. En el cas dels animals i les plantes, en canvi, la biogeografia i la història condicionen que només estigui disponible una part del diccionari en cada lloc i en cada moment. No obstant això, la diversitat de qualsevol ecosistema en un moment determinat serà limitada tant per als microorganismes com per als éssers vius superiors. Pel que fa als microorganismes, només uns quants dels genomes disponibles podran créixer en un conjunt determinat de condicions ambientals. Si aquestes condicions són força constants en el temps (com en les aigües polars) molts genomes presents en formes de resistència i/o en quantitats molt petites mai no podran créixer i formar part del conjunt actiu del sistema. Aleshores, aquests sistemes afavoriran l'aparició d'espècies d'àmbit restringit i fins i tot d'espècies endèmiques. Tot i això, la qüestió de quantes espècies microbianes hi ha haurà d'esperar fins que desenvolupem millors conceptes per descriure què és una espècie microbiana i els mètodes per recuperar espècies microbianes de la natura.

## **Agraïments**

El treball al meu laboratori ha estat finançat per la subvenció de DGICyT PB91-075 i la subvenció de la UE MIDAS MAS3-CT97-0154. Dono les gràcies a Juan Isidro Calderón-Paz, Emilio O. Casamayor, Ramon Massana i Beatriz Díez per la seva dedicació en la resolució dels «misteris» de la diversitat microbiana.

## Referències bibliogràfiques

- ATLAS, R. M. (1983). «Diversity of microbial communities». *Adv. Microb. Ecol.*, núm. 7, p. 1.
- BALOWS, A.; TRÜPER, H. G.; DWORKIN, M.; HARDER, W.; SCHLEIFER, K. H. [cur.] (1992). *The prokaryotes*. 2a ed. Berlín: Springer.
- BROCK, T. D. (1978). *Thermophilic microorganisms and life at high temperatures*. Nova York: Springer.
- BROWN, C. W.; YODER, J. A. (1994). «Coccolithophorid blooms in the global ocean». *J. Geophys. Res.*, núm. 99, p. 7467-7482.
- CASAMAYOR, E. O.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; MUYZER G.; AMANN, R. *Interpreting microbial diversity at the 16S rRNA level: seasonal succession of highly related ecotypes*. [En preparació]
- CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. [cur.] (1997). *Species the units of biodiversity*. Londres: Chapman and Hall.
- 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. 3-15.
- DELONG, E. F.; FRANK, D. G.; ALLDREDGE, A. L. (1993). «Phylogenetic diversity of aggregate-attached vs. free-living marine bacterial assemblages». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 38, p. 924-934.
- EHRlich, P. R.; WILSON, E. O. (1991). «Biodiversity studies: Science and policy». *Science*, núm. 253, p. 758-762.
- ESTRADA, M.; MARRASÉ, C.; ALCARAZ, M. (1988). «Phytoplankton response to intermittent stirring and nutrient addition in marine microcosms». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, núm. 48, p. 225-234.
- FINLAY, B. J.; FENCHEL, T. (1999). «Divergent perspectives on protist species richness». *Protist*, núm. 150, p. 229-233.
- FOISSNER, W. (1999). «Protist diversity: estimates of the near-imponderable». *Protist*, núm. 150, p. 363-368.
- FUHRMAN, J. A.; MCCALLUM, K.; DAVIS, A. A. (1993). «Phylogenetic diversity of subsurface marine microbial communities from the Atlantic and Pacific Oceans». *Appl. Environ. Microbiol.*, núm. 59, p. 1294-1302.
- GIOVANNONI, S. J.; BRITSCHGI, T. B.; MOYER, C. L.; FIELD, K. G. (1990a). «Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton». *Nature*, núm. 345, p. 60-63.
- GONZÁLEZ, J. M.; SIMÓ, R.; MASSANA, R.; COVERT, J. S.; CASAMAYOR, E. O.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; MORAN, M. A. *Bacterial community structure associated with a DMSP producing North Atlantic algal bloom*. [En premsa]
- HALVORSON, H. O.; PRAMER, D.; ROGUL, M. [cur.] (1985). «Engineered organisms in the environment: scientific issues». *Amer. Soc. Microbiol.* Washington, DC.
- HOLT, J. G.; KRIEG, N. R.; SNEATH, P. H. A.; STALEY, J. T.; WILLIAMS, S. T. [cur.] (1994). *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. 9a ed. Baltimore: Williams and Wilkins, p. 787.

- JANNASCH, H. W.; JONES, G. E. (1959). «Bacterial populations in sea water as determined by different methods of enumeration». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 4, p. 128-139.
- LEE, J. J.; HUNTER, S. H.; BOVEE, E. C. [cur.] (1985). «An illustrated guide to the Protozoa». *Soc. Protozoologists*. Kansas.
- MAGURRAN, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Barcelona: Omega.
- (1994). «Diversity and biodiversity: Their possible meaning in relation with the wish for sustainable development». *An. Acad. bras. Ci.*, núm. 66 [supl. 1], p. 3-14.
- MARGULIS, L.; CORLISS, J. O.; MELKONIAN, M.; CHAPMAN, D. J. [cur.] (1989). *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones and Bartlett.
- MASSANA, R.; DELONG, E. F.; PEDRÓS-ALIÓ, C. (2000). «A few cosmopolitan phylotypes dominate planktonic archaeal assemblages in widely different oceanic provinces». *Appl. Environ. Microbiol.*, núm. 66, p. 1777-1787.
- MAY, R. M. (1981). «Patterns in multi-species communities». A: MAY, R. M. [cur.]. *Theoretical ecology. Principles and applications*. 2a ed. Sunderland: Sinauer Ass. Inc., p. 197-227.
- (1986). «The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats». *Ecology*, núm. 67, p. 1115-1126.
- (1988). «How many species are there on Earth?». *Science*, núm. 241, p. 1441-1449.
- MEDLIN, L. K. (1995). «New avenues in understanding oceanic biodiversity (the molecular way)». A: HEMPEL, G. [cur.]. *The ocean and the poles. Grand challenges for European cooperation*. Jena: Gustav Fischer, p. 229-243.
- MEDLIN, L. K.; LABGE, M.; BAUMANN, M. E. M. (1994). «Genetic differentiation among three colony-forming species of Phaeocystis: further evidence for the phylogeny of the Prymnesiophyta». *Phycologia*, núm. 33, p. 199-212.
- MOON-VAN DER STAAY, S. Y.; VAN DER STAAY, G. W. M.; GUILLOU, L.; VAULOT, D. (2000). «Abundance and diversity of prymnesiophytes in the picoplankton community from the equatorial Pacific Ocean inferred from 18S rDNA sequences». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 45, p. 98-109.
- MULLINS, T. D.; BRITSCHGI, T. B.; KREST, R. L.; GIOVANNONI, S. J. (1995). «Genetic comparisons reveal the same unknown bacterial lineages in Atlantic and Pacific communities». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 40, p. 148-158.
- NATURE INSIGHT (2000). «Biodiversity». *Nature*, núm. 405, p. 207-253.
- PARKES, R. J.; CRAGG, B. A.; BALE, S. J.; GETLIFF, J. M.; GOODMAN, K.; ROCHELLE, P. A.; FRY, J. C.; WEIGHTMAN, A. J.; HARVEY, S. M. (1994). «Deep bacterial biosphere in Pacific Ocean sediments». *Nature*, núm. 371, p. 410-413.
- PATRICK, R. (1967). «The effect of invasion rate, species pool, and size of area on the structure of the diatom community». *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, núm. 58, p. 1335-1342.
- (1975). «Stream communities». A: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. [cur.]. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Belknap Press, Harvard University, p. 445-459.

- PEDRÓS-ALIÓ, C. (1993). «Bacterioplankton diversity». *Trend Ecol. Evol.*, núm. 8, p. 86-90.
- ROSSELLÓ-MORA, R.; AMMAN, R. *The species concept for prokaryotes*. [En premsa]
- SMETACEK, V. (1995). «Biodiversity and production in the water mass». A: HEMPEL, G. [cur.]. *The ocean and the poles. Grand challenges for European cooperation*. Jena: Gustav Fischer, p. 207-216.
- STACKEBRANDT, E.; GOEBEL, B. M. (1994). «Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology». *Int. J. Syst. Bacteriol.*, núm. 44, p. 846-849.
- STALEY, J. T. (1997). «Biodiversity: are microbial species threatened?». *Curr. Opinion Biotechnol.*, núm. 8, p. 340-345.
- STALEY, J. T.; GOSINK, J. J. (1999). «Poles apart: biodiversity and biogeography of sea ice bacteria». *Annu. Rev. Microbiol.*, núm. 53, p. 189-215.
- STUART CHAPIN III, F.; ZAVALETA, E. S.; EVINER, V. T.; NAYLOR, R. L.; VITOUSEK, P. M.; REYNOLDS, H. L.; HOOPER, D. U.; LAVOREL, S.; SALA, O. E.; HOBBI, S. H.; MACK, M. C.; DÍAZ, S. (2000). «Consequences of changing biodiversity». *Nature*, núm. 405, p. 234-242.
- SUGIHARA, G. (1980). «Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns». *Amer. Nat.*, núm. 116, p. 770-787.
- SUSSMAN, M.; COLLINS, C. H.; SKINNER, F. A.; STEWART-TULL, D. E. [cur.] (1988). *The release of genetically-engineered microorganisms*. Londres: Academic Press.
- WARD, D. M.; WELLER, R.; BATESON M. M. (1990). «16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in a natural community». *Nature*, núm. 345, p. 63-65.
- WAYNE, L. G.; BRENNER, D. J.; COLWELL, R. R.; GRIMONT, P. A. D.; KANDLER, O.; KRICHEVSKY, M. I.; MOORE, L. H.; MOORE, W. E. C.; MURRAY, R. G. E.; STACKEBRANDT, E.; STARR, M. P.; TRÜPER, H. G. (1987). «Report of the ad hoc committee on reconciliation of approaches to bacterial systematics». *Int. J. Syst. Bacteriol.*, núm. 37, p. 463-464.
- WHITMAN, W. B.; COLEMAN, D. C.; WIEBE, W. J. (1998). «Prokaryotes: The unseen majority». *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, núm. 95, p. 6578-6583.
- WOESE, C. R.; KANDLER, O.; WHEELIS, M. L. (1990). «Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya». *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, núm. 87, p. 4576-4579.



## 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.





## 1. Els de les illes, que alcin la mà

Les illes són un element essencial i un model per a la recerca sobre biodiversitat. Els seus trets geogràfics i biològics en fan una constel·lació dels vestigis més petits de la biosfera, allà on l'evolució discorre per uns camins molt particulars (Nunn, 1994; Alcover i Altaba, 1995). En conseqüència, les illes són importants per tres grans motius: són laboratoris naturals útils per a l'estudi de la biodiversitat, són responsables d'una gran quantitat de les espècies vives de la Terra i constitueixen un paradigma essencial per a la biologia de la conservació.

Les illes són àrees amb unes delimitacions naturals que permeten una anàlisi molt precisa de la composició de la seva biota. Aquestes biotes no solen veure's afectades per espècies ocasionals o errants. També són considerablement menys diverses del que presumiblement serien en zones continentals d'una extensió similar. Per tant, és possible confeccionar inventaris exhaustius amb avaluacions exactes de la densitat de població. Aquesta pobresa numèrica fa possible entendre la dinàmica de les comunitats estructurades (vegeu la figura 1). De fet, les interaccions en els ecosistemes insulars poden ser estudiades gràcies al reduït nombre de participants i a la simplicitat relativa del tauler en què juguen (Simberloff i Connor, 1981; Grant, 1986; Schoener i Spiller, 1987; Mueller-Dombois, 1992). En relació amb l'origen d'aquests ecosistemes, els tàxons illencs poden sotmetre's fàcilment a profundes anàlisis cladístiques, moltes vegades amb l'ajuda de registres fòssils altament informatius. La interpretació d'aquestes filogènies podria conduir a la reconstrucció de les vies de colonització i també a la comprensió del mode de diferenciació seguit per les espècies que s'hi han trobat (Roughgarden i Pacala, 1989; Otte, 1989).

Les biotes insulars comprenen una sorprenent quantitat d'endemismes, és a dir, de tàxons que no es troben enlloc més. En conseqüència, a les illes trobem una part important de la biodiversitat global. Això és cert en termes quantitativs, ja que molts tàxons probablement inclouen una àmplia fracció d'habitants illencs (vegeu la figura 2). També és cert qualitativament, perquè l'evolució en aïllament ha tingut com a resultat unes característiques úniques i sorprenents. Són precisament aquests trets poc habituals, sovint vinculats a una depredació minsa o inexistent, els

responsables del fet que una gran majoria de les espècies conegudes que s'ha extingit a causa de la intervenció humana vivien en illes (Gentry, 1986; Müller-Dombois i Loope, 1990; WCMC, 1992; Milberg i Tyrberg, 1993; Alcover i McMinn, 1994; Simberloff, 1995; Steadman, 1995; Alcover *et al.*, 1998; Primack, 1998; Wilcove *et al.*, 1998).

Més enllà del seu valor intrínsec, les illes poden suposar una contribució extraordinària per a la conservació de la biodiversitat global. De fet, cal destacar que els coneixements extrets de l'estudi d'illes autèntiques poden extrapolar-se a altres contextos, com per exemple, allà on hi ha barreres significatives biològicament que confinen determinats ecosistemes a l'aïllament o, sobretot, al disseny i la gestió de qualsevol àrea protegida, que tendeix a esdevenir una illa enmig d'un oceà governat per l'ésser humà, subjecte a un tsunami d'extincions (Vitousek, 1988).

## 2. Per què les Illes Balears?

Les Illes Balears són, entre tots els casos possibles que es podrien considerar, un exemple ideal per comentar aquests aspectes. Són l'arxipèlag més aïllat de la Mediterrània, que és una de les zones amb la concentració més elevada d'espècies del món i amb la major proporció d'endemismes d'àrea de distribució restringida (Cody, 1986; Mooney, 1988; Oosterbroek, 1994; Greuter,

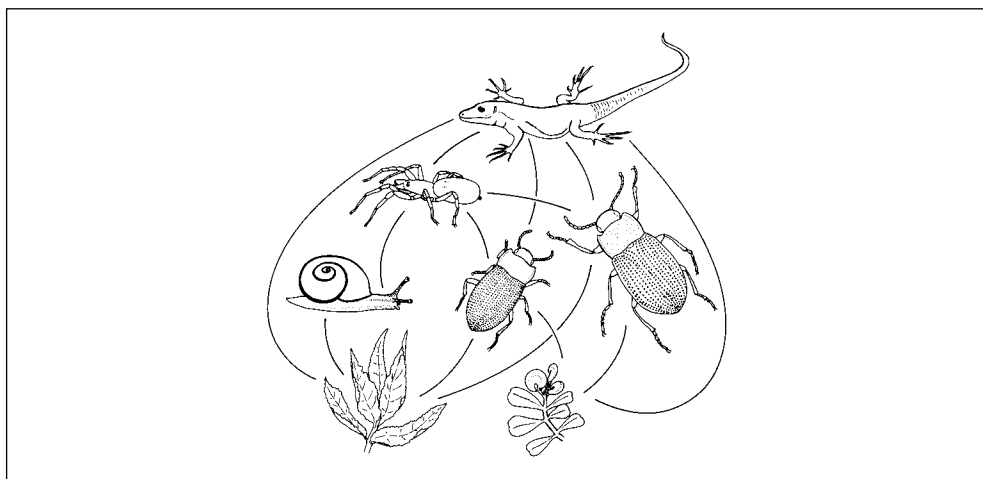


FIGURA 1. La simplicitat i l'endemicitat dels ecosistemes insulars fa possible analitzar-ne la composició i la dinàmica. Tots els tàxons macroscòpics que viuen permanentment a la minúscula illa de ses Bledes apareixen aquí juntament amb les seves relacions tròfiques. De dalt a baix, i d'esquerra a dreta, es mostra una subespècie local de sargantana balear (*Podarcis lilfordi nigerrima*), una aranya molt estesa (*Dysdera crocata*), un cargol de terra que mostra una diferenciació incipient (*Iberellus minoricensis*), dos escarabats de terra endèmics (*Phylan nitidicollis* i *Nesotes viridicollis*), i dues plantes summament poc comunes trobades només en unes poques illes (*Beta vulgaris* var. *marcosii*, i *Medicago citrina* subsp. *arborea*).

FONT: les dades són extretes de diverses fonts a Alcover *et al.*, 1993.

1995). Les Illes Balears, conegudes arreu del món com un imperi de la indústria turística, són força més que un agradable paisatge per als anuncis publicitaris.

L'origen de la biota nadiua es remunta a finals de l'oligocè, quan la massa de la terra que hauria d'esdevenir l'arxipèlag balear es va separar de Sardenya i les terres que aleshores hi eren adjacents (Cardona, 1979; Altaba, 1998). L'única connexió amb els continents del voltant va tenir lloc durant un breu temps a meitat del miocè, quan la formació de l'arc de Gibraltar va afectar aquesta massa de terra, li va donar gairebé tota la forma i va permetre que hi arribessin alguns vertebrats terrestres (Altaba, 1997a). La dessecació de la Mediterrània de final del miocè, si realment va tenir lloc, sembla que va tenir molt poc, o potser cap, efecte en la flora i la fauna balears —a pesar d'haver-se invocat diverses vegades per explicar tot tipus de patrons biogeogràfics de la zona (Altaba, 1998). Més tard, però, sí que va tenir lloc un episodi important, al pleistocè inferior: una extinció massiva, potser causada per l'erupció d'un volcà submarí, va reduir el nombre d'espècies terrestres, sobretot a les Pitiüses (Paul i Altaba, 1992; Alcover *et al.*, 1994). Finalment, les fluctuacions climàtiques i les del nivell del mar al llarg de tot el quaternari van proporcionar enormes oportunitats per a l'evolució d'una biota considerable, en què s'inclouen molts exemples

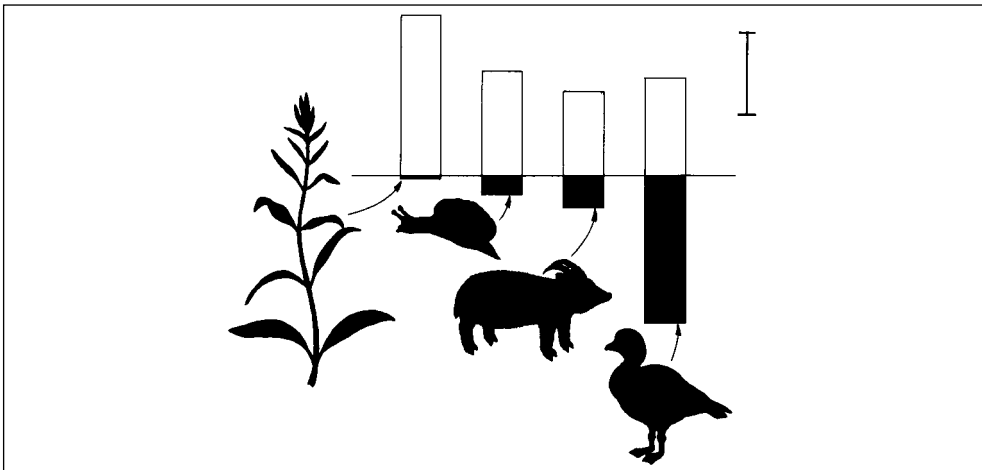


FIGURA 2. Totes les illes situades fora de les plataformes continentals suposen menys del 2 % de la superfície terrestre de la Terra, malgrat que acullen una enorme quantitat d'espècies endèmiques. Moltes ara s'han extingit i moltes, potser la majoria de les altres, estan amenaçades. La barra escalar representa el 10 % de totes les espècies de l'holocè conegudes per a cada grup, la barra blanca mostra els endemismes insulars existents i la negra mostra la quantitat dels que s'han extingit. Les plantes vasculares estan representades per *Lysimachia minoricensis*, un endemisme menorquí que sobreviu només en cultiu; els cargols de terra són il·lustrats per l'endemisme eivissenc *Trochoidea canae*; els mamífers terrestres s'indiquen mitjançant *Myotragus balearicus*, i les aus es dibuixen per mitjà d'una espècie d'oca descoberta fa alguns anys a Eivissa i que encara no ha estat descrita (*Anser sp.*). Les variacions en les proporcions estimades entre tàxons reflecteixen diferències en la sensibilitat a les invasions humanes i les plagues que les acompanyen, capacitat de sobreviure com a minúscules poblacions relictas, i dificultat per avaluar-ne l'extinció completa. Vegeu el text per a més referències.

d'endemisme en zones summament petites, com ara illes minúscules, cims de muntanyes, àrees humides aïllades, coves i penya-segats remots (Bellés, 1987; Rosselló *et al.*, 1993; Altaba *et al.*, 1995; Alomar *et al.*, 1997; Sáez i Vicens, 1997; Altaba, 1999).

L'assentament humà de les Illes Balears, fa aproximadament uns cinc mil anys (Guerrero, 1996), va suposar uns canvis enormes per a la vegetació (Yll *et al.*, 1994, 1997). Com a d'altres illes d'arreu del món (Williamson, 1996), aquests canvis van suposar l'establiment d'una quantitat impressionant d'espècies invasores (Altaba, 1999). La majoria d'aquests animals exòtics van arribar segurament a través d'un «passadís d'invasió» des de la zona que rodeja Sicília, des d'on els mercaders grecs i cartaginesos partien per comerciar amb els aborígens balears (Altaba, 2000*b*). En conseqüència, la biota nadiua ha estat modificada molt profundament. De fet, tots els mamífers terrestres existents són nouvinguts (Alcover, 1979; Schüle, 1993): totes les espècies endèmiques balears (vegeu la figura 3), i la gran majoria de les que vivien a totes les illes mediterrànies, van ser ràpidament delmades pels éssers humans (Alcover *et al.*, 1991; Palombo, 1996; McPhee, 1999). Probablement, els ocells van patir una destrucció similar, si bé encara hi ha alguns aspectes no resolts sobre la taxonomia de les espècies prehumanes de la regió (Alcover *et al.*, 1992).

En canvi, el gran nombre d'espècies introduïdes sembla que està vinculat amb el fet que no hi va haver extincions entre els cargols de terra de les Illes Balears (Gasull, 1966; Altaba, 1993, 1996). Els cargols i les plantes tenen uns patrons d'endemisme similars, però només els primers deixen uns registres fòssils adequats. Per altra banda, també és cert que no es coneixen extincions entre les plantes endèmiques (ha desaparegut una espècie de la natura, però això va ocórrer ben entrat el segle xx). La profusió d'espines i verins en les plantes endèmiques de les illes mediterrànies podria voler dir que van ser seleccionades sota una pressió d'herbivorisme intensa per part dels ungulats endèmics, que estaven pràcticament lliures de depredadors. Per tant, les plantes natives havien passat un filtre d'extinció previ (Balmford, 1996), i podien resistir la introducció de les cabres o altres animals domèstics. No hi ha indicis que assenyalin a extincions no registrades (com suggereix Greuter, 1994), i n'hi ha molts que avalen la possibilitat que les plantes, igual que els cargols, no es van veure afectades pels usos tradicionals de la terra. Aquesta resistència d'alguns tàxons a l'impacte dels éssers humans contrasta en gran mesura amb el que va passar a totes les illes oceàniques. Tenen en comú, però, el trist fet que els canvis actuals no tenen precedents i són massa ràpids, de manera que les plantes d'una bona part de la Mediterrània es veuen abocades gairebé a l'extinció (Cowling *et al.*, 1996).

Una gran part del llegat excepcional de les Illes Balears és ara amenaçat (Durrell, 1986; Alomar *et al.*, 1997; Altaba, 1999). De fet, a Menorca la majoria dels endemismes sobreviuen on hi ha menys diversitat i menys taxa de renovació d'espècies exòtiques (Pretus, 2001). La riquesa biològica que acullen mereix ser protegida amb una dedicació exquisida, tant per raons científicament sòlides com per motivacions ètiques profundes. A més, una economia basada en els dos pilars de l'entreteniment i la informació és un motiu suficient per no escatimar esforços (Mayol i Machado, 1992). El seu poder econòmic actual converteix aquestes illes en un avançament del que l'impacte humà pot produir arreu: amb un nivell de consum d'energia altíssim i en creixement continu i

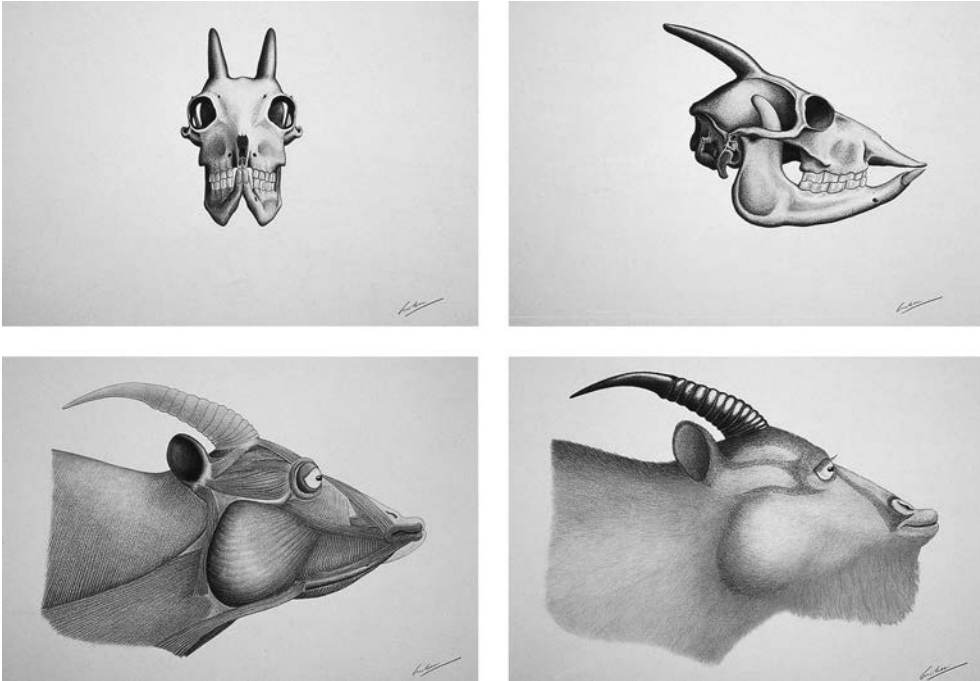


FIGURA 3. El mamífer més gran que vivia a les Illes Balears abans de l'arribada dels humans era el caprí *Myotragus balearicus*. Alguns dels trets més destacats d'aquest animal eren la seva visió binocular i uns incisius en creixement continu. La reconstrucció que aquí apareix es basa en una comparació minuciosa de les estructures òssies amb les trobades en caprins actuals.

una ocupació del territori accelerada i desequilibrada, es troben uns anys per davant del que passarà a tot arreu. L'empremta humana, antiga i profunda, ens permet entendre quina mena d'impactes té l'activitat de la nostra pròpia espècie i, a la vegada, predir els efectes que les nostres actituds poden tenir en diferents paisatges. Per tant, les lliçons que hem d'extraure de l'exemple de les Illes Balears semblen útils per comprendre i preservar la biodiversitat arreu del món.

### 3. Una dosi d'escepticisme insular

Hom ha dit que conèixer el nombre d'espècies existents és un dels paràmetres principals de l'univers que encara queda per determinar, almenys dins d'un ordre de magnitud (May, 1990a; Wilson, 1992). Tots coneixem els gràfics i els càlculs sobre els agrupaments taxonòmics de les miríades d'espècies vives, possiblement tantes com cent milions (WCMC, 1992; Wilson, 1992; Pimm *et al.*, 1995; Gaston, 1996). Tanmateix, aquesta mena d'estimacions són excessivament poc refinades, a causa de tres motius principals que afecten la pràctica, el llegat i el futur de la taxonomia. Exemples de les Illes Balears ens poden ajudar a treure'n l'entrellat.

En primer lloc, no hi ha un registre que es pugui considerar prou complet de totes les espècies descrites fins avui. Tot i que tinguéssim un recull de tots els noms binòmics publicats en els darrers dos segles i mig, la seva utilitat seria força baixa. El problema rau, de fet, en la base mateixa de la taxonomia, en l'existència de diversos criteris per determinar què és el que constitueix una espècie. Afortunadament, alguns d'aquests criteris ja són obsolets. Entre aquests hi ha els que són estrictament tipològics o la hiperdivididora *nouvelle école* dels malacòlegs francesos del segle XIX (Altaba i Traveset, 1985). No obstant això, unes tradicions enormement diferents han resultat en acords diversos entre els experts sobre el que és una espècie dintre d'un determinat tàxon superior.

Considerem, per exemple, el petit arxipèlag de Cabrera, un parc nacional situat al sud-est de Mallorca. A pràcticament cada illa hi ha varietats particulars de sargantanes, cargols i escarabats no voladors. Aquestes poblacions no tenen cap oportunitat d'intercanvi genètic entre si i han estat aïllades des de la darrera pujada del nivell del mar al final de l'última glaciació (Petitpierre *et al.*, 1987; Traveset i Altaba, 1993; Altaba 2001a). Alguns dels escarabats es consideren part d'una espècie distinta, però el fet de trobar diferències dimensionals entre les illes no atorga el reconeixement com a subespècie (Español, 1954, 1972; Palmer i Petitpierre, 1993). Per altra banda, la major part de les poblacions de sargantanes es consideren, de fet, subespècies endèmiques d'una o dues illes (Mayol, 1985; Salvador, 1993). En canvi, els cargols són molt poc coneguts (vegeu la figura 4) perquè generalment s'ha considerat que no mereixien un reconeixement nomenclatural, ni tan sols en casos de distincions morfològiques xocants (Gasull, 1964; Altaba, 1993).

Si ens fixem, ara, en les plantes, veurem com apareixen anomalies encara més sorprenents. Per exemple, l'enfiladissa *Rubia angustifolia* és endèmica de les Illes Balears, i és present a Cabrera. A aquesta illa també existeix una altra planta similar, però que creix com una herba i només en una zona molt petita batuda per tempestes. No es coneixen híbrids entre les dues formes ni les seves morfologies diferents semblen veure's afectades pel conreu d'una al costat de l'altra als jardins. De manera sorprenent, l'observança de la tradició botànica fa que l'última sigui considerada, com a molt, una «subespècie» local, *Rubia angustifolia* subsp. *caespitosa* (Mus *et al.*, 1993; Alomar *et al.*, 1997; Altaba, 1999).

Així doncs, és clar que el tractament taxonòmic de les diferències comparables no és uniforme entre els diversos tàxons. Fins i tot dintre d'un tàxon no és clar quina quantitat de diferències basten per donar per fet que dues poblacions han assolit la condició d'espècie. No es tracta només d'un problema de quantes paraules cal posar en una etiqueta. Es tracta de si aquests dos tàxons han passat un procés d'especiació (Longino, 1993). A pesar del somni pitagòric de la taxonomia numèrica, ara és clar que no hi ha una relació simple entre les diferències observables i la divergència filogenètica (Scott-Ram, 1990). De fet, sovint es dona el cas que cal molt treball de camp, de museu i de laboratori per valorar la condició d'espècie amb seguretat. Lamentablement, aquesta tasca de recerca només s'ha dut a terme en una minúscula fracció de les espècies registrades. Potser aquesta esbiaixada és en part responsable dels gràfics molt desiguals que representen les estimacions sobre biodiversitat global, en què el més nombrós dels mol·luscs coleòpters i les plantes vasculares només ocupen una petita porció.

#### 4. El malson d'un taxònom

Un segon obstacle en el camí cap a la quantificació de la biodiversitat el constitueix l'excés de sinònims, és a dir, els noms que es donen en moments diferents a la mateixa espècie. Tot i emprar el mateix concepte d'espècie, estudiosos que desconeixien les publicacions d'altres persones han donat noms alternatius a espècies que ja s'havien descrit. Les revisions taxonòmiques són l'eina que serveix per posar ordre en aquest caos (Longino, 1993). No obstant això, aquest tipus de treball requereix temps i experiència, dos valors que avui dia han experimentat una forta reducció entre els sistemàtics (May, 1990b).

Per tal d'evitar el tedi de les revisions taxonòmiques, s'ha proposat que el percentatge de sinònims sigui força igual entre els tàxons. Si això fos així, seria fàcil aleshores poder calcular de manera precisa quantes espècies vàlides existeixen en cada grup. Lamentablement, però, la proporció de noms que resulten ser sinònims difereix molt entre els tàxons. Per exemple, els cargols aquàtics de la família Hidrobíids tenen, com a molt, un 5 % de sinònims, mentre que els musclos d'aigua dolça europeus en poden tenir fins a un 99 %. Sembla que els sinònims afecten més els organismes grans, conspicus i més estesos que no pas els minúsculs, poc interessants i endèmics d'àrees petites (Altaba, 1996a).

El camp de la sistemàtica no es pot reduir al modern «sistema d'emmagatzematge i recuperació» de la biologia comparada. D'una banda, estudia realment el descobriment de la immensitat de la vida a la Terra i el rastreig dels espectaculars camins que han portat al desplaçament de tan-

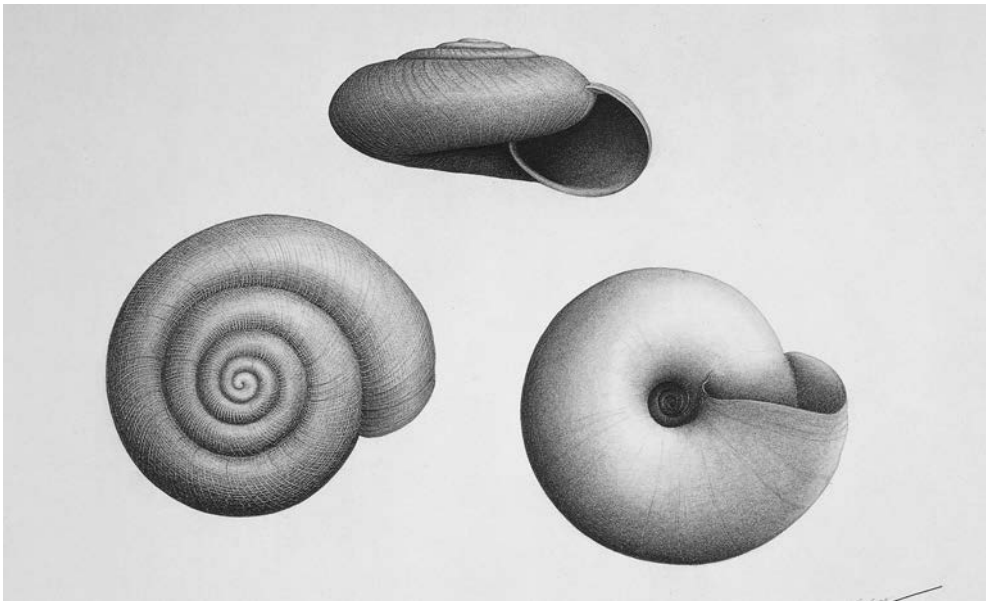


FIGURA 4. Aquest cargol de terra, que pertany al gènere *Oxychilus*, forma part d'una espècie no descrita que només s'ha trobat al Parc Natural de s'Albufera, al nord de Mallorca.

ta diversitat. De l'altra, ningú amb un esperit curiós no es dedicaria a una carrera menyspreada com el tediós manteniment d'arxius plens de pols i cossos dissecats, només per proporcionar un servei a àrees de recerca més interessants. La urgència d'aplicacions de la sistemàtica a la biologia de la conservació no hauria de desviar l'atenció de la necessitat de fer recerca minuciosa, fiable i estimulante sobre taxonomia. En lloc d'intentar malvendre la utilitat de la sistemàtica semblaria més legítim i fructífer defensar-ne el valor intel·lectual i la coherència (Renner i Ricklefs, 1994). Pel que fa als grans comptes dels nombres d'espècies, potser seria més lògic en aquest moment deixar de fer a la taxonomia una pregunta que simplement no pot respondre i, en canvi, aprofundir el nostre coneixement sobre com cal afrontar el tema usant models ecològics i biogeogràfics.

## 5. L'ornitologia de cap per avall

Tots els problemes anteriors sobre l'avaluació del nombre d'espècies són generalitzats, afecten tots els grups d'organismes. Fins i tot les aus, que són el tàxon superior probablement conegut més exhaustivament, hi estan subjectes (Sibley, 1990). Tot i que encara es descobreixen algunes poques aus fins ara desconegudes en zones llunyanes, la principal qüestió aquí és on cal dibuixar la línia entre espècies distintes quan les poblacions d'estudi són al·lopàtriques (Davidson i Bridle, 1996). Les distàncies genètiques basades en la hibridització DNA-DNA suposarien una solució elegant, però només si aquestes distàncies estiguessin directament relacionades amb el grau d'incompatibilitat genètica. Una altra opció que s'ha proposat és que la cladogènesi és un criteri vàlid i, per tant, el «concepte filogenètic d'espècie» reconeix com a espècie diferent qualsevol població que hagi experimentat divergències (Cracraft, 1989), fins i tot si es desconeix si l'aparellament entre aquestes encara és viable.

En conseqüència, el fet és que no podem dir quantes espècies d'aus hi ha: els comptes oscil·len d'entre vuit mil fins a ben bé més de vint mil. Com a exemple, s'han detectat no menys de tres-centes cinquanta incerteses només en la llista de validació de les aus paleàrtiques occidentals (Gutiérrez i Juana, 2000). Les situacions més greus afecten els ocells insulars, que pateixen els efectes d'una arrelada tradició que els considera com a subespècies dels seus parents continentals (Mayr, 1970). Resoldre cada un d'aquests casos requeriria considerablement més que una teoria de saló i reunions de comitès d'observadors d'ocells.

Almenys en alguns casos, és clar que aquests tàxons insulars es mereixen l'estatus d'espècies, perquè tenen una llarga història evolutiva aïllats i no s'han creuat amb tàxons continentals durant un període prolongat (Hazevoet, 1996, 1997). Per exemple, la baldrítja balear (*Puffinus mauretanicus*, vegeu la figura 5), el trencapinyons balear (*Loxia balearica*) i el busqueret balear (*Sylvia balearica*) haurien de considerar-se espècies vàlides, no per l'aplicació d'un determinat concepte d'espècie, ni a causa exclusivament de posseir diferències morfològiques substancials, sinó després d'una minuciosa investigació sobre el seu rang, el seu comportament i els registres fòssils (Alcover, 1989; Walker *et al.*, 1990; Altaba, 1994, 1999, 2001b; Gargallo, 2001).



Aquests canvis taxonòmics són més que una molèstia per als lectors de les llistes de validació. De fet, la classificació mundial d'àrees d'aus endèmiques (ICBP, 1992) hauria d'incloure ara les Illes Balears, que resulten ser l'única àrea amb aquesta prioritat de conservació de tot Europa occidental. Si això succeeix en una regió ben estudiada i sense entrar en la batalla de quin concepte d'espècie cal aplicar, aleshores, què es pot esperar de les anàlisis detallades de les faunes d'aus d'altres llocs, especialment dels tròpics? I quin grau d'ignorància insondable devem tenir de tots els altres tàxons?

## 6. Fins on arriba l'endemisme?

La qüestió precedent ens porta a reconèixer el tercer problema a què s'enfronten totes aquelles persones interessades a mesurar la biodiversitat. Per tal de fer un recompte precís de les espècies, hauríem de saber quina precisió es demanaria de la mostra. Com a paràmetre de calibratge, s'haurien de tenir en compte totes les àrees d'endemisme (Platnick, 1992; Pimm *et al.*, 1995; Dobson *et al.*, 1997). La varietat i la quantitat d'illes proporcionen un paradigma per a aquesta tasca. Considereu, per exemple, el sorprenent nombre d'espècies endèmiques que hi ha entre els cargols de terra de Madeira (Cameron i Cook, 1992), els grills de Hawaii (Otte, 1989), o els ocells de les Salomon (ICBP, 1992). De fet, la documentació de la biodiversitat ha de procedir primer a la identificació d'espècies, per evitar perdre les moltes radiacions evolutives en els medis insulars (Altaba, 1997b).

L'endemicitat insular pot classificar-se tenint en compte l'extensió dels rangs: des de les espècies trobades a diversos grups d'illes fins a les que són exclusives d'una única illa i després les altres que viuen només en una part de l'illa. A les Illes Balears, existeix tot aquest rang en tota la varietat dels tàxons (vegeu la figura 6). No és clar si cap teoria ecològica o biogeogràfica actual podria predir (no tan sols explicar) l'enorme nombre d'aquests endemismes. Tampoc no queda gaire clar que qualsevol endemisme pugui ser substituït ecològicament per alguna altra espècie (Naeem, 1998, 2001). Moltes d'aquestes espècies (i subespècies) de rang restringit encara esperen una descripció formal... i moltes d'altres mai no han estat ni recol·lectades.

Tots els indicis apunten cap a la mateixa direcció: encara queda molt per descobrir i revisar abans que es pugui elaborar cap avaluació creïble de la biodiversitat global (Novacek, 1992). De la mateixa manera, les estimacions actuals sobre els nivells d'extinció són certament poc precises, malgrat que ho deuen ser perquè subestimen el grau d'extinció entre espècies endèmiques, sobretot entre tàxons insulars. Sembla que les illes representen una porció important dels problemes que obstaculitzen les avaluacions de la magnitud i pèrdua actual de la biodiversitat. No obstant això, a la vegada, estudiar-ho podria ser una part important per solucionar-ho.

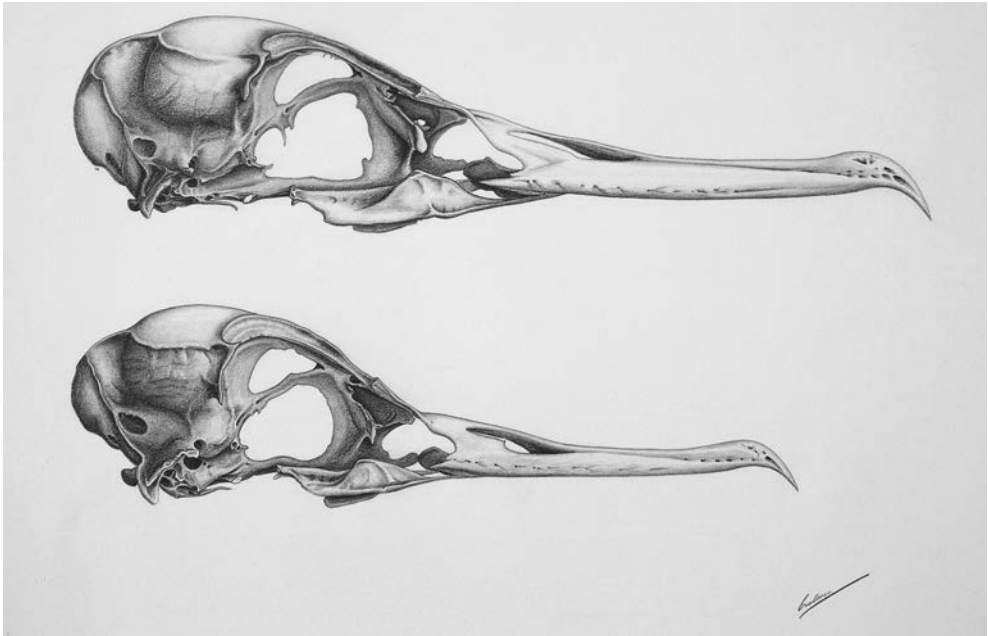


FIGURA 5. Cranis de la baldrítja balear (*Puffinus mauretanicus*, amunt), un endemisme en perill d'extinció, i de la baldrítja mediterrània (*Puffinus yelkouan*, avall), més estesa i abundant a la Mediterrània central i oriental.

## 7. Taxes d'extinció: de tristos registres a obscures prediccions

Les extincions registrades causades per éssers humans, ja sigui directament (per exemple, per la caça i la destrucció dels hàbitats) o indirecta (mitjançant la introducció d'espècies alienes), són un indicador aterridor de la cura amb què la naturalesa ha estat tractada. Malgrat ser molt desagradables, les llistes de les espècies extingides recentment inclouen només una minsa fracció de tot el que s'ha perdut, a causa de tres motius principals. En primer lloc, el criteri habitual «post-1640» és força arbitrari i ignora les extincions massives que van tenir lloc en moltes biotes illenques tan bon punt s'hi van establir persones, sovint segles abans de l'edat moderna (Milberg i Tyrberg, 1993; Alcover *et al.*, 1998; McPhee, 1999).

Un segon problema ve del fet de decidir quins criteris caldria aplicar per declarar que una espècie s'ha extingit. Es va demostrar que la regla de «sense haver-se vist durant cinquanta anys» no era una bona idea, ja que fallava per ambdós costats: algunes espècies s'extingeixen sens dubte el dia que l'últim (sovint captiu) especímen mor i moltes d'altres poden quedar sense registrar durant molt més temps, a causa només de l'absència d'un mostreig adequat en les zones apropiades. Considereu, per exemple, les nàiades gegants (*Margaritifera auricularia*), que una vegada van viure a tot Europa occidental. Aquest bivalve d'aigua dolça creix fins a gairebé 18 cm i va ser buscat activament per científics i col·lectors, tot i que sense gaire èxit durant almenys setanta anys;

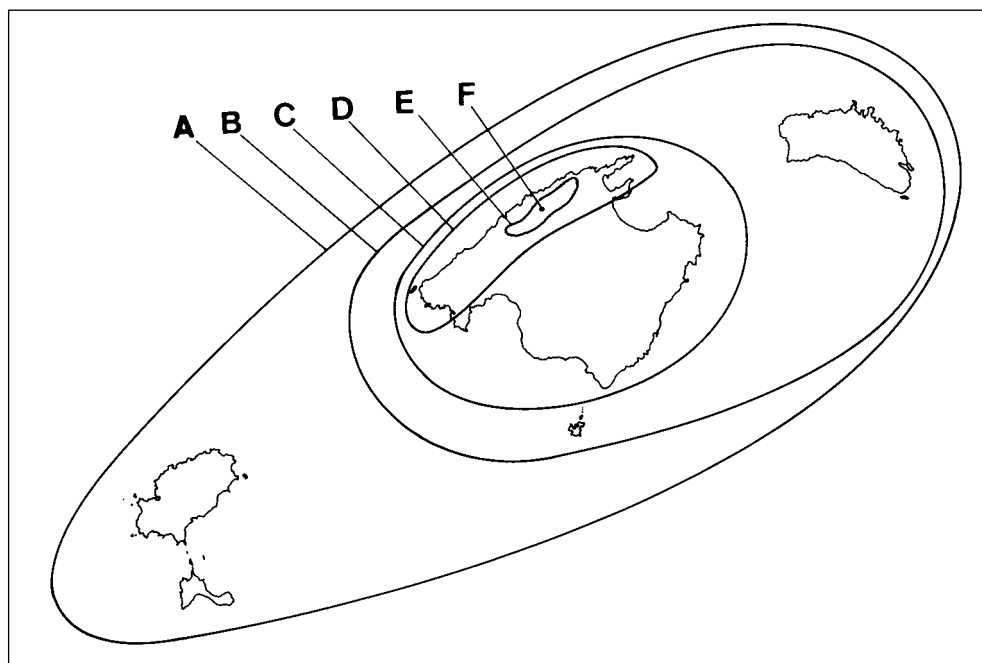


FIGURA 6. L'endemicitat a les Illes Balears s'estén a través d'una àmplia varietat d'escales espacials. Aquí es mostra amb exemples extrets d'entre les plantes de flor endèmiques: A = *Ophrys balearica*, endèmica de l'arxipèlag balear; B = *Astragalus balearicus*, endèmica de les illes del nord o Gimnèsiques; C = *Teucrium marum* subsp. *occidentale*, endèmica de l'illa de Mallorca; D = *Genista cinerea* subsp. *leptoclada*, endèmica de les muntanyes del nord de Mallorca; E = *Lonicera pyrenaica* subsp. *majoricensis*, endèmica de la zona de muntanyes altes; F = *Euphorbia fontqueriana*, endèmica d'una zona molt restringida.

FONT: Dades extretes d'Alomar *et al.*, 1996.

finalment va ser redescobert al riu Ebre, on certament està en perill, tot i que viu i preparat perquè el salvin (Altaba, 1990, 2000a; Primack, 1998).

Entre les espècies insulars, l'existència d'aquests refugis inesperats, que fins i tot ofereixen només marginalment hàbitats adequats, ha evitat diverses vegades la desaparició per complet de biotes devastades. Aquest és el cas, per exemple, del tuatara de Nova Zelanda (Daugherty *et al.*, 1990) i de la flora nadiua de Guadalupe (Moran, 1996) que encara sobreviu a illots satèl·lits. També és la situació en què es troben les sargantanes nadiues (Mayol, 1985) i algunes plantes (Mus *et al.*, 1993) de les Illes Balears. Un altre exemple colpidor el proporciona el ferreret mallorquí (*Alytes muletensis*, vegeu la figura 7), que va descriure's per primera vegada a partir de restes de l'holocè i no va ser fins més tard que es va descobrir que sobreviu en uns pocs torrents de muntanya remots. Va resultar fins i tot que els habitants locals coneixien bé aquest amfibi i l'anomenaven *ferreret* en referència al seu cant semblant al so d'una enclusa. Aquest nom també pertany a diverses (anteriorment no explicades) característiques geogràfiques. Inicialment es pensava que les aigües fredes i nítides dels seus últims refugis podrien explicar la seva distribució geogràfica actual. Ara és clar que aquest ani-

mal pot viure en llocs molt més càlids, fins i tot en estanys foscos plens d'excrements de cabra remullats! Tot i així, sobreviu només en llocs on els depredadors introduïts (en concret, la serp d'aigua, *Natrix maura*) no han pogut arribar (Hemmer i Alcover, 1994; Mayol, 1985).

Finalment, no hi ha dubte que hi ha moltes altres espècies que s'estan extingint sense ni tan sols haver estat descrites. Això ha promogut una varietat d'enfocaments per calcular l'extensió de l'extinció massiva global actual, que podria ser perfectament tanta com deu mil vegades més ràpida que el que es podria esperar sense la nostra espècie (WCMC, 1992; Wilson, 1992; Pimm *et al.*, 1992). Des d'un punt de vista insular, caldria fer dos comentaris respecte a aquestes estimacions. D'una banda, que la majoria estan basades en els nivells de desforestació tropical, que estan oberts a algunes controvèrsies, sobretot pel que fa al paper dels boscos secundaris (Lugo, 1988). Però si es tenen en compte altres zones, com les regions temperades australs (Platnick, 1992) i, sobretot, totes les illes (Vitousek, 1988), les xifres poden augmentar molt més. D'altra banda, un estudi acurat va proposar la hipòtesi que l'extinció aleatòria basta per predir la contribució desproporcionada de les petites zones riques en endemismes al nombre total d'extincions (Pimm *et al.*, 1995). Tanmateix, les biotes illenques són, de fet, intrínsecament més sensibles que les dels continents. Això fa que el model aleatori sigui inadequat, perquè subestima l'impacte dels humans en els ecosistemes insulars.

## 8. Un punt de vista insular

A pesar del gran marge d'incertesa, fins i tot els càlculs més conservadors de les taxes actuals d'extinció són alarmistes i inacceptables. La contribució de les illes a aquesta taxa és segurament molt important. Això vol dir que perdem a una gran velocitat la riquesa, el caràcter únic i les oportunitats de recerca que ens proporcionen aquests petits territoris.

Lamentablement, no es preveuen solucions ràpides, però algunes de les conclusions del debat anterior ens poden ser d'alguna utilitat. La sistemàtica, la paleontologia, l'ecologia i la biogeografia haurien d'integrar-se per entendre la història biològica local. Amb això s'ajudaria a predir si les espècies nadiues es veuran afectades per les diverses activitats humanes, de quina manera, i quines en seran les conseqüències. Vist en perspectiva, fins i tot el turisme, amb les seves dimensions i peculiaritats sense precedents, pot ser profitós si es veu com una fase més d'una llarga seqüència d'impactes (Altaba i Ponsell, 2001).

En un nivell molt bàsic, la biodiversitat de l'àrea hauria de registrar-se al màxim possible. No obstant això, els inventaris locals tindrien molt poc ús més enllà de l'abast del projecte del que resultessin (per exemple, Altaba *et al.*, 1995) i les compilacions valuoses d'informació publicada no sempre són del tot acurades (per exemple, Pons i Palmer, 1996). En canvi, un projecte de biodiversitat concís, actualitzable i fiable podria ser molt més ric en contingut i aplicacions (Glasspool, 2000). A partir d'aquí, o en paral·lel, seguir una sòlida línia d'actuació sembla que seria el desenvolupament d'una minuciosa i adaptada estratègia de biodiversitat (Germain, 2001).

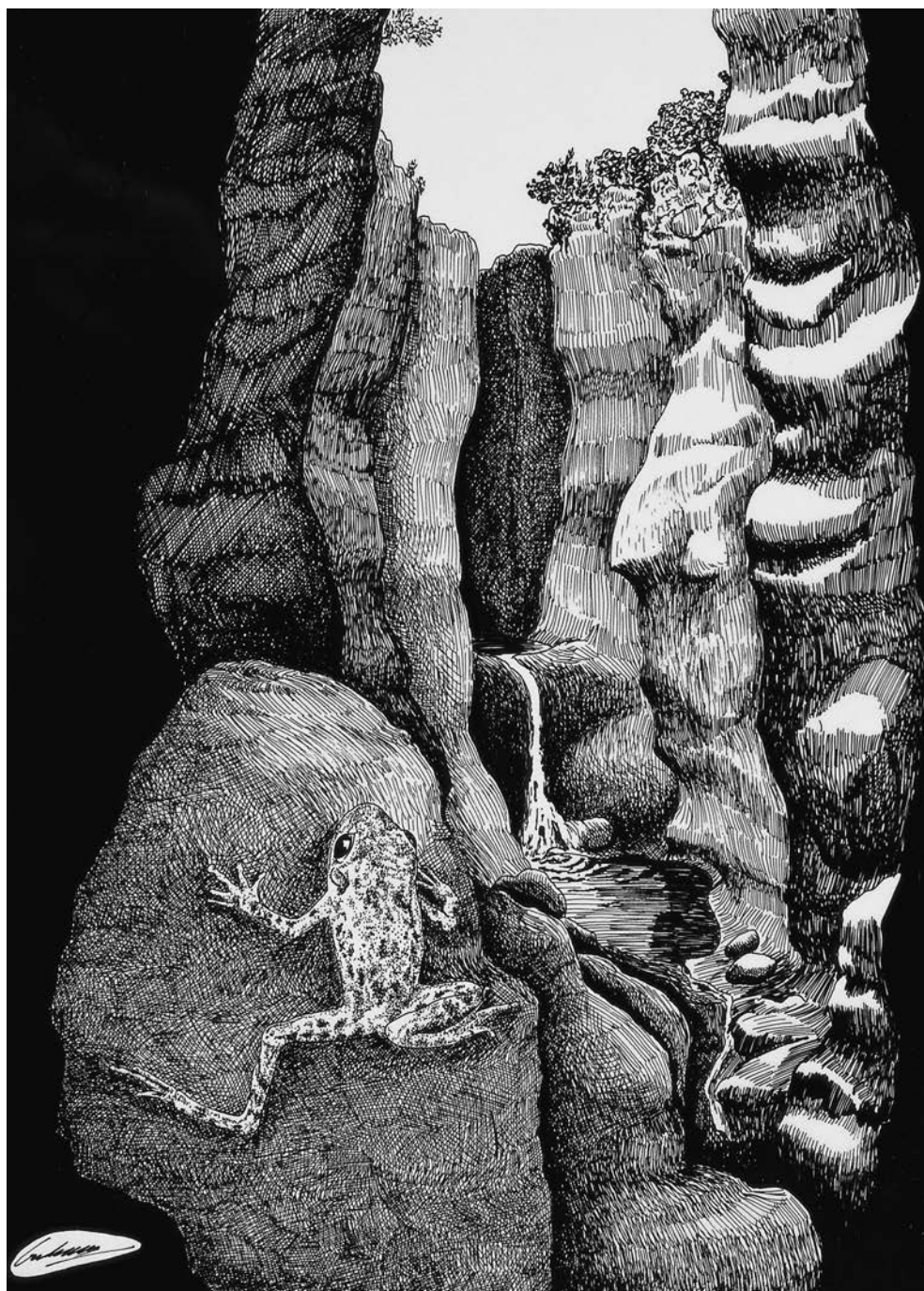


FIGURA 7. El ferreret (*Alytes muletensis*) és un endemisme insular que ha sobreviscut en els refugis marginals constituïts per les inaccessible i fredes basses dels barrancs.

Aplicar una estratègia així ja és una altra cosa. Els programes orientats cap a la conservació d'una única espècie poden ser una tria adequada en molts casos (Simberloff, 1998) i semblen particularment adequats per a les biotes d'illes pobres en espècies, però riques en endemismes. També és clar que s'hauria de treballar fort per evitar l'arribada i l'establiment d'exotismes (Ruesnik, 1995). No importa que aquests compromisos puguin semblar molt cars: a les illes sol ser cert que protegir la biodiversitat és una sòlida inversió per conservar la sostenibilitat de les economies locals (Bishop, 1993; Edwards i Abivardi, 1998). Això només es podrà aconseguir mitjançant l'educació sobre la biodiversitat i la implicació d'amplis sectors en la seva conservació (Boulton i Knight, 1996; Primack, 1998, 2001; Bestard *et al.*, 2000). A les Illes Balears, almenys, hem recorregut un llarg camí fins a acceptar-ho i començar a capgirar la tendència de la història.

## 9. Agraïments

La meua dona Catalina Ponsell i la nostra filla Laia van ajudar-me en molts sentits durant la preparació d'aquest treball. Les fructíferes discussions amb Marcos del Castillo, Josep Antoni Alcover, Damià Jaume, Miquel Palmer, Llorenç Sáez, Joan Mayol, Joan Lluís Pretus, Josep Antoni Rosselló, John Cortes i Richard Primack em van proporcionar més estímuls. Agraïixo a Ferran Rodà, Montserrat Vilà i Joandomènec Ros que m'hagin convidat a presentar aquesta ponència.

## 10. Referències bibliogràfiques

- ALCOVER, J. A. (1979). *Els mamífers de les Balears*. Palma de Mallorca: Moll.
- (1989). «Les aus fòssils de la Cova de Ca Na Reia». *Endins*, núm. 14-15, p. 95-100.
- ALCOVER, J. A.; ALTABA, C. R. (1995). «Terres isolades: les illes». A: FOLCH, R. [cur.]. *Biosfera*. Vol. 9: *Tundra i insularitat*. Barcelona: Enciclopèdia Catalana, p. 338-353 i 368.
- ALCOVER, J. A.; FLORIT, F.; MOURER-CHAUVIRÉ, C.; WEESIE, P. D. M. (1992). «The avifaunas of the isolated Mediterranean islands during the Middle and Late Pleistocene». A: CAMPBELL, K. E. Jr. [cur.]. «Papers in Avian Paleontology — Honoring Pierce Brodkorb». *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sc. Ser.*, núm. 36, p. 273-283.
- ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [cur.] (1993). *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC.
- ALCOVER, J. A.; McMINN, M. (1994). «Predators of vertebrates on islands». *Bioscience*, núm. 44, p. 12-18.
- ALCOVER, J. A.; McMINN, M.; ALTABA, C. R. (1994). «Eivissa: A Pleistocene ocean-like island in the Mediterranean». *National Geographic Research and Exploration*, núm. 10 (2), p. 236-248.
- ALCOVER, J. A.; MOYÀ-SOLÀ, S.; PONS-MOYÀ, J. (1981). *Les quimeres del passat: Els vertebrats fòssils del plio-quadernari de les Balears i Pitiüses*. Palma de Mallorca: Moll.

- ALCOVER, J. A.; SANS, A.; PALMER, M. (1998). «The extent of extinctions of mammals on islands». *J. Biogeogr.*, núm. 25, p. 913-918.
- ALOMAR, G; MUS, M.; ROSSELLÓ, J. A. (1997). *Flora endèmica de les Balears*. Palma de Mallorca: Consell Insular de Mallorca (FODESMA).
- ALTABA, C. R. (1990). «The last known population of *Margaritifera auricularia* (Bivalvia, Unionoida): A conservation priority». *Biol. Cons.*, núm. 52, p. 271-286.
- (1993). «Els caragols i llimacs terrestres (*Mollusca: Gastropoda*)». A: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [cur.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, p. 409-426
- (1994). «La sistemàtica i la conservació de la biodiversitat: el cas de les baldrigtes (Procellariiformes: *Puffinus*)». *An. Ornitol. Balears*, núm. 8 (1993), p. 3-14.
- (1996a). «Counting species names». *Nature*, núm. 380, p. 488-489.
- (1996b). «Presence of *Discus rotundatus* (Müller, 1774) (Gastropoda: Endodontidae) on the island of Mallorca». *Misc. Zool.*, núm. 19 (1), p. 51-54.
- (1997a). «Phylogeny and biogeography of midwife toads (*Alytes*, Discoglossidae): a reappraisal». *Contr. Zool.*, núm. 66 (4), p. 257-262.
- (1997b). «Documenting biodiversity: the need for species identifications». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 12 (9), p. 358-359.
- (1998). «Testing vicariance: melanopsid snails and Neogene tectonics in the Western Mediterranean». *J. Biogeogr.*, núm. 25, p. 541-551.
- (1999). *La diversitat biològica: Una perspectiva des de Mallorca*. Palma de Mallorca: Moll.
- (2000a). «La última oportunitat de *Margaritifera auricularia*». *Quercus*, núm. 170, p. 16-23.
- (2000b). «Are all mass invasions alike?». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 15 (6), p. 248.
- (2001a). «Invertebrados terrestres». A: *Parque Nacional Archipiélago de Cabrera*. Talavera de la Reina: Esfagnos. [En premsa]
- (2001b). «Un endemisme ornitològic ignorat: el trencapinyons balear (*Loxia curvirostra*)». *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* [En premsa]
- ALTABA, C. R.; PONSELL, C. (2001). «Tourism and biodiversity: the Balearic experience». A: CORTES, J. [ed.]. *Calpe (2000): Linking the fragments of paradise*. Gibraltar: Gibraltar Ornithological & Natural History Society. [En premsa]
- ALTABA, C. R.; SÁEZ, L.; ALOMAR, G. (1995). *Inventari de biodiversitat de les finques públiques de la serra de Tramuntana (Mallorca)*. Palma de Mallorca: Conselleria d'Agricultura i Pesca del Govern Balear. Vol. 1, p. 1-165; vol. 2, p. 1-205; vol. 3, p. 1-211.
- ALTABA, C. R.; TRAVESSET, A. (1985). «La malacologia als Països Catalans». *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, núm. 50, p. 155-171.
- BALMFORD, A. (1996). «Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 11, p. 193-196.
- BELLÉS, X. (1987). *Fauna cavernícola i intersticial de la península Ibèrica i les Illes Balears*. Palma de Mallorca: CSIC: Moll.

- BESTARD, I.; BOBADILLA, I.; CATALÁN, A.; PONSELL, L. (2000). *La pèrdua de biodiversitat*. Palma de Mallorca: Ferran Sintès.
- BISHOP, R. C. (1993). «Economic efficiency, sustainability, and biodiversity». *Ambio*, núm. 22, p. 69-73.
- BOULTON, M. N.; KNIGHT, D. (1996). «Conservation education». A: SPELLERBERG, I. F. [cur.]. *Conservation biology*. Singapur: Longman, p. 69-79.
- CAMERON, R. A. D.; COOK, L. M. (1992). «The development of diversity in the land snail fauna of the Madeiran archipelago». *Biol. J. Linn. Soc.*, núm. 46, p. 105-114.
- CARDONA, M. A. (1979). «Consideracions sobre l'endemisme i l'origen de la flora de les Illes Balears». *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, núm. 44, p. 7-15.
- CODY, M. L. (1986). «Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions». A: SOULÉ, M. E. [cur.]. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer, p. 122-152.
- CRACRAFT, J. (1989). «Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation». A: OTTE, D.; ENDLER, J. A. [cur.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer, p. 28-59.
- DAUGHERTY, C. H.; CREE, A.; HAY, J. M.; THOMPSON, M. B. (1990). «Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*)». *Nature*, núm. 347, p. 177-179.
- DAVISON, A.; BRIDLE, J. R. (1996). «Exploding bird diversity brings biological species into question». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 11, p. 509.
- DOBSON, A. P.; RODRIGUEZ, J. P.; ROBERTS, W. M.; WILCOVE, D. S. (1997). «Geographic distribution of endangered species in the United States». *Science*, núm. 275, p. 550-553.
- DURRELL, L. (1986). *State of the Ark*. Nova York: Doubleday.
- EDWARDS, P. J.; ABIVARDI, C. (1998). «The value of biodiversity: where ecology and economy blend». *Biol. Cons.*, núm. 83, p. 239-246.
- ESPAÑOL, F. (1954). «Los tenebriónidos (col.) de las Baleares». *Trab. Mus. Zool. Barcelona, N. S. Zool.*, núm. 1 (5), p. 1-93.
- (1972). «Los coleópteros del archipiélago de Cabrera (Islas Baleares)». *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, núm. 21 (3), p. 97-99.
- GARGALLO, G. (2001). *The old world warblers (Sylviidae)*. [En premsa]
- GASTON, K. [cur.] (1996). *Biodiversity: a biology of numbers and differences*. Londres: Blackwell.
- GASULL, L. (1964). «Las *Helicella (Xeroplexa)* de Baleares (Gasteropoda Pulmonata)». *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, núm. 10, p. 3-70, lám. I-IX.
- (1966). «La insularidad de las islas Baleares desde el punto de vista de la malacología terrestre». *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, núm. 12, p. 149-156.
- GENTRY, A. H. (1986). «Endemism in tropical versus temperate plant communities». A: SOULÉ, M. E. [cur.]. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, p. 153-181.
- GERMAIN I OTZET, J. (2004). «Objectius i propostes d'actuació per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica de Catalunya». [Aquest volum]



- GLASSPOOL, A. (2000). *Bermuda Biodiversity Project*. Bermuda: Bermuda Aquarium and Zoological Society.
- GRANT, P. R. (1986). *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press.
- GREUTER, W. (1994). «Extinctions in Mediterranean areas». *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, núm. 344, p. 41-46.
- (1995). «Origin and peculiarities of Mediterranean island floras». *Ecol. Medit.*, núm. 21, p. 1-10.
- GUERRERO, V. (1996). «El poblamiento inicial de la isla de Mallorca». *Complutum Extra*, núm. 6, p. 83-104.
- GUTIÉRREZ, R.; JUANA, E. de (2000). «¿Cuántas especies de aves hay en España?». *Quercus*, núm. 173, p. 18-21.
- HAZEVOET, C. J. (1996). «Conservation and species lists: taxonomic neglect promotes the extinction of endemic birds, as exemplified by taxa from eastern Atlantic islands». *Bird Conserv. Intl.*, núm. 6, p. 181-196.
- (1997). «Notes on distribution, conservation, and taxonomy of birds from the Cape Verde Islands, including records of six species new to the archipelago». *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*, núm. 15, p. 89-100.
- HEMMER, H.; ALCOVER, J. A. [cur.] (1984). *Història biològica del ferreret*. Palma de Mallorca: Moll.
- ICBP (1992). *Putting biodiversity on the map: Priority areas for global conservation*. Cambridge: International Council for Bird Preservation.
- LONGINO, J. T. (1993). «Scientific naming». *Nat. Geogr. Res. Expl.*, núm. 9, p. 80-85.
- LUGO, A. E. (1988). «Estimating reductions in the diversity of tropical forest species». A: WILSON, E. O. [cur.]. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press, p. 58-70.
- MAY, R. M. (1990a). «How many species?». *Phil. Trans. Linn. Soc. London, B*, núm. 330, p. 293-304.
- (1990b). «Taxonomy as destiny». *Nature*, núm. 347, p. 129-130.
- MAYOL, J. (1985). *Rèptils i amfibis de les Balears*. Palma de Mallorca: Moll.
- MAYOL, J.; MACHADO, A. (1992). *Medi ambient, ecologia i turisme a les Illes Balears*. Palma de Mallorca: Moll.
- MAYR, E. (1970). *Populations, species, and evolution*. Cambridge: Belknap.
- MCPHEE, R. [cur.] (1999). *Extinctions in near time. Causes, contexts, and consequences*. Nova York: Kluwer Academic and Plenum.
- MILBERG, P.; TYRBERG, T. (1993). «Naïve birds and noble savages: A review of man-caused prehistoric extinctions of island birds». *Ecography*, núm. 16, p. 229-250.
- MOONEY, H. A. (1988). «Lessons from Mediterranean-climate regions». A: WILSON, E. O. [cur.]. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press, p. 157-165.
- MORAN, R. (1996). «The flora of Guadalupe Island, Mexico». *Mem. Calif. Acad. Sc.*, núm. 19, p. I-VII, 1-190.
- MUELLER-DOMBOIS, D. (1992). «The formation of island ecosystems». *GeoJournal*, núm. 28, p. 293-296.

- MUELLER-DOMBOIS, D.; LOOPE, L. L. (1990). «Some unique ecological aspects of oceanic island ecosystems». *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, núm. 32, p. 21-27.
- MUS, M.; ROSSELLÓ, J. A.; MAYOL, M. (1993). «L'endemisme vegetal». A: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [cur.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, p. 257-268.
- NAEEM, S. (1998). «Species redundancy and ecosystem reliability». *Cons. Biol.*, núm. 12, p. 39-45.
- (2004). «El paper funcional de la biodiversitat». [Aquest volum]
- NOVACEK, M. J. (1992). «The meaning of systematics and the biodiversity crisis». A: ELDRIDGE, N. [cur.]. *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis*. Nova York: Cambridge University Press, p.101-108.
- NUNN, P. D. (1994). *Oceanic islands*. Oxford: Blackwell.
- OOSTERBROEK, P. (1994). «Biodiversity of the Mediterranean region». A: FOREY, P. I.; HUMPHRIES, C. J.; VANE-WRIGHT, R. I. [cur.]. *Systematics and conservation evaluation*. Systematics Association, núm. 50, p. 289-307. [Volum especial]
- OTTE, D. (1989). «Speciation in Hawaiian crickets». A: OTTE, D.; ENDLER, J. A. [cur.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, p. 482-526.
- PALMER, M.; PETITPIERRE, E. (1993). «Els coleòpters de Cabrera: llista faunística i perspectives d'estudi». A: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [cur.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, p. 383-407.
- PALOMBO, M. R. (1996). «Large Pleistocene mammals of the Mediterranean islands». *Vie Milieu*, núm. 46, p. 365-374.
- PAUL, C. R. C.; ALTABA, C. R. (1992). «Els mol·luscs terrestres fòssils de les illes Pitiüses». *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, núm. 34, p. 141-170.
- PETITPIERRE, E.; ARRANZ, M. J.; TERRASA, B.; RAMON, M. (1987). «Population genetics of Western Mediterranean insular lizards». *Genét. Ibér.*, núm. 39, p. 453-471.
- PIMM, S. L.; RUSSELL, G. J.; GITTLEMAN, J. L.; BROOKS, T. M. (1995). «The future of biodiversity». *Science*, núm. 269, p. 347-350.
- PLATNICK, N. I. (1992). «Patterns of biodiversity». A: ELDRIDGE, N. [cur.]. *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis*. Nova York: Cambridge University Press, p. 15-24.
- PONS, G. X.; PALMER, M. (1996). *Fauna endèmica de les Illes Balears*. Palma de Mallorca: Institut d'Estudis Balearics: Direcció General de Medi Ambient: Societat d'Història Natural de les Balears.
- PRETUS, J. L. (2004). «El paisatge i la recerca de propietats extensives de la biodiversitat». [Aquest volum]
- PRIMACK, R. (1998). *Essentials of conservation biology*. 2a ed. Sunderland: Sinauer Associates. [Hi ha traducció castellana: (2002). *Introducción a la biología de la conservación*. Barcelona: Ariel]
- (2004). «Biologia de la conservació». [Aquest volum]
- RENNER, S. S.; RICKLEFS, R. E. (1994). «Systematics and biodiversity». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 9, p. 78.

- ROSSELLÓ, J. A.; MUS, M.; SOLER, J. X. (1993). «*Limonium ejulabilis*, a new endangered endemic species from Majorca (Balearic Islands, Spain)». *An. R. Jard. Bot. Madrid*, núm. 51, p. 199-204.
- ROUGHGARDEN, J.; PACALA, S. (1989). «Taxon cycle among *Anolis* lizard populations: Review of evidence». A: OTTE, D.; ENDLER, J. A. [cur.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, p. 403-432.
- SÁEZ I GOÑALONS, LL.; VICENS I FANDOS, J. (1997). *Plantes vasculares del quadrat UTM 31S DE80, Puig Major (Mallorca)*. P. 1-75. (ORCA: Catàlegs Florístics Locals; 8).
- SALVADOR, A. (1993). «Els rèptils». A: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [cur.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, p. 427-437.
- SCHOENER, T. W.; SPILLER, D. (1987). «Effect of lizards on spider populations: Manipulative reconstructions of a natural experiment». *Science*, núm. 236, p. 1353-1355.
- SCHÜLE, W. (1993). «Mammals, vegetation and the initial settlement of the Mediterranean islands: a palaeoecological approach». *J. Biogeogr.*, núm. 20, p. 399-412.
- SCOTT-RAM, N. R. (1990). *Transformed cladistics, taxonomy and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- SIBLEY, C. G. (1990). *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven: Yale University Press.
- SIMBERLOFF, D. (1995). «Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas?». *Pacific Sc.*, núm. 49, p. 87-97.
- (1998). «Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?». *Biol. Cons.*, núm. 83, p. 247-257.
- SIMBERLOFF, D.; CONNOR, E. F. (1981). «Missing species combinations». *Am. Nat.*, núm. 118, p. 215-239.
- STEADMAN, D. W. (1995). «Prehistoric extinctions of Pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology». *Science*, núm. 267, p. 1123-1131.
- TRAVESSET, A.; ALTABA, C. R. (1993). «La biodiversidad terrestre del Parque Nacional de Cabrera». *Quercus*, núm. 83, p. 30-33.
- VITOUSEK, P. M. (1988). «Diversity and biological invasions of oceanic islands». A: WILSON, E. O. [cur.]. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press, p. 181-189.
- WALKER, C. A.; WRAGG, C. M.; HARRISON, C. J. O. (1990). «A new shearwater from the Pleistocene of the Canary Islands and its bearing on the evolution of certain *Puffinus* shearwaters». *Hist. Biol.*, núm. 3, p. 203-224.
- WCMC [WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE] (1992). *Global biodiversity: Status of the Earth's living resources*. Londres: Chapman and Hall.
- WILCOVE, D. S.; ROTHSTEIN, D.; DUBOW, J.; PHILLIPS, A.; LOSOS, E. (1998). «Quantifying threats to imperiled species in the United States». *Bioscience*, núm. 48, p. 607-615.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological invasions*. Londres: Chapman and Hall.
- WILSON, E. O. (1992). *The diversity of life*. Nova York: Norton. [Hi ha traducció castellana: (1994). *La diversidad de la vida*. Barcelona: Crítica]

- YLL, E. I.; PÉREZ-OBOL, R.; JULIÀ, R. (1994). «Vegetational change in the Balearic Islands (Spain) during the Holocene». *Hist. Biol.*, núm. 9, p. 83-89.
- YLL, E. I.; PÉREZ-OBOL, R.; PANTALEÓN-CANO, J.; ROURE, J. M. (1997). «Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands)». *Quat. Res.*, núm. 48, p. 339-347.

### Introducció

La diversitat biològica existeix en àmbits molt diferents: diversitat genètica dins de poblacions locals d'una espècie, diversitat genètica entre poblacions de la mateixa espècie distintes geogràficament, des de diversitat d'espècies fins a diversitat de fílums, passant per la diversitat entre comunitats, ecosistemes o paisatges (Ramade, 1994). La diversitat dels ecosistemes o paisatges se sol anomenar *ecodiversitat*.

La història de la vida a la terra, que comprèn els darrers 3.850 milions d'anys (Ma), i concretament des de l'explosió de la diversitat dels organismes multicel·lulars en el cambrià, és d'una diversitat en gran expansió, tot i que amb moltes fluctuacions i episodis puntuals d'extincions massives (Benton, 1995). El cicle de vida mitjà d'una espècie, segons les dades extretes dels fòssils, des del seu origen fins a l'extinció, és d'alguns milions d'anys, entre un i deu (May, 1999). Si tenim en compte aquest període de vida mitjà i l'estabilitat del creixement mitjà en la diversitat d'espècies des del cambrià, és possible que les espècies actuals constitueixin entre un 5 % i un 10 % de totes les que, en algun moment, han poblat el nostre planeta (May, 1999).

La diversitat de les espècies es pot dividir en diversitat alfa, beta i gamma (Whittaker 1965, 1972; Ricklefs i Schuster, 1993). La diversitat alfa mesura el nombre d'espècies dins d'un hàbitat o ecosistema. La diversitat beta mesura la taxa de recanvi d'espècies entre hàbitats o segments contigus del litoral. L'índex de Wilson i Shmida (1984) quantifica el volum total d'espècies (diversitat beta): un valor de 0 representa que no hi ha hagut cap canvi i un valor d'1 representa un moviment total d'espècies entre comunitats o parts del litoral contigües. Finalment, la diversitat gamma mesura el nombre d'espècies que hostatja una regió, definides des d'un punt de vista polític, geogràfic o biogeogràfic. No hi ha una relació general establerta entre la diversitat alfa, la beta i la gamma: la diversitat alfa pot ser elevada en àrees en què la beta i la gamma siguin baixes, o viceversa (vegeu-ne exemples a Bolton, 1996).

## Quantes espècies?

S'ha calculat que el nombre total d'espècies vives denominades i registrades existents avui dia es troba entre 1,5 milions (May, 1999) i 1,6-1,8 milions (Hammond, 1995). Aquesta xifra té un marge d'error d'un 10 % aproximadament, sobretot pels possibles casos de sinonímia (May, 1999).

Les espècies d'aus i mamífers estan comparativament millor documentades malgrat que cada any es trobin entre tres i cinc noves espècies d'aus i deu noves espècies de mamífers. Per contra, ben poc es coneix de determinats grups —com els invertebrats, els fongs o els bacteris— o de determinats llocs —com el bentos marí profund— (Grassle i Maciolek, 1992; May, 1992; Desbruyères, 1995; Heip, 1998). El nombre d'espècies d'invertebrats paràsites deu ser de la mateixa magnitud que el nombre que sumen totes les altres espècies de vertebrats i invertebrats (May, 1997). És possible que moltes espècies que actualment es consideren cosmopolites, és a dir, amb una distribució mundial, siguin artefactes resultants d'una sistemàtica summament conservadora i es puguin dividir en diverses espècies críptiques (Hooper i Lévi, 1994). Per exemple, uns estudis moleculars (al·loenzimàtics) d'espècimens de l'esponja *Chondrilla nucula* recollits al llarg de 10.000 km de la seva distribució geogràfica van posar de manifest l'existència de cinc formes genètiques diferents (Klautau *et al.*, 1999). Diverses soques del que s'havia classificat com una única espècie bacteriana, *Legionella pneumophila*, tenen homologies de seqüències nucleotídiques (tal com va indicar la hibridació del DNA) de menys d'un 50 %, que és igual de gran que la distància genètica característica entre mamífers i peixos (Selander, 1985). A més, els taxònoms no reparteixen bé la seva tasca entre els vertebrats, les plantes i els invertebrats: l'espècie mitjana de vertebrat rep deu vegades més esforç taxonòmic que l'espècie mitjana de planta vascular, i cent vegades més que l'espècie mitjana d'invertebrat (Gaston i May, 1992). Tal com indica May (1999), aquesta és una mala manera de portar un negoci. En conjunt, i tenint en compte els nivells actuals de sinonímies resoltes, cada any es denominen deu mil espècies noves (Hammond, 1995).

Les xifres estimades de la diversitat d'espècies marines conegudes oscil·len entre 150.000 i 245.000 espècies, de les quals només 20.000 són plantes (Hartog, 1970, 1980; Fredj *et al.*, 1992; Winston, 1992; Norton *et al.*, 1996; Heip, 1998, entre d'altres). En termes generals, de totes les espècies que actualment es denominen i registren, menys d'un 15 % es poden trobar als oceans (May, 1992). És aquesta xifra un artefacte atribuïble a un coneixement més limitat del medi marí?

Una explicació tècnica per a aquest desequilibri és que més de la meitat (aproximadament un 56 %) de totes les espècies denominades són insectes, que són només terrestres (May, 1988).

Una explicació ecològica podria ser que la majoria dels invertebrats marins bentònics es desenvolupen mitjançant fases larvàries dispersives i de vida lliure. Thorson (1966) va estimar que entre un 55 % i un 85 % d'aquests produeixen larves planctotròfiques (que s'alimenten en la fase planctònica) de vida llarga (que passen entre setmanes i mesos al plàncton), un 5 % produeixen larves planctotròfiques de vida curta (que passen entre hores i dies al plàncton), i un 10 % aproximadament produeixen larves lecitotròfiques (que no s'alimenten). Els suposats avantatges d'aquest tipus de larves planctòniques inclouen l'evitació de la competència amb els adults pels re-

ursos, la disminució de la probabilitat d'endogàmia en la generació següent i l'augment de la capacitat de resistir extincions locals. No obstant això, els possibles desavantatges inclouen l'allunyament i la dispersió dels hàbitats favorables, les dificultats d'adaptació a condicions locals, les incompatibilitats entre la tolerància fisiològica larvària i la juvenil, una major susceptibilitat a la depredació i diversos costos que poden vincular-se a la metamorfosi. La direcció que prenen els canvis evolutius sembla normalment esbiaixada cap a la pèrdua de larves planctotròfiques en molts clades, cosa que implica que aquestes larves són, en certa manera, desavantatjoses. La preponderància actual de les larves planctotròfiques en els cicles biològics dels invertebrats marins bentònics pot ser simplement un reflex del temps insuficient que han tingut les espècies per perdre les fases larvàries des de l'últim episodi d'extinció, fa 65 Ma (Pechenik, 1999). Les proves proporcionades pels fòssils avalen la teoria que les espècies amb un gran potencial de dispersió persisteixen més en el temps geològic que les que tenen un potencial de dispersió menor. Per exemple, dins del gènere de gastròpodes *Nassarius*, no va persistir més de 5 Ma cap espècie sense larves planctotròfiques; en contrast amb això, moltes espècies amb larves de llarga vida van persistir durant 15 o fins i tot 20 Ma (Gili i Martinell, 1994; Pechenik, 1999). Siguin quins siguin els motius de l'estratègia de dispersió larvària remota de la majoria de les espècies marines, és clar que no afavoreixen ni l'aïllament genètic ni l'especiació (vegeu, però, Victor i Wellington, 2000, sobre uns resultats contraris).

Finalment, el paradigma de la baixa diversitat d'espècies marines, en què els oceans es veuen com un vast desert, pot ser degut al fet que la tasca taxonòmica és encara més minsa que en l'àmbit continental. No tan sols el nombre de sistemàtics que estudien els organismes marins és un o dos ordres de magnitud inferior al dels sistemàtics «terrestres» sinó que, a més, l'exploració del mar es basa en unes tècniques més cares, de llarga durada i/o força ineficaces, com ara les culles, les dragues, les xarxes d'arrossegament, el submarinisme i els submarins (Winston, 1988, 1992). Els exemples següents sobre descobriments recents il·lustren a *contrario* el gran buit de coneixement que patim. L'enorme tauró planctòfag *Megachasma pelagios*, amb una longitud i un pes que poden arribar als 5 m i els 700 o 900 kg respectivament, no va ser descobert fins al 1976. Les fumaroles hidrotermals dels fons abissals, que constitueixen fèrtils oasis de vida que allotgen centenars d'espècies abans desconegudes, van ser descoberts el 1977. Per primera vegada es van trobar indicis d'un ecosistema basat completament en producció primària assolida per mitjà de bacteris quimiosintètics (Corliss *et al.*, 1979; Prieur *et al.*, 1995; Chevaldonné *et al.*, 1997; Desbruyères *et al.*, 1998, entre d'altres). El cianòfit *Prochlorococcus marinus*, descobert el 1988, és present en densitats cel·lulars elevades (de  $10^4$  a  $10^5$  cèl·lules per ml) en la majoria dels mars temperats i tropicals del món (Chisholm *et al.*, 1988, 1992; Scanlan *et al.*, 1996). Així doncs, és possible que es tracti de l'organisme fotosintètic més abundant de la Terra. A més, pot ser responsable d'una gran proporció de la producció primària i de la biomassa fitoplanctòniques: per exemple, entre un 30 % i un 40 % al Pacífic central (Campbell *et al.*, 1994). Recentment, es va descobrir l'anomenada *esponja carnívora*, una esponja amb un comportament carnívor que vivia en una cova marina només a uns pocs quilòmetres de Marsella, a la Riviera francesa (Vacelet i Boury-Esnault,

1995, 1996; Vacelet, 1996). Finalment, un bacteri del sofre gegant que no havia estat descrit mai abans, *Thiomargarita namibiensis*, amb unes cèl·lules tan grans que es poden veure a simple vista (fins a 0,75 mm de diàmetre), va ser descobert el 1999 en aigües de Namíbia en sediments que eren a una profunditat de ~100 m (Schultz *et al.*, 1999).

Unes mostres del fons de l'Atlàntic a una profunditat d'entre 1.500 m i 2.500 m, al llarg d'un transecte de 176 km en aigües del litoral entre Nova Jersey i Delaware, van permetre detectar que, de les 798 espècies recollides, 460 (un 58 %) no havien estat descrites mai abans (Grassle i Maciolek, 1992). Per mitjà d'una corba de rarefacció, és a dir, una corba que mostra el ritme a què apareixen noves espècies a mesura que es mostregen més individus, i de càlculs estimatius del canvi d'espècies al llarg de gradients espacials, Grassle i Maciolek (1992) van calcular una estima del nombre total d'espècies bentòniques (principalment mol·luscs, crustacis i cucs poliquets) de l'ordre de deu milions aproximadament. Posteriorment, el seu mètode de càlcul va ser criticat i la seva estimació es va considerar sobrecalculada (May 1992, 1993; però vegeu Poore i Wilson, 1993). Tanmateix, tant si el nombre total global d'espècies de cucs, crustacis i mol·luscs que viuen en sediments de les profunditats del mar és de més de deu milions com de menys de mig milió, el treball de Grassle i Maciolek ens recorda el poc que es coneix sobre les dues terceres parts de la superfície de la Terra que romanen sota les profunditats dels oceans (May, 1992).

Actualment, el nombre total d'espècies vives del nostre planeta, en oposició a les que hem pogut denominar i registrar, és un gran desconegut. Els càlculs recents són de l'ordre de set milions d'espècies en total (terrestres i marines), amb una oscil·lació possible d'entre cinc i quinze milions, però poden defensar-se des de càlculs tan baixos com tres milions fins a estimacions tan altes com cent milions o més (Wilson i Peters, 1988; Hammond, 1995; May, 1998, 1999). Pel que fa al medi marí, el càlcul de Winston (1992) d'un milió o més d'espècies sembla més aviat conservador.

## Quants filums?

Gairebé la totalitat dels aproximadament cinquanta filums de plantes i animals és present en el medi marí. Una tercera part d'aquests són específics d'aquest ambient (ctenòfors, gastròtrics, cinorincs, cicliòfors, braquiòpodes, pogonòfors, loricífers, vestimentífers, quetognats i equinoderms). En contrast amb això, hi ha molt pocs filums que siguin estrictament continentals (per exemple, els onicòfors). La diversitat de filums marins és, per tant, més elevada que la terrestre. A més, si considerem que el nivell fonamental de diversitat es basa en l'estructura corporal bàsica, més del 80 % d'aquesta diversitat es troba només al mar. Això és consistent amb l'origen marí de la vida i amb la major quantitat de temps que aquesta es va desenvolupar sota la superfície del mar que fora del mar (May, 1992; Winston, 1992; Norse, 1993; Heip, 1998; Helfman *et al.*, 1997).



## Patrons de biodiversitat marina

La majoria de les espècies marines conegudes són bentòniques, tant si habiten sobre fons durs com sobre fons tous (64 % i 27 % respectivament). Per contra, les espècies pelàgiques representen només un 9 % dels organismes marins (Heip, 1998; Helfman *et al.*, 1997).

Els patrons latitudinals, longitudinals i regionals poden ser clarament artefactes resultants del fet que tenim un coneixement limitat de determinats filums i ecosistemes o certes zones geogràfiques. A més, la diversitat augmenta a mesura que s'engrandeix l'àrea considerada (un cas típic de corba espècies-àrea). Per això, en aquest treball només presentem resultats ben documentats: considerar que una flora o fauna és més rica que una altra implica que les diferències en diversitat no es podran explicar ni per les diferències en la «pressió dels sistemàtics» ni per la d'àrea de la zona considerada.

### *Biodiversitat i latitud*

Segons Rohde (1992), gairebé tots els grups d'organismes, ja siguin continentals o marins, tenen més espècies a les latituds tropicals que a les més altes, i aquests gradients latitudinals s'inclouen dins de les característiques més universals de la natura. S'ha demostrat que es donen a hàbitats tan dispersos com en alta mar, les comunitats sublitorals, les selves tropicals, els deserts, els rius i els llacs. De fet, en el medi marí, la diversitat de les espècies de peixos costaners, ja sigui diversitat alfa com gamma, i la diversitat d'ordres i famílies de les demoespoges segueixen aquest patró (Rohde, 1992; Van Soest, 1994; Helfman *et al.*, 1997; Harmelin-Vivien, 2000). De la mateixa manera, els bivalves, els gastròpodes i els isòpodes dels sediments tous de l'Atlàntic profund (entre 500 m i 4.000 m) mostren un gradient latitudinal significatiu de diversitat d'espècies alfa, des d'una alta diversitat tropical fins a una molt baixa diversitat al mar de Noruega. El mateix gradient es dona a l'Atlàntic sud, tot i que en menor grau que a l'Atlàntic nord (Rex *et al.*, 1993). Entre les forces evolutives que han provocat que gairebé tots els grups d'organismes tinguin una major diversitat d'espècies als tròpics podríem comptar: 1) l'augment de l'energia disponible al medi ambient, i 2) un temps evolutiu «efectiu» més gran a causa d'un augment en la velocitat evolutiva (Huston, 1979; Currie, 1991; Rohde, 1992). Tanmateix, la congruència entre els patrons de diversitat de les biotes de superfície i les de profunditat és sorprenent, ja que les explicacions abans esmentades poden ser ineficaces en les condicions de l'oceà profund. Aquesta congruència pot resultar de l'acoblament ecològic a través de la columna d'aigua, mitjançant l'enfonsament de matèria orgànica procedent de la superfície, o a través de factors històrics, mitjançant patrons de colonització regional des dels hàbitats superficials fins als profunds (Rex *et al.*, 1993, 1997).

La diversitat de les algues bentòniques, però, només segueix parcialment el model general. Les comparacions globals entre flors d'algues documentades de grans zones geogràfiques (diversitat gamma) posen de manifest l'existència de grans diferències: flors molt riques (entre 900 i

1.100 espècies) en les regions temperades càlides, flores riques (entre 600 i 700 espècies) i flores pobres (entre 300 i 400 espècies) en les regions temperades fredes i tropicals, i flores molt pobres (al voltant de les 200 espècies) en les regions polars (Hoek, 1984; Lüning, 1990; Bolton, 1994). La flora tropical de les Filipines, amb 900 espècies, constitueix una excepció (Silva *et al.*, 1987; Bolton, 1994). Les hipòtesis que explicarien aquests patrons inusuals són: 1) competència per l'espai per part dels coralls —podria dir-se que els coralls, amb les seves microalgues simbiòtiques, són «plantas funcionals» i, en moltes regions tropicals, han ocupat el nínxol de les macroalgues (Lüning, 1990); 2) l'augment massiu en l'herbivorisme per part dels peixos en les regions tropicals (Gaines i Lubchenco, 1982; Meekan i Choat, 1997). Per tal que aquesta hipòtesi sigui correcta, s'ha de donar per fet que els herbívors són força indiscriminats, per tal com es considera que els alts nivells d'herbivorisme específic de preses augmenten més que no pas disminueixen la diversitat (Begon *et al.*, 1990; Bolton, 1994); 3) la manca d'estabilitat ambiental durant llargs períodes en les eres geològiques, amb una extensió molt minsa de les condicions tropicals en alguns períodes (Lüning, 1990). Tanmateix, aquesta hipòtesi de la inestabilitat no està avalada per la gran diversitat d'espècies de la Mediterrània, que es va dessecar repetidament fa entre cinc i sis milions d'anys (Bolton, 1994).

Finalment, la diversitat d'espècies gamma de les demoespoges no es correspon amb el gradient clàssic de riquesa creixent des de latituds altes a tropicals. A les aigües tropicals es donen faunes molt riques (per exemple a Indonèsia o Nova Caledònia) i molt pobres (com al Pacífic est; Soest, 1994; Hooper i Lévi, 1994).

Un altre tipus de patró latitudinal és el que mostren les algues. La proporció entre el nombre d'espècies d'algues vermelles (*Rhodophyta*) i el d'algues brunes (*Fucophyceae*) augmenta de manera uniforme entre les aigües fredes i les tropicals (una relació d'aproximadament 1 a 4; Feldmann, 1938).

Els patrons latitudinals en la diversitat tròfica també es poden observar en alguns filums. Entre els peixos marins, existeix un gradient descendent en la diversitat dels comportaments alimentaris i les categories tròfiques entre les latituds baixes i les altes (Harmelin-Vivien, 2000). La diversitat de dietes dels peixos és alta als tròpics, on hi ha un gran nombre d'herbívors, omnívors, brostejadors d'invertebrats sèssils i planctòfags, a més de carnívors i piscívors, mentre que la majoria (si no totes) de les espècies de peixos de les latituds altes són carnívores i/o piscívores (Helfman *et al.*, 1997).

### *Biodiversitat i profunditat*

Si bé la diversitat total d'espècies dels organismes marins és superior en les aigües superficials que en les profundes, el patró de distribució segons la profunditat difereix entre els tàxons. Les macroalgues fotosintètiques estan, naturalment, restringides als nivells superiors, des de l'eulitoral (zona intermareal) fins al circalitoral, amb un màxim de diversitat al sublitoral. Les macroal-

gues més profundes han estat recollides a l'Atlàntic occidental tropical (per exemple, l'alga verda *Rhipiliopsis profunda* fins a 153 m de profunditat i les coral·linàcies crustoses fins a 268 m) i a prop de Hawaii (per exemple, l'alga bruna *Sargassum hawaiiensis*, a una profunditat d'uns 200 m; Doty *et al.*, 1974; Littler *et al.*, 1985; Norris i Olsen, 1991). No obstant això, l'antic paradigma de la zonació algal, segons el qual les algues verdes, les brunes i les roges es troben als nivells superior, mitjà i inferior, respectivament, ja fa temps que s'ha abandonat. Moltes de les algues que es troben a més profunditat són brunes i verdes. Els peixos mostren un patró de profunditat similar al de les algues, amb un fort descens de la diversitat a mesura que augmenta la profunditat (vegeu la taula 1; Helfman *et al.*, 1997). A la Mediterrània, per exemple, hi ha 368 espècies entre el nivell del mar i 150 m de profunditat, mentre que només n'hi ha 59 entre els 150 m i els 2.000 m (Fredj i Maurin, 1987). Les esponges presenten la seva diversitat d'espècies gamma més elevada a la zona circalitoral i un descens a la zona batial. Per exemple, al voltant de les illes Kerguelen, hi ha vint-i-dues espècies en profunditats d'entre 0 m i 50 m, seixanta-sis entre els 50 m i els 300 m i vint-i-tres entre els 300 m i els 1.000 m (Boury-Esnault i Van Beveren, 1982).

Segons Sanders (1968), Grassle i Maciolek (1992) i Rex *et al.* (1997), la fauna d'invertebrats dels hàbitats sedimentaris dels grans fons marins té una diversitat d'espècies alta en comparació de la de les zones d'estuaris i costaneres superficials (vegeu amunt). Tanmateix, un examen crític de les seves dades, juntament amb noves dades, mostra que la diversitat de les espècies (sobretot la diversitat alfa) dels hàbitats sedimentaris soms és tan alta, si no més alta, que la dels hàbitats dels grans fons marins, de manera que, ara per ara, no es pot establir un patró general (Gray, 1994; Gray *et al.*, 1997).

Si bé la diversitat total d'un filum sol presentar un gradient decreixent a mesura que augmenta la profunditat, es pot observar el patró contrari en el cas d'una classe, un ordre o una família en concret. Dins de les esponges, la classe de les calcàries té el seu màxim de diversitat d'espècies a la plataforma continental (257 espècies per sobre dels 200 m i 133 per sota; Vacelet, 1988). Les demoesponges litístides, que posseeixen un esquelet predominantment silícic, són més abundants al talús continental entre 200 m i 700 m de profunditat. D'altra banda, les demoesponges amb un esquelet d'espongina ben desenvolupat no es troben habitualment per sota dels 100 m. Les hexactinèl·lides dictionines tenen una distribució principalment batial (de 500 m a

TAULA 1. Diversitat d'espècies de peixos marins, com a factor dependent de l'hàbitat i la profunditat

Hàbitats marins	Profunditat	Nombre d'espècies	Percentatge respecte al nombre total d'espècies de peixos
Peixos de la zona epipelàgica	0-200 m	325	1 %
Peixos de la zona pelàgica profunda	> 200 m	1.250	5 %
Peixos del litoral o de la plataforma continental	0-200 m	11.250	45 %
Peixos de la zona bentònica profunda	> 200 m	1.500	6 %

FONT: Helfman *et al.*, 1997.

1.500 m) i poden arribar a la zona abissal (Vacelet, 1988; Tabachnick, 1994). La diversitat d'espècies de peixos en una profunditat determinada es deu generalment a la presència de famílies concretes, ja que només unes poques famílies de peixos es troben al llarg de tot el gradient de profunditat (Helfman *et al.*, 1997). Els pomacèntrids, els làbrids i els gòbids, per exemple, es troben entre les famílies de peixos amb més diversitat de les aigües superficials, mentre que la majoria de famílies que componen el gruix de la diversitat d'espècies als hàbitats marins de profunditat (ceratioïds, saccofaríngids, notacàntids, macrúrids i molts d'altres) no són presents a les aigües superficials.

#### *Punts calents de la biodiversitat marina*

Els punts calents són regions amb una alta biodiversitat (normalment diversitat d'espècies gamma) que no poden explicar-se, o que només es poden explicar parcialment, mitjançant els patrons de latitud i/o profunditat abans esmentats. Els gradients longitudinals en la biodiversitat poden ser més abruptes que els latitudinals (Briggs, 1996; Ormond i Roberts, 1997). Un fort gradient de diversitat d'espècies decreixent en els peixos dels esculls coral·lins té lloc d'oest a est del Pacífic. S'han registrat més de 2.500 espècies costaneres de peixos de les Filipines, 1.200 de les illes Carolines, 800 de la Polinèsia francesa i només 600 al Pacífic oriental tropical.

Algunes regions constitueixen un punt calent per a la majoria dels grups taxonòmics. Aquest és el cas del triangle de l'Índic oriental, entre Austràlia i Àsia, en els tròpics (incloent-hi Indonèsia) i de la Mediterrània a les regions temperades càlides (Hoek, 1984; Bolton, 1994; Briggs, 1996; Helfman *et al.*, 1997). Malgrat que l'últim d'aquests mars forma part de la província Atlantomediterrània, la flora i la fauna són considerablement més riques que les de les costes atlàntiques. Altres regions representen també punts calents per a només un o pocs grups d'organismes marins. Pel que fa als gèneres d'algues roges, les regions més riques són les del Pacífic occidental i l'Índic tropical, l'Atlàntic occidental tropical, el Pacífic nord-occidental temperat càlid i l'Atlàntic nordoriental temperat (Hoek, 1984). Les regions més riques d'espècies d'algues brunes semblen que són de lluny les de la Mediterrània i la costa meridional d'Austràlia, amb 255 i 231 espècies, respectivament (Womerley, 1987; Ribera *et al.*, 1992). Pel que fa a les demoesponges, les regions més riques són Indonèsia, l'oceà Índic occidental i les Antilles (Carib), amb 965, 683 i 640 espècies, respectivament (Soest, 1994). Pel que fa als peixos, la regió més rica és la del Pacífic occidental i l'Índic, que conté una tercera part dels peixos marins d'aigües somes (unes 3.000 espècies; Helfman *et al.*, 1997).

#### *Punts calents d'endemismes marins*

El nivell d'endemisme varia visiblement entre regions i grups. A la Mediterrània, té una mitjana del 27 % per a la fauna, amb valors del 18 % per als peixos i crustacis decàpodes, 24 % per als equinoderms, 27 % per als hidraris, 46 % per a les esponges i 50 % per als ascidiacis, i una mitjana

na del 25 % per a la flora, amb valors del 20 % per a les fanerògames marines i un 39 % per a les algues brunes (Pérès i Picard, 1964; Giaccone, 1974; Vacelet, 1981; Sarà, 1985; Fredj i Maurin, 1987; Pansini, 1990; Fredj *et al.*, 1992; Boudouresque, dades no publicades). Dins de la Mediterrània, la conca occidental sembla que és el centre més important d'endemismes, com ho il·lustren la família coral·linàcies d'algues roges i les algues brunes. En conjunt, un 49 % de les espècies endèmiques mediterrànies són exclusives de la conca occidental, enfront de només un 5 % per a la conca oriental (Fredj, 1974; Bressan i Babbini-Benussi, 1996; Boudouresque, dades no publicades). Briggs (1974) indica que la Mediterrània probablement ha funcionat com a centre primari per a l'especiació. Segons aquesta hipòtesi, deu haver-hi un gran contingent d'espècies atlàntiques que han vingut des de la Mediterrània. Per contra, la Mediterrània deu haver tingut un paper de refugi per a moltes espècies atlàntiques que van trobar les condicions necessàries per a la seva supervivència només en aquest mar. Juntament amb la Mediterrània, Califòrnia i Austràlia meridional són també centres d'endemismes d'algues brunes, mentre que l'endemisme és més baix a l'Àfrica sud-occidental i a Xile (Bolton, 1996). Nova Zelanda, Sud-àfrica i Indonèsia són centres per a l'endemisme de les esponges hexactinèl·lides (Tabachnick, 1994). En el cas dels peixos dels esculls coral·lins, l'endemisme assoleix un 15 % al mar Roig, un 25 % a l'illa de Pasqua i un 30 % a Hawaii, mentre que l'Indopacífic central, amb nivells més alts de riquesa d'espècies, té uns nivells baixos d'endemisme (Ormond i Roberts, 1997).

Val a dir, però, que el nivell d'endemisme en una regió pot canviar completament quan se'n millora el coneixement. Per exemple, a Nova Caledònia, el percentatge d'espècies endèmiques d'esponges es va calcular en un 20 % el 1979, quan només es van registrar 195 espècies, i en un 44 % i un 72 % en hàbitats litorals i profunds, respectivament, el 1994, quan el nombre d'espècies registrades va augmentar fins a 365 (Hooper i Lévi, 1994).

## Erosió de la biodiversitat marina

Les espècies es classifiquen en vuit categories, que són les següents (IUCN, 1994; anònim, 1999): extintes (EX), extintes en la natura (EW), en perill crític (CR), en perill (EN), vulnerables (VU), de baix risc (LR), amb dades insuficients (DD) i no avaluades (NE).

### *Espècies extintes*

Les extincions modernes (aquí les anomenem *neoextincions*) es deuen en la seva gran majoria a l'impacte humà, en oposició amb les extincions «naturals» geològiques (paleoextincions; Carlton, 1993). Es considera que un tàxon està extingit si no hi ha cap dubte raonable que l'últim individu ha mort, és a dir, quan no se n'han localitzat individus a la natura durant un període de cinquanta anys (McNeely *et al.*, 1990; IUCN, 1994).

Les taxes d'extinció recents en grups ben documentats (mamífers i aus) són entre cent i mil vegades més ràpides que les taxes mitjanes anteriors (Balmford, 1996; May, 1999). Si pensem en el futur immediat, podem esperar unes taxes d'extinció d'un factor de deu mil per sobre del «nivell» de fons. Això representaria una sisena gran onada d'extincions, plenament comparable a les cinc grans extincions en massa (les «cinc grans») del passat geològic: finals de l'ordovicià, finals del devonià, finals del permianà, finals del triàssic i fi del cretaci. Tot i així, és diferent per tal com és el resultat de les activitats de només una espècie diferent, més que no pas de canvis ambientals externs (Benton, 1994, 1995; May, 1999).

En general, les espècies que tenen més tendència a extingir-se són les que tenen un àmbit geogràfic petit, un potencial de dispersió limitat i una tolerància limitada a l'estrès ambiental, tant biològic com físic (vegeu la taula 2; Carlton *et al.*, 1991; Roberts i Hawkins, 1999). Pel que fa als organismes marins, encara hi ha molts científics que comparteixen les idees d'Hugo Grotius, expressades el 1609, o les de Lamarck, de principi del segle XIX, que defensaven que encara que puguem reduir les poblacions d'espècies marines no podem provocar-ne l'extinció i, per tant, no necessiten protecció (Suchanek, 1994; Roberts i Hawkins, 1999). La percepció de la seva invulnerabilitat sorgeix de l'observació que la majoria tenen una àrea de distribució gran, que abasta milers de kilòmetres del litoral o a través dels oceans. A més, la majoria tenen fases de dispersió planctònica. Tanmateix, la pegellida de macròfits *Lottia alveus*, que es va extingir durant la dècada de 1920, era una espècie que tenia una gran àrea de distribució, des del Labrador fins al Cap Cod (Vermeij, 1993). A més, moltes espècies marines de gran àrea de distribució inclouen actualment un grup d'espècies críptiques de distribució més reduïda (Boury-Esnault *et al.*, 1992; Muricy *et al.*, 1996a, 1996b; Boury-Esnault *et al.*, 1999; Klautau *et al.*, 1999). Finalment, la dispersió de les larves planctòniques sembla estar a vegades molt més restringida que el que indicarien les velocitats dels corrents.

Les dues causes principals de l'extinció d'espècies actual són la pèrdua de l'hàbitat i la introducció d'espècies alienes. La introducció deliberada o inadvertida d'espècies exòtiques ha provocat sovint desastres ecològics, de vegades a gran escala (Clout, 1995; Williamson, 1996; vegeu també Sala *et al.*, 2000). Els ecosistemes australians ens donen una sèrie d'exemples sobre els efectes dels organismes exòtics que ens han de fer pensar. Tanmateix, en el medi marí el seu impacte ha estat menys documentat.

En contrast amb els medis terrestres, hi ha molt poques espècies marines que es considerin definitivament extintes. En són exemples la pegellida de macròfits *Lottia alveus*, la pegellida de costa rocallosa *Colisella edmitchelli*, el cargolí *Littoraria flammea*, el corn marí *Cerithidea fuscata*, la donzella de Galápagos *Azurina eupalama*, la vaca marina de Steller *Hydrodamalis gigas* i la foca caribenya *Monachus tropicalis* (Busch, 1985; Carlton, 1993; Groombridge, 1993; Marion i Sylvestre, 1993; Roberts i Hawkins, 1999). Un hidrocorall del Pacífic de Panamà, *Millepora boshmai*, de què Glynn i De Weerd (1991) van documentar l'extinció, va ser després descobert viu (Glynn i Feingold, 1992).

Tanmateix, és interessant tenir en compte, si s'aplica la definició d'espècie extinta (espècie que

TAULA 2. *Característiques que fan vulnerables les espècies marines a l'extirpació i l'extinció*

<i>Característiques</i>	<i>Vulnerabilitat</i>	
	<i>Alta</i>	<i>Baixa</i>
<i>Taxa de recanvi de la població</i>		
Longevitat	Llarga	Curta
Taxa de creixement	Lenta	Ràpida
Taxa de mortalitat natural	Baixa	Alta
Biomassa de producció	Baixa	Alta
<i>Reproducció</i>		
Esforz reproductiu	Baix	Alta
Edat o mida en la maduresa sexual	Vell o gran	Jove o petit
Canvi sexual	Es dóna (ex. proteràndria <sup>1</sup> )	No es dóna
Fresa	En agregacions en localitzacions predictibles	No en agregacions
Efectes Allee <sup>2</sup>	Forts	Dèbils
<i>Capacitat de recuperació</i>		
Regeneració a partir de fragments	No té lloc	Té lloc
Dispersió	A curta distància	A llarga distància
Capacitat competitiva	Pobra	Bona
Capacitat colonitzadora	Pobra	Bona
Mobilitat de l'adult	Baixa	Alta
Reclutament per instal·lació de larves	Nivell irregular i/o baix	Freqüent i intens
<i>Àmbit i distribució</i>		
Distribució horitzontal	A prop de la costa	Lluny de la costa
Rang de profunditat vertical	Estret	Ampli
Àrea geogràfica	Petita	Gran
Heterogeneïtat de la població	Alta	Baixa
Especificitat de l'hàbitat	Alta	Baixa
Vulnerabilitat de l'hàbitat a la destrucció per part de l'home	Alta	Baixa
Caràcter comú i/o rar	Rar	Abundant
Nivell tròfic	Alt	Baix

1. Proteràndria és quan un organisme té una fase funcional com a mascle seguida d'una fase funcional com a femella.

2. Els efectes Allee es donen quan una reducció en la densitat de la població té efectes significatius en la reproducció.

FONT: adaptat de Roberts i Hawkins, 1999.

no ha estat localitzada a la natura durant un període de més de cinquanta anys), que hi pot haver centenars d'espècies d'invertebrats o algues que no hagin estat documentades des del segle XIX o principis del XX. I, aquestes espècies, s'han extingit o és una suposició basada en el desconeixement de molts grups d'organismes marins? Potser hem perdut moltes més espècies de les que no ens pensem, i l'extinció prevista dels sistemàtics no podrà respondre fàcilment a aquesta pregunta. Com ja va dir Carlton (1993), «els futurs historiadors de la ciència trobaran que la crisi que vam patir a finals del segle XX va ser la de l'extinció del sistemàtic, l'extinció del naturalista, l'extinció del biogeògraf, la de tots aquells que explicaven històries sobre la desaparició potencial de la diversitat marina global».

### *Espècies en perill crític*

Si Lamarck hagués tingut coneixement de la totoaba, *Totoaba macdonaldi*, un gran peix del golf de Califòrnia, potser l'hauria classificat entre les espècies tan abundants i fecundes que la seva desaparició seria impossible. Malgrat això, està a punt d'extingir-se (Roberts i Hawkins, 1999). L'orella de mar blanca, *Haliotis sorenseni*, del sud de Califòrnia; la llebre de mar esmeralda, *Phyllaplysia smaragda*, de Florida; la rajada *Raja laevis*, de l'Atlàntic nord; el peix cardenal de Banggai, *Pterapogon kauderni*, d'Indonèsia, entre d'altres, s'enfronten a la mateixa situació (Tegner *et al.* 1996; Roberts i Hawkins, 1999). L'enorme esponja, anomenada copa de Neptú *Spherospongia (Poterion) patera*, que es troba principalment a les aigües japoneses i que és present en la majoria dels museus d'història natural del món, no s'ha capturat des d'Annandale (1915) i podria ser un exemple d'una espècie d'esponja extinta o en perill d'extinció.

El vell marí o foca de la Mediterrània, *Monachus monachus*, és una de les dotze espècies en més perill crític del món. En sobreviuen menys de cinc-cents individus (un càlcul molt optimista), confinats en refugis en costes rocalloses remotes i illes, principalment a Turquia, Grècia, Madeira i Cap Blanc (al sud del Marroc). Malgrat la conscienciació pública i els esforços de conservació realitzats, els càlculs poblacionals continuen baixant amb l'excepció de la petita població de Madeira, que va augmentant (Marchessaux, 1989; Duguay i Marchessaux, 1992; Antolovic, 1998, entre d'altres).

### *Espècies vulnerables*

Moltes espècies, malgrat que no es trobin encara a punt d'extingir-se o en perill d'extinció, han sofert una reducció espectacular de la seva població durant les últimes dècades, tant en tota la seva extensió geogràfica com en part. Els elasmobranquis (taurons i rajades) i els teleostis de cicle de vida llarg com els neros o els lutianids, es troben entre les espècies de peixos explotades més vulnerables (Coleman *et al.*, 1999). N'és un bon exemple el nero *Epinephelus marginatus*, un dels peixos més populars de les costes mediterrànies (Zabala *et al.*, 1997a, 1997b). A Espanya, les



captures comercials anuals eren de més de dues-centes tones mètriques en la dècada de 1970, però van reduir-se a gairebé res en la de 1990. Aquest fet pot ser degut a la sobreexplotació per part de pescadors submarins.

La praderia de *Posidonia oceanica* constitueix un ecosistema bàsic per a la zona sublitoral (entre 0 m i 40 m de profunditat) de la Mediterrània. A més, allotja una gran diversitat d'espècies. Les praderies de *Posidonia oceanica* són molt sensibles a les molèsties causades per l'activitat humana (per exemple, el desenvolupament costaner, la contaminació, la terbolesa, els ancoratges, etc.) i se n'ha observat la pèrdua en moltes regions (Meinesz *et al.*, 1991; Boudouresque *et al.*, 1994).

## Introducció d'espècies no natives

Una espècie introduïda es defineix com una espècie l'expansió de la qual en una zona geogràfica llunyana (que no marginal) està vinculada directament o indirecta a l'activitat humana, i que és naturalitzada, és a dir, que pot reproduir-se *in situ* sense ajuda humana (Ribera i Boudouresque, 1995; Boudouresque, 1999b).

L'aïllament biològic ha estat un factor determinant en l'evolució de la biodiversitat a la Terra. Fins fa uns pocs mil·lennis, les faunes i flors de les diferents parts del món es barrejaven només per mitjà de dispersions lentes i colonitzacions a llarga distància ocasionals a través de fronteres naturals. Les activitats humanes han canviat aquests processos lents. Hem començat a adonar-nos de la magnitud dels canvis que els éssers humans han desencadenat mitjançant l'expansió deliberada o involuntària de milers d'espècies alienes arreu del planeta, en regions i ecosistemes on no apareixen de manera natural (Carlton, 1989; Clout, 1998). Per exemple, es pot considerar que a la mar Mediterrània s'han introduït gairebé setanta-cinc espècies de plantes i tres-centes trenta espècies d'animals. Això representa entre un 4 % i un 5 % de la seva fauna i flora conegudes. Des del començament del segle xx, el nombre d'espècies introduïdes s'ha vist gairebé doblat cada vint anys (Ribera i Boudouresque, 1995; Boudouresque, 1999b). En el medi marí, els principals camins d'introducció d'espècies inclouen les incrustacions (*fouling*; transport en bucs de vaixells), les aigües de last (aigua del mar traslladada pels vaixells des d'un oceà a un altre), l'escapament d'espècies d'aqüicultura, la introducció accidental d'espècies que acompanyen les espècies d'aqüicultura i els aquaris. Una ruta addicional, específica de la Mediterrània, és la de les anomenades «alienes lessepianes», és a dir, espècies que entren al mar a través del canal de Suez (Por, 1978; Carlton i Geller, 1993; Ribera i Boudouresque, 1995; Boudouresque, 1999a, 1999b).

Les espècies introduïdes poden provocar la pèrdua irremediable de diversitat nativa alfa i gamma. A més, poden provocar un descens en la diversitat beta i l'ecodiversitat, a causa de l'homogeneïtzació de comunitats i paisatges, com ho il·lustra l'alga verda tropical *Caulerpa taxifolia*, introduïda a la Mediterrània (Meinesz i Hesse, 1991; Boudouresque *et al.*, 1995). En alguna ocasió s'ha indicat que, com a resultat de l'extensió de l'homogeneïtzació de les flors i les faunes per mitjà de les invasions biològiques, la Terra s'endinsa en una nova era: l'homogocè (Clout, 1998).

## Referències bibliogràfiques

- ANNANDALE, N. (1915). «Indian boring sponges of the family Clionidae». *Records Indian Museum*, núm. 11, p. 1-26.
- ANÒNIM (1999). «IUCN red list criteria review provisional report: draft of the proposed changes and recommendations». *Species*, núm. 31-32, p. 43-57.
- ANTOLOVIC, J. (1998). «Mediterranean monk seal (*Monachus monachus*) habitat in Vis Archipelago, the Adriatic Sea». *The Monachus Guardian*, núm. 1, p. 42-43.
- BALMFORD, A. (1996). «Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 11 (5), p. 193-196.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities*. 2a ed. Boston: Blackwell Scientific. [Hi ha una edició castellana: (1998). *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Omega]
- BENTON, M. J. (1994). «Palaeontological data and identifying mass extinctions». *Trends Ecol. Evol.*, núm. 9 (5), p. 181-185.
- (1995). «Diversification and extinction in the history of life». *Science*, núm. 268, p. 52-58.
- BOLTON, J. J. (1994). «Global seaweed diversity: patterns and anomalies». *Botanica marina*, núm. 37, p. 241-245.
- (1996). «Patterns of species diversity and endemism in comparable temperate brown algal floras». *Hydrobiologia*, núm. 326-327, p. 173-178.
- BOUDOURESQUE, C. F. (1999a). «The Red Sea: Mediterranean link: unwanted effects of canals». A: SANDLUND, O. T.; SCHEI, P. J.; VIKEN, A. [cur.]. *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer Academic publ., p. 213-228.
- (1999b). «Introduced species in the Mediterranean: routes, kinetics and consequences». A: *Proceedings of the workshop on invasive Caulerpa in the Mediterranean. Heraklion, Crete, Greece, 18-20 March (1998)*. Atenes: UNEP publ., p. 51-72.
- BOUDOURESQUE, C. F.; GRAVEZ, V.; MEINESZ, A.; MOLENAAR, H.; PERGENT, G.; VITIELLO, P. (1994). «L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée: protection légale et gestion». A: *Pour qui la Méditerranée au 21è siècle? Villes des rivages et environnement littoral en Méditerranée*. Montpellier, p. 209-220.
- BOUDOURESQUE, C. F.; MEINESZ, A.; RIBERA, M. A.; BALLESTEROS, E. (1995). «Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: possible consequences of a major ecological event». *Scientia marina*, núm. 59. (supl. 1), p. 21-29.
- BOURY-ESNAULT, N.; KLAUTAU, M.; BÉZAC, C.; WULFF, J.; SOLÉ-CAVA, A. M. (1999). «Comparative study of putative conspecific sponge populations from both sides of the Isthmus of Panama». *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, núm. 79, p. 39-59.
- BOURY-ESNAULT, N.; SOLÉ-CAVA, A. M.; THORPE, J. P. (1992). «Genetic and cytological divergence between colour morphs of the Mediterranean sponge *Oscarella lobularis* Schmidt (Porifera, Demospongiae, Oscarellidae)». *J. Nat. Hist*, núm. 26, p. 271-284.

- BOURY-ESNAULT, N.; VAN BEVEREN, M. (1982). «Les Démosponges du plateau continental de Kerguelen-Heard». *Com. nat. fr. Rech. antarct.*, núm. 52, p. 1-175.
- BRESSAN, G.; BABBINI-BENUSSI, L. (1996). «Chorological observations on endemic Mediterranean coralline algae: climatic influence». *Rend. fis. Acc. Lincei Ital.*, núm. 9 (7), p. 303-313.
- BRIGGS, J. C. (1974). *Marine zoogeography*. Nova York: McGraw-Hill.
- (1996). *Global biogeography. Developments in Paleontology and Stratigraphy*, 14. Amsterdam: Elsevier.
- BUSCH, B. C. (1985). *The war against the seals: A history of the north American seal fishery*. Kingston; Mont-real: McGill-Queen's University Press, p. 1-374.
- CAMPBELL, L.; NOLLA, H. A.; VAULOT, D. (1994). «The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 39, p. 954-961.
- CARLTON, J. T. (1989). «Man's role in changing the face of the ocean. Biological invasions and implications for conservation of near-shore environment». *Conservation Biology*, núm. 3 (3), p. 265-273.
- (1994). «Neoextinctions of marine invertebrates». *Amer. Zool.*, núm. 33, p. 499-509.
- CARLTON, J. T.; GELLER, J. B. (1994). «Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms». *Science*, núm. 261, p. 78-82.
- CARLTON, J. T.; VERMEIJ, G. J.; LINBERG, D. R.; CARLTON, D. A.; DUDLEY, E. C. (1991). «The first historical extinction of a marine invertebrate in an ocean basin: the demise of the eelgrass limpet *Lottia alveus*». *Biol. Bull.*, núm. 190, p. 72-80.
- CHEVALDONNÉ, P.; JOLLIVET, D.; VANGRIESCHEIM, A.; DESBRUYÈRES, D. (1997). «Hydrothermal-vent alvinellid polychaetes in the eastern Pacific. I. Influence of vent site distribution, bottom currents and biological patterns». *Limnol. Oceanogr.*, núm. 42 (1), p. 67-80.
- CHISHOLM, S. W.; FRANKEL, S. L.; GOERICKE, R.; OLSON, R. J.; PALENIK, B.; WATERBURY, J. B.; WEST-JOHNSRUD, L.; ZETTLER, E. R. (1992). «*Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*». *Arch. Microbiol.*, núm. 157, p. 297-300.
- CHISHOLM, S. W.; OLSON, R. J.; ZETTLER, E. R.; WATERBURY, J.; GOERICKE, R.; WELSCHMEYER, R. (1988). «A novel free-living prochlorophyte occurs at high cell concentrations in the oceanic euphotic zone». *Nature*, núm. 334, p. 340-343.
- CLOUT, M. (1995). «Introduced species: the greatest threat to global biodiversity?». *Species*, núm. 24, p. 34-36.
- (1998). «And now, the Homogocene». *World Conservation*, núm. 97 (4), 98 (1), p. 3.
- COLEMAN, F. C.; KOENIG, C. C.; EKLUND, A. M.; GRIMES, C. (1999). «Management and conservation of temperate reef fishes in the grouper-snapper complex of the southeastern United States». A: MUSICK, J. A. [cur.]. *Life in the slow-lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium*, núm. 23, p. 233-242.
- CORLISS, J. B.; DYMOND, J.; GORDON, L. I.; EDMOND, J. M.; VON HERZEN, R. P.; BALLARD, R. D.; GREEN, K.; WILLIAMS, D.; BAINBRIDGE, A.; CRANE, K.; VAN ANDEL, T. H. (1979). «Submarine thermal springs on the Galapagos rift». *Science*, núm. 203, p. 1073-1083.

- CURRIE, D. J. (1991). «Energy and large-scale patterns of animal— and plant-species richness». *Amer. Nat.*, núm. 137, p. 27-49.
- DESBROYÈRES, D. (1995). «Les voisins d'en dessous». *Recherches marines*, Fr., núm. 12, p. 4-5.
- DESBROYÈRES, D.; CHEVALDONNÉ, P.; ALAYSE, A. M.; JOLLIVET, D.; LALLIER, F. H.; JOUIN-TOULMOND, C.; ZAL, F.; SARRADIN, P. M.; COSSON, R.; CAPRAIS, J. C.; ARNDT, C.; O'BRIEN, J.; GUÉZENNEC, J.; HOURDEZ, S.; RISO, R.; GAILL, F.; LAUBIER, L.; TOULMOND, A. (1998). «Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana* Desbruyères and Laubier), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: a synthesis of current knowledge and recent developments». *Deep-Sea Res. II*, núm. 45, p. 383-422.
- DOTY, M. S.; GILBERT, W. J.; ABBOTT, I. A. (1974). «Hawaiian marine algae from seaward of the algal ridge». *Phycologia*, núm. 13 (4), p. 345-357.
- DUGUY, R.; MARCHESSAUX, D. (1992). «*Monachus monachus* (Hermann, 1779) Möncherobbe». *Handbuch der Säugetiere Europas*, AULA publ., Wiesbaden, Germ., p. 250-267.
- FELDMANN, J. (1938). «Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée: la côte des Albères». *Rev. algol.*, núm. 10 (1-4), p. 1-340.
- FREDJ, G. (1974). «Stockage et exploitation des données en écologie marine. C. Considérations biogéographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée». *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, núm. 7, p. 1-88.
- FREDJ, G.; BELLAN-SANTINI, D.; MEINARDI, M. (1992). «Etat des connaissances sur la faune marine méditerranéenne». *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, núm. especial 9, p. 133-145.
- FREDJ, G.; MAURIN, C. (1987). «Les poissons dans la banque de données Médifaune. Application à l'étude des caractéristiques de la faune ichthyologique méditerranéenne». *Cybium*, núm. 11 (3), p. 218-299.
- GAINES, S. A.; LUBCHENCO, J. (1982). «A unified approach to marine plant-herbivore interactions. 3. Biogeography». *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, núm. 13, p. 111-138.
- GASTON, K. J.; MAY, R. M. (1992). «The taxonomy of taxonomists». *Nature*, núm. 356, p. 281-282.
- GIACCONE, G. (1974). «Tipologia delle comunità fitobentoniche del Mediterraneo». *Mem. Biol. Mar. Oceanograf.*, N.S., Ital., núm. 4 (4-6), p. 149-168.
- GILI, C.; MARTINELL, J. (1994). «Relationship between species longevity and larval ecology in nassariid gastropods». *Lethaia*, núm. 27, p. 291-299.
- GLYNN, P. W.; FEINGOLD, J. S. (1992). «Hydrocoral species not extinct». *Science*, núm. 257, p. 1845.
- GLYNN, P. W.; WEERDT, W. H. (1991). «Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982-83 El Niño warming event». *Science*, núm. 253, p. 69-71.
- GRASSLE, J. F.; MACIOLEK, N. J. (1992). «Deep-sea richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples». *Amer. Nat.*, núm. 139, p. 313-341.
- GRAY, J. N. (1994). «Is deep-sea species diversity really so high? Species diversity of the Norwegian continental shelf». *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, núm. 112, p. 205-209.
- GRAY, J. S.; POORE, G. C. B.; UGLAND, K. I.; WILSON, R. S.; OLSGARD, F.; JOHANNESSEN, Ø. (1997). «Coastal and deep-sea benthic diversities compared». *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, núm. 159, p. 97-103.

- GROOMBRIDGE, B. [cur.] (1994). *1994 IUCN red list of threatened animals*. Gland; Cambridge: UICN, p. I-LVI, 1-286.
- HAMMOND, P. M. (1995). «The current magnitude of biodiversity». A: HEYWOOD, V. H. [cur.]. *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 113-128.
- HARME LIN-VIVIEN, M. L. (2000). «Energetics and the origin and maintenance of fish diversity on coral reefs». A: SALE, P. F. [cur.]. *Advances in ecology of fishes on coral reefs*. San Diego: Academic Press. [En premsa]
- HARTOG, C. Den (1970). *The sea-grasses of the world*. Amsterdam: North Holland Publ. Co, 1-275, 63.
- (1980). «Prologue». A: PHILLIPS, R. C.; McROY, C. P. [cur.]. *Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective*. Nova York: Garland STPM Press publ., p. IX-XIII.
- HEIP, C. (1998). «Un océan de diversité». *Biofutur*, núm. 179, p. 12-17.
- HELFMAN, G. S.; COLLETTE, B. B.; FACEY, D. E. (1997). *The diversity of fishes*. Malden: Blackwell Science.
- HOEK, C. Van Den (1984). «World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophyten genera». *Helgolander Meeresunters.*, núm. 38, p. 227-257.
- HOOPER, J. N. A.; LÉVI, C. (1994). «Biogeography of indo-west Pacific sponges: Microcionidae, Raspailiidae, Axinellidae». A: SOEST; KEMPEN; BRAEKMAN [cur.]. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema, p. 191-212.
- HUSTON, M. A. (1979). «A general hypothesis of species diversity». *American Naturalist*, núm. 113, p. 39-59.
- KLAUTAU, M.; RUSSO, C. A. M.; LAZOSKI, C.; BOURY-ESNAULT, N.; THORPE, J. P.; SOLÉ-CAVA, A. M. (1999). «Does cosmopolitanism result from overconservative systematics? A case study using the marine sponge *Chondrilla nucula*». *Evolution*, núm. 53 (5), p. 1414-1422.
- LITTLER, M. M.; LITTLER, D. S.; BLAIR, S. M.; NORRIS, J. N. (1985). «Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount». *Science*, núm. 227, p. 57-59.
- LUNING, K. (1990). *Seaweeds: Their environment, biogeography and ecophysiology*. Nova York: John Wiley and Sons.
- MARCHESSAUX, D. (1989). «Distribution et statut des populations du phoque moine *Monachus monachus* (Hermann, 1779)». *Mammalia*, núm. 53 (4), p. 621-642.
- MARION, R.; SYLVESTRE, J. P. (1994). *Guide des Otaries, Phoques et Siréniens*. [S. Il.:] Delachaux and Niestlé, p. 1-159.
- MAY, R. M. (1988). «How many species are there on Earth?» *Science*, núm. 241, p. 1441-1449.
- (1992). «Bottoms up for the oceans». *Nature*, núm. 357, p. 278-279.
- (1994). «Reply to Poore and Wilson». *Nature*, núm. 361, p. 598.
- (1997). «L'inventaire des espèces vivantes». *L'évolution*. Dossier Hors-série *Pour la Science*, Fr., p. 40-47.
- (1998). «The dimensions of life on Earth». A: *Nature and human society*. Washington: National Academy of Science Press.

- (1999). «What we do and do not know about the diversity of life on Earth». A: FARINA, A. [cur.]. *Perspectives in Ecology*. Leiden: Backhuys, p. 33-40.
- MCNEELY, J. A.; MILLER, K. R.; REID, W. V.; MITTERMEIER, R. A.; WERNER, T. B. (1990). *Conserving the world's biological diversity*. Gland: IUCN.
- MEEKAN, M. G.; CHOAT, J. H. (1997). «Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: a comparison of temperate and tropical reefs». *Marine Biology*, núm. 128, p. 373-383.
- MEINESZ, A.; HESSE, B. (1991). «Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale». *Oceanologica Acta*, núm. 14 (4), p. 415-426.
- MEINESZ, A.; LEFEVRE, J. R.; ASTIER, J. M. (1991). «Impact of coastal development on the infralittoral zone along the southern Mediterranean shore of continental France». *Mar. Poll. Bull.*, núm. 23, p. 343-347.
- MURICY, G.; BOURY-ESNAULT, N.; BÉZAC, C.; VACELET, J. (1996a). «Cytological evidence for cryptic speciation in Mediterranean *Oscarella* species (Porifera, Homoscleromorpha)». *Can. J. Zool.*, núm. 74, p. 881-896.
- MURICY, G.; SOLÉ-CAVA, A. M.; THORPE, J. P.; BOURY-ESNAULT, N. (1996b). «Genetic evidence for extensive cryptic speciation in the subtidal sponge *Plakina trilopha* (Porifera: Demospongiae: Homoscleromorpha) from the Western Mediterranean». *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, núm. 138, p. 181-187.
- NORRIS, J. N.; OLSEN, J. L. (1991). «Deep-water green algae from the Bahamas, including *Cladophora vandenhoekii* sp. nov. (Cladophorales)». *Phycologia*, núm. 30 (4), p. 315-328.
- NORSE, E. A. [cur.]. (1994). *Global marine biological diversity*. Washington: Island Press.
- NORTON, T. A.; MELKONIAN, M.; ANDERSEN, R. A. (1996). «Algal biodiversity». *Phycologia*, núm. 35 (4), p. 299-307.
- ORMOND, R. F. G.; ROBERTS, C. M. (1997). «The biodiversity of coral reef fishes». A: ORMOND, R. F. G.; GAGE, J. D.; ANGEL, M. V. [cur.]. *Marine biodiversity: patterns and processes*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 216-257.
- PANSINI, M. (1990). «Mise à jour des données biogéographiques sur le peuplement de Spongiaires de la Méditerranée». *Rapp. P. V. Réun. Commiss. internation. Explor. sci. Médit.* Monaco, núm. 32 (1), p. 315.
- PECHENIK, J. A. (1999). «On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles». *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, núm. 177, p. 269-297.
- PÉRÈS, J. M.; PICARD, J. (1964). «Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée». *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, núm. 31 (47), p. 3-137.
- POORE, G. C. B.; WILSON, G. D. F. (1994). «Marine species richness». *Nature*, núm. 361, p. 597-598.
- POR, F. D. (1978). *Lessepsian migrations. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez canal*. Berlín: Springer, p. I-VIII, 1-228.
- PRIEUR, D.; ERAUSO, G.; JEANTHON, C. (1995). «Hyperthermophilic life at deep-sea hydrothermal vents». *Planet. Space Sci.*, núm. 43 (1/2), p. 115-122.
- RAMADE, F. (1994). «Qu'entend-on par Biodiversité et quels sont les problématiques et les problèmes inhérents à sa conservation?». *Bull. Soc. entomol. Fr.*, núm. 99, p. 7-18. [Edició especial]

- REX, M. A.; ETTER, R. J.; STUART, C. T. (1997). «Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos». A: ORMOND, R. F. G.; GAGE, J. D.; ANGEL, M. V. [cur.]. *Marine biodiversity: patterns and processes*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 94-121.
- REX, M. A.; STUART, C. T.; HESSLER, R. R.; ALLEN, J. A.; SANDERS, H. L.; WILSON, G. D. F. (1994). «Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos». *Nature*, núm. 365, p. 636-639.
- RIBERA, M. A.; BOUDOURESQUE, C. F. (1995). «Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact». A: ROUND, F. E.; CHAPMAN, D. J. [cur.]. *Progress in phycolological Research*, núm. 11. [S. II.:] Biopress, p. 187-268.
- RIBERA, M. A.; GOMEZ-GARRETA, A.; GALLARDO, T.; CORMACI, M.; FURNARI, G.; GIACCONE, G. (1992). «Check-list of Mediterranean seaweeds. I. Fucophyceae (Warming, 1884)». *Botanica marina*, núm. 35 (2), p. 109-130.
- RICKLEFS, R. E.; SCHULTER, D. [cur.]. (1994). *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. Chicago: University of Chicago Press.
- ROBERTS, C. M.; HAWKINS, J. P. (1999). «Extinction risk in the sea». *Trends Evol. Ecol.*, núm. 14 (6), p. 241-246.
- ROHDE, K. (1992). «Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause». *Oikos*, núm. 65, p. 514-527.
- SALA, O. E.; CHAPIN, F. S.; ARMESTO, J. J.; BERLOW, E.; BLOOMFIELD, J.; DIRZO, R.; HUBER-SANWALD, E.; HUENNEKE, L. F.; JACKSON, R. B.; KINZIG, A. [et al.] (2000). «Global biodiversity scenarios for the year 2100». *Science*, núm. 287, p. 1770-1774.
- SANDERS, H. L. (1968). «Marine benthic diversity: a comparative study». *Amer. Nat.*, núm. 102, p. 243-282.
- SARÀ, M. (1985). «Ecological factors and their ecological consequences in the Mediterranean ecosystems». A: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M.; KIORTSIS, V. [cur.]. *Mediterranean marine ecosystems*. Nova York: Plenum Press, p. 1-17.
- SCANLAN, D. J.; HESS, W. R.; PARTENSKY, F.; NEWMAN, J.; VAULOT, D. (1996). «High degree of genetic variation in *Prochlorococcus* (Prochlorophyta) revealed by RFLP analysis». *Eur. J. Phycol.*, núm. 31, p. 1-9.
- SCHULTZ, H. N.; BRINKHOFF, T.; FERDELMAN, T. G.; BARKER, B.; HERNÁNDEZ-MARINÉ, M.; TESKE, A.; JØRGENSEN, B. B. (1999). «Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments». *Science*, núm. 284 (5413), p. 493-495.
- SELANDER, R. K. (1985). «Protein polymorphism and the genetic structure of natural populations of bacteria». A: OHYA, T.; AOKI, K. [cur.]. *Population genetics and molecular evolution*. Berlín: Springer Verlag, p. 85-106.
- SILVA, P. C.; MENEZ, E. H.; MOE, R. L. (1987). «Catalogue of the benthic algae of the Philippines». *Smiths. Contrib. mar. Sci.*, núm. 27, p. 1-179.
- SOEST, R. W. M. Van (1994). «Demosponge distribution patterns». A: SOEST, R. W. M. Van; KEMPEN Van; BRAEKMAN [cur.]. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema, p. 213-223.

- SUCHANEK, T. H. (1994). «Temperate coastal marine communities: biodiversity and threats». *American Zoologist*, núm. 34, p. 100-114.
- TABACHNICK, K. R. (1994). «Distribution of recent Hexactinellida». A: SOEST, R. W. M. Van; KEMPEN Van; BRAEKMAN [cur.]. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema, p. 225-232.
- TEGNER, M. J.; BASCH, L. V.; DAYTON, P. K. (1996). «Near extinction of an exploited marine invertebrate». *Trends Evol. Ecol*, núm. 11 (7), p. 278-280.
- THORSON, G. (1966). «Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities». *Neth. J. Sea Res.*, núm. 3, p. 267-293.
- UICN (1994). *IUCN Red List categories*. Gland: UICN, p. 1-21. [Preparat per la IUCN Species Survival Commission]
- VACELET, J. (1981). «Les affinités du peuplement de spongiaires de la Méditerranée». *Journ. Et. Syst. Biogéogr.* Cagliari; Mônaco: CIESM, p. 29-30.
- (1988). «Indications de profondeur données par les Spongiaires dans les milieux benthiques actuels». *Géol. médit.*, núm. 15 (1), p. 13-26.
- (1996). «Deep-sea sponges in a Mediterranean cave». A: UIBLEIN, F.; OTT, J.; STACHOWISCH, M. [cur.]. *Deep-sea and extreme shallow-water habitats: affinities and adaptations. Biosystematics and Ecology Series*, núm. 11, p. 299-312.
- VACELET, J.; BOURY-ESNAULT, N. (1995). «Carnivorous sponges». *Nature*, núm. 373, p. 333-335.
- (1996). «A new species of carnivorous sponge (Demospongiae: Cladorhizidae) from a Mediterranean cave». *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, núm. 66 (supl.), p. 109-115.
- VERMEIJ, G. J. (1994). «Biogeography of recently extinct marine species: implications for conservation». *Conservation Biology*, núm. 7.
- VICTOR, B. C.; WELLINGTON, G. M. (2000). «Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean». *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, núm. 205, p. 241-248.
- WHITTAKER, R. H. (1965). «Dominance and diversity in land plant communities». *Science, USA*, núm. 147, p. 250-260.
- WHITTAKER, R. M. (1972). «Evolution and measurement of species diversity». *Taxon*, núm. 21, p. 213-251.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological invasions*. Londres: Chapman and Hall.
- WILSON, E. O.; PETERS, F. M. [cur.]. (1988). *Biodiversity*. Washington: Washington National Academic Press, p. 1-521.
- WILSON, M. V.; SHMIDA, A. (1984). «Measuring beta diversity with presence-absence data». *J. Ecol.*, núm. 72, p. 1055-1064.
- WINSTON, J. E. (1988). «The systematists' perspective». A: FAUTIN, D. [cur.]. *Biomedical importance of marine organisms*. San Francisco: California Academy of Sciences, p. 1-6.
- (1992). «Systematics and marine conservation». A: ELDREDGE, N. [cur.]. *Systematics, ecology and the biodiversity crisis*. Nova York: Columbia University Press, p. 144-168.
- WOMERSLEY, H. B. S. (1987). *The marine benthic flora of southern Australia. Part II*. Adelaida: South Australian Government Printing Division, p. 1-484.



- ZABALA, M.; GARCIA-RUBIES, A.; LOUISY, P.; SALA, E. (1997a). «Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain)». *Scientia Marina*, núm. 61 (1), p. 65-77.
- ZABALA, M.; LOUISY, P.; GARCIA-RUBIES, A.; GRACIA, V. (1997b). «Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean, Spain)». *Scientia Marina*, núm. 61 (1), p. 79-89.



## Conclusions

Joandomènec Ros

Departament d'Ecologia. Universitat de Barcelona

1. Encara som a les beceroles pel que fa a conèixer quines relacions hi ha entre la biodiversitat i el funcionament dels ecosistemes, però hi ha indicis clars que existeix una correlació positiva entre biodiversitat i estabilitat ecosistèmica.

2. No sabem encara la quantitat de biodiversitat necessària per fer anar la biosfera; malgrat que porcions concretes de la biosfera funcionen amb dotacions escadusseres d'espècies, en comparació amb altres àrees més diverses, cal recordar que hem de ser, obligatòriament, cautelosos.

3. Malgrat les incerteses esmentades i moltes altres, hi ha alguns aspectes que la recerca ha establert de manera clara: les biotes i les comunitats insulars (d'illes geogràfiques o ecològiques) o insularitzades són fràgils; la destrucció i la fragmentació dels hàbitats és la base de la pèrdua de biodiversitat; la sobreexplotació, la introducció d'espècies exòtiques, la reducció de la variabilitat en l'àmbit infraespecífic en animals domèstics i plantes cultivades, la selecció involuntària de males herbes, d'espècies que són plagues, etc., són factors d'empobriment biòtic i d'erosió genètica.

4. Malgrat que hi ha motius suficients de preocupació, ens cal tenir una visió optimista, tant perquè aquesta pot engrescar les persones i les institucions a actuar, com perquè els percentatges concrets d'espècies amenaçades o en perill tenen una contrapartida evident: generalment, hi ha un percentatge força més elevat d'espècies —que és complementari del percentatge anterior— que no tenen problemes, o no els tenen tan greus.

5. La recerca genètica obre noves perspectives: d'una banda, i especialment en els àmbits terrestre i aquàtic continentals, aquesta recerca troba una variabilitat genètica molt més gran que la que es coneixia; d'altra banda, i en especial en l'àmbit marí, troba una homogeneïtat més gran. És prematur voler interpretar, en aquests moments, aquestes i altres troballes, però ben segur que faran canviar el panorama actual de la biodiversitat.

6. Cal actuar alhora en les quatre àrees en què la biodiversitat es manifesta i actua: la del patrimoni genètic, la del patrimoni taxonòmic, la del patrimoni natural i la del patrimoni ecosistèmic. Fins ara, gairebé només les espècies (principalment les més emblemàtiques: els animals de pèl i ploma) i les comunitats (principalment els espais que s'han de protegir) s'han utilitzat com a estimadors del captament de protecció de la biodiversitat. Ens cal no oblidar la biodiversitat

genètica i els processos ecosistèmics, que defineixen millor el valor de la biodiversitat que els actors macroscòpics esmentats anteriorment.

7. De fet, al llarg de la història de la vida, aquests actors han anat canviant, i ho continuaran fent en el futur, mentre que la seva tasca, el paper que representen en la vida i, més que la funció concreta, l'argument general de l'obra, siguin indispensables per mantenir les activitats ecosistèmiques necessàries per a la biosfera i per a nosaltres mateixos.

8. A l'hora de motivar i mobilitzar la ciutadania en la defensa de la biodiversitat, ens cal posar èmfasi en totes les àrees esmentades, i no solament en les espècies i espais naturals emblemàtics; ens cal, també, dur a terme una tasca més decidida en tot allò que faciliti que el gran públic compregui el funcionament de la natura, així com el paper que l'home hi ha de tenir: una espècie més, amb una idiosincràsia i una capacitat d'alterar l'entorn notables, però, en el fons, una espècie orgànica com les altres, sotmesa a les mateixes limitacions i servituds que les altres.

9. Per això, els aspectes ambientals haurien d'estar molt més presents en el funcionament de la societat humana, que es mou més per estímuls econòmics, socials i d'altres tipus que, sovint, estan absolutament deslligats de la dinàmica real que fa funcionar el món. És peremptori que se substitueixin aquests valors que ignoren el funcionament de la biosfera per altres que siguin més respectuosos amb l'entorn i la biodiversitat. En molts casos, només cal aplicar els acords internacionals ja signats (com els derivats de la Cimera de la Terra); en uns altres, caldran nous plantejaments, que també es demanen des d'altres àmbits, pel tal de resoldre les desigualtats socials i econòmiques, que, en gran manera, són causants de la pèrdua de biodiversitat al món.

*Seminar on Biodiversity  
and Biological Conservation*



## Introduction

Joandomènec Ros

Department of Ecology. University of Barcelona

---

Recently, the proliferation of TV documentaries has shown people what naturalists, biologists and ecologists already knew: the enormous biological wealth of our planet. Specialists in the different groups of animals, plants, fungi, protoctists and the other large kingdoms where man has been able to group living beings by phyletic and evolutive affinities have, in the last two hundred and fifty years, described more than 1.8 million different species, and have estimated that, in all probability, the total number of species living on planet Earth could be in the region of 15 to 30 million, or even more.

Of all these species, some are found more abundantly than others, some are more active, some are greater transformers of their surroundings than others and constitute the fundamental elements of ecosystems, that is, of the whole organisms, of their inanimate environment (geological, physical, chemical, etc.) and of their interactions, ranging from simple physical coexistence to predation, and including all kinds of relationships of varying complexity, such as competition, symbiosis and mutualism.

Biological diversity or biodiversity is, precisely, a concept that refers to the wealth and the variety of species of living beings, but also refers to biological richness considered at other scales, from genetical (genetic variability within a bacterial, fungal, plant or animal species), through taxonomical (different categories immediately above and below the species), to geographical (different geographical areas which, for a number of reasons, contain different species).

Professor Ramon Margalef, an ecologist and teacher of ecologists, distinguishes between *biodiversity*, which would be the dictionary of nature, the exhaustive roll of all flora and fauna in a certain region, or even the whole Earth, and *ecodiversity* or ecological diversity, this being an indicator of how biodiversity actually works, that is to say, the way and proportions in which those components are organised and interact within the ecosystems. The simile is particularly relevant: a dictionary is an element essential to language. However, the rules of the game are also necessary, as they tell us how to combine the different terms to make language coherent, meaningful, useful and functional. Syntax and grammar cannot act in a vacuum, the different dictionary terms have to be combined along guidelines and certain relative abundances; the dictionary

alone reports idiomatic wealth, but only goes part of the way to expressing the richness of language for building viable, meaningful structures such as religious poetry, technical manuals, political speeches or curses. How many different, beautiful, but also awful things can be built with words and their organisational rules!

The regulations of the 'grammar' of nature are largely unknown; however, what we do know is that they point to the existence of specific rules, which, if not invariable, are at least sturdy, and concern the construction of ecosystems. For example, that there are ecosystems which, owing to the richness and variety of their components, would be equivalent to the works of Shakespeare or Cervantes, whereas others do not venture beyond mere advertising slogans with their redundancy and paucity. That there are species that are keystone to ecosystems (to what we have too simply, in all likelihood, termed ecological 'equilibrium'). That the current ecosystems are not only the fruit of the interaction of their components, but also of an evolutive, geological and biological history: they are also the descendants of past ecosystems. That there is a direct relationship between ecological diversity and ecosystem stability. And lastly, that all species, from the most humble to the most visually apparent (the main players in the above-mentioned TV documentaries), all have an ecosystemic role: in the nutrient cycling, the production and consumption of organic matter, in less obvious services we rarely even consider (the composition of the atmosphere, the climate, the decomposition of dead organic matter, the purification of polluted water, soils and air, etc.), or the production of resources (foodstuffs, medicines, building materials, etc.) we use more consciously. Ecosystems and the whole biosphere depend on living species, and ourselves, being another such species, too.

It is ironic (sadly so) that the generalised awareness of the signification of the role of biodiversity in the way the planet works and its importance for humans in particular arises at a time when we are attacking the very same biodiversity on all possible fronts: destroying and fragmenting habitats (particularly the tropical rain forests, true museums of biotic diversity); directly eliminating some species and favouring others (domestic or anthropilic); polluting the environment and fostering banal strong species in the face of rarer, more fragile ones; or exhausting what for us are natural resources but which are in fact cornerstones to the working of the ecosystems. In short, indiscriminately tearing out pages from the above-mentioned dictionary without even first looking at what is written on them... all at a time when mankind is facing big problems of food, not to mention for guaranteeing a minimum level of well-being, for nearly two thirds of its ever growing population.

This Armageddon caused by our own species has been termed 'the sixth extinction' (by comparing it to the five mass extinctions that have taken place in the history of life on this planet), because of the magnitude and speed with which it is occurring. Experts have been reporting this problem for many years now, and did so too during the UN Conference on the Environment and Development (The Earth Summit) in Rio de Janeiro, 1992, where amongst other things a Convention on Biodiversity was approved which, with a few problems on the way, the signatory countries are slowly implementing and fulfilling.



Here in Catalonia, the Department for the Environment (DMA) has been working for the last two years on the Catalan Strategy for the Conservation and Sustainable Use of Biological Diversity, which has now started to bear fruit in the form of sectorial policies, but which in the future will provide us with diverse, useful instruments to take part, on a regional scale, in the global task of protecting the genetic heritage, the species and the ecosystems of the world. The Institute for Catalan Studies (IEC) has played a key role in this task, given that it was commissioned to carry out the diagnosis or baseline study that would then be used to support the Catalan Strategy for the Conservation and Sustainable Use of Biological Diversity. In conjunction with the Fundació Caixa de Sabadell and the Social and Cultural Work of Sa Nostra, and with the collaboration of the Ecological and Forestry Research Centre and the Balearic Isles University, the Institute for Catalan Studies organised two Seminars on Biodiversity and Biological Conservation in Barcelona (8 and 9 June, 2000), and in Palma de Mallorca (12 and 13 June), bringing together some twenty international experts in these fields, all of them noted specialists in research or management of biodiversity.

There were basically two aims to these Seminars on Biodiversity and Biological Conservation: to present the most recent findings on the biological factors and processes generating and maintaining biodiversity, and to explore economic and social trends in the study and conservation of biodiversity. A large part of the contributions of these experts have been included in this volume, and will go on to form part of the knowledge of the panorama of biodiversity in our country and the world. Professors Montserrat Vilà and Ferran Rodà (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, CREAM, and Department of Animal Biology, Plant Biology, and Ecology of the Autonomous University of Barcelona) and myself (Department of Ecology, University of Barcelona and IEC) have acted first as coordinators of the Seminar, and afterwards as editors of this volume.

S. Naeem and M. Loreau each presented approaches to the ecological, functional role of biodiversity, something that allows us, amongst other things, to recover the idea of the positive correlation between diversity and ecosystemic stability already pointed out by R. Margalef a quarter of a century ago and which was not always acknowledged. C. Pedrós-Alió offers an up-to-date view of the surprising biodiversity of microorganisms, generally not thought of in this context. Beneath the simplest of organisms there is genetic variability, something J. A. Rosselló deals with in relation to the conservation of endangered species, while J. L. Pretus passes over the taxonomic framework of biodiversity and deals with the landscape. C. R. Altaba explores the biological richness (and the problems of a partial knowledge) of the Balearic Isles, and C. F. Boudouresque, N. Boury-Esnault and M. Harmelin-Vivien offer a general overview of marine biodiversity, and find quite a few surprises along the way. R. B. Primack takes us through the essentials of a science that he has contributed to build, the biology of conservation.

Scientific studies alone will not save the planet's biodiversity. In order to seek the complicity of the social agents, we will also have to evaluate the economic importance (as G. Edwards-Jones

does in his presentation) and to establish strategies of political and social management taking into account the multiple facets of the actions that would be required. C. Carboneras presents an international panorama of these strategies, while J. Germain and X. Carceller explain the approaches of the IEC and DMA, respectively, to the Catalan Strategy for the Conservation and Sustainable Use of Biological Diversity previously mentioned.

To the two kinds of wealth, traditionally acknowledged as being the material and cultural heritage of countries, must now be added another heritage, the biological one, that is as valuable, if not more so, than the two previous ones. The essence of the problem of the loss of biodiversity is that the former two types of wealth are well understood by humans, because they have formed part of the common life of people from the dawns of time. Biological wealth or natural heritage, however, is not taken anything like as seriously. The protection, retrieval, restoration and rational and sustainable management of the heritage encompassed by biodiversity can only be secured through the skilful use of science, capital investment and government. Science must show the way through research and development; capital investment must allow the creation of sustainable markets that respect biodiversity, and governments will have to foster the problematic coexistence of economic growth and conservation. We hope that these Seminars on Biodiversity and Biological Conservation and the text contained in this volume will contribute to this triple challenge.

## Introduction

Around the globe, biological communities that took millions of years to develop are being devastated by human actions. Vast numbers of species have declined rapidly, some to the point of extinction, as a result of excessive hunting, habitat destruction, and an onslaught of introduced predators and competitors (Heywood, 1995; Lawton and May, 1995). Natural hydrologic and chemical cycles have been disrupted by the clearing of land. Genetic diversity has decreased, even among species with otherwise healthy populations. The very climate of our planet Earth may have been disrupted by a combination of atmospheric pollution and deforestation. Threats to biological diversity are accelerating due to the demands of a rapidly increasing human population and its rising material consumption. Moreover, many of the threats to biological diversity are synergistic; that is, several independent factors, such as acid rain, logging, and overhunting, combine exponentially to make a situation even worse. What is bad for biological diversity will almost certainly be bad for human populations because humans are dependent on the natural environment for air and water, raw materials, food, medicines, and other goods and services. The next few decades will determine how much of the world's biological diversity will survive. The efforts now being made to save species, establish new conservation areas, and protect existing national parks will determine which of the world's species and biological communities are preserved for the future. Conservation biology is the scientific discipline that has developed out of these efforts in response to the crisis confronting biological diversity today (Wilson, 1992; Primack, 1998, 2000). It brings together people and knowledge from many different fields to address the biodiversity crisis. In the future, people may look back on the closing years of the twentieth century and the early years of the twenty-first as a time when a relative handful of determined people saved numerous species and biological communities from extinction.

## Why is conservation biology needed?

Conservation biology arose because none of the traditional applied disciplines are comprehensive enough by themselves to address the critical threats to biological diversity. Agriculture, forestry, wildlife management, and fisheries biology have been concerned primarily with developing methods for managing a small range of species for the marketplace and for recreation. Although these disciplines are increasingly considering conservation issues, they generally do not address the need for protecting the full range of species found in biological communities as a primary issue. Conservation biology has three goals: first, to investigate and describe the diversity of the living world; second, to understand the effects of human activities on species, communities, and ecosystems; and third, to develop practical interdisciplinary approaches to protecting and restoring biological diversity. Conservation biology complements the applied disciplines by providing a more general theoretical approach to the protection of biological diversity; it differs from those disciplines in having the long-term preservation of entire biological communities as its primary consideration, with economic factors often secondary. Because much of the biodiversity crisis arises from human pressures, conservation biology also incorporates ideas and expertise from a broad range of fields outside of biology. For example, environmental law and policy provides the basis for governmental protection of rare and endangered species and critical habitats. Environmental ethics provides a rationale for preserving species and habitats. Social sciences such as anthropology, sociology, and geography provide insight into how people can be encouraged and educated to protect the natural resources and species found in their immediate environment. Ecological economists provide analyses of the economic value of biological diversity to support arguments for preservation. Ecosystem ecologists and climatologists monitor the biological and physical characteristics of the environment and develop models to predict environmental responses to disturbance.

In many ways, conservation biology is a crisis discipline. Decisions on conservation issues are being made every day, often with limited information and under severe time pressure. Conservation biology tries to provide answers to specific questions applicable to actual situations. Such questions are raised in the process of determining the best strategies for protecting rare species, designing nature reserves, creating management plans for parks and multiple-use areas, and reconciling conservation concerns with the needs of local people and governments. Conservation biologists and scientists in related fields are well suited to provide the advice that governments, businesses, and the general public need to make crucial decisions. Although some conservation biologists would prefer not to make recommendations without detailed knowledge of the specifics of a case, the urgency of many situations necessitates informed decisions based on certain fundamental principles of biology.

## Key concepts in conservation biology

The modern discipline of conservation biology rests on several underlying assumptions that are generally agreed upon by members of the discipline (Soule, 1985). These assumptions represent a set of ethical and ideological statements that suggest research approaches and practical applications. Although not all of these statements are accepted unequivocally by all conservation biologists, the acceptance of one or two is sufficient rationale for people to become involved in conservation efforts.

1. *The diversity of species and biological communities should be preserved.* In general, people enjoy biological diversity. The hundreds of millions of visitors each year to zoos, national parks, botanical gardens, and aquariums are testimony to the general public's interest in observing different species and biological communities. Genetic variation within species also has popular appeal, as shown by dog shows, cat shows, agricultural expositions, and flower exhibitions. It has even been speculated that humans have a genetic predisposition to like biological diversity, called biophilia (Wilson, 1984; Kellert and Wilson, 1993). Biophilia would have been advantageous for the hunting-and-gathering lifestyle that humans led for hundreds of thousands of years before the invention of agriculture. High biological diversity would have provided them with a variety of foods and other resources, buffering them against environmental catastrophes and starvation.

2. *The untimely extinction of populations and species should be prevented.* The extinction of species and populations as a result of natural processes is a natural event. Through the millennia of geological time, extinctions of species have generally been balanced by the evolution of new species. Likewise, the local loss of a population is usually offset by the establishment of a new population through dispersal. However, human activity has increased the rate of extinction a thousandfold. In the twentieth century, virtually all of the hundreds of known extinctions of vertebrate species, as well as the presumed thousands of extinctions of invertebrate species, have been caused by humans.

3. *Ecological complexity should be maintained.* Many of the unique properties of biological diversity are expressed only in natural environments. For example, complex coevolutionary and ecological relationships exist among tropical flowers, hummingbirds, and mites that live in the flowers. The mites use the hummingbirds' beaks as 'buses' to go from flower to flower. Such relationships would never be suspected if the animals and plants were housed in isolation in zoos and botanical gardens. Similarly, the fascinating behaviors used by desert animals to obtain water would not be apparent if the animals were living in cages and supplied with water to drink at will. While it might be possible to preserve at least some of the diversity of flowering plants and vertebrate species in zoos and gardens, the ecological complexity that exists in natural communities would be largely lost. This provides an argument for protecting viable examples of all biological communities.

4. *Evolution should continue.* Evolutionary adaptation is the process that eventually leads to new species and increased biological diversity. Therefore, allowing populations to evolve in

nature is important. Human activities that limit the ability of populations to evolve, such as severely reducing a species' population size through overharvesting and eliminating distinctive populations, should be halted.

5. *Biological diversity has intrinsic value.* Species and the biological communities in which they live, have a value all their own, regardless of their material value to human society. This value is conferred by their evolutionary history and unique ecological roles, and also by their very existence.

## **Biological diversity**

The protection of biological diversity is central to conservation biology. The definition of biological diversity given by the Worldwide Fund for Nature (1989) is, "the wealth of life on earth, the millions of plants, animals, and microorganisms, the genes they contain, and the intricate ecosystems they help build into the living environment". Thus biological diversity needs to be considered at three levels. Biological diversity at the species level includes the full range of organisms on Earth, from bacteria and protists through the multicellular kingdoms of plants, animals, and fungi. On a finer scale, biological diversity includes the genetic variation within species, both among geographically separated populations and among individuals within single populations. Biological diversity also includes variation in the biological communities in which species live, and the ecosystem-level interactions of these communities with the chemical and physical environment. At each level of biological diversity—species, genetic, and community—conservation biologists study the mechanisms that alter or maintain diversity.

All levels of biological diversity are necessary for the continued survival of species and natural communities, and all are important to people. Species diversity represents the range of evolutionary and ecological adaptations of species to particular environments. Genetic diversity is needed by any species in order to maintain reproductive vitality, resistance to disease, and the ability to adapt to changing conditions. Community-level diversity represents the collective response of species to different environmental conditions. Biological communities found in deserts, grasslands, wetlands, and forests support the continuity of proper ecosystem functioning, providing beneficial services such as flood control, protection from soil erosion, filtering of air and water, and the production of wood, grass and other plant materials.

## **Keystone species and resources**

Within biological communities, certain species may be important in determining the ability of large numbers of other species to persist in the community. These keystone species affect the organization of the community to a far greater degree than one would predict based only on their

numbers of individuals or biomass (Power *et al.*, 1996). Protecting keystone species is a priority for conservation efforts because if a keystone species is lost from a conservation area, numerous other species might be lost as well. Top predators, such as wolves, are among the most obvious keystone species because they are often important in controlling herbivore populations. Without wolves, populations of deer and other herbivore species often increase, leading to overgrazing, loss of plant cover, loss of associated insect species, and soil erosion.

The identification of keystone species has several important implications for conservation biology. First, the elimination of a keystone species from a community may precipitate the loss of many other species, sometimes referred to as an extinction cascade. Second, in order to protect a species of particular interest, the keystone species on which it depends (either directly or indirectly) may need to be protected as well. Third, if the few keystone species of a community can be identified, they can be carefully protected or even encouraged if the area is being altered by human activity such as grazing, logging, or residential development.

In addition to the importance of keystone species to a biological community, certain keystone resources may play crucial roles as well. Nature reserves are typically compared and valued in terms of size because, in general, larger reserves contain more species than smaller reserves. However, area alone may not be as significant as the range of habitats and resources that the reserve contains. Particular nature reserves may contain critical keystone resources that occupy only a small portion of the protected area yet are crucial to many species in the community. For example, deep pools in streams and springs may be the only refuge for fish and other aquatic species during the dry season, when water levels drop. These pools may also be the only source of drinking water for terrestrial animals for a considerable distance. Hollow tree trunks are another important resource, providing nesting sites for numerous bird, mammal and other animal species. When dead and hollow trees are preserved during logging operations, this resource is maintained for animal populations.

## **Valuing biological diversity**

One of the most powerful arguments for maintaining biological diversity is that it has real economic value for human societies. In the most direct way, biological communities provide resources that can be harvested directly for human use, such as meat, fish and other seafood, timber and other building materials, fodder, wild edible plants, medicinal plants, honey, and leather. Biological communities also provide a great variety of environmental services that are not consumed through use: they prevent floods, halt soil erosion, purify water, reduce outbreaks of agricultural pests and diseases, and provide places to enjoy and study nature. This nonconsumptive use value can sometimes be calculated for specific services. Economists are just beginning to calculate the value of ecosystem services at regional and local levels. The calculations are still at a preliminary stage, but they suggest that the value is enormous, around \$32 trillion per

year, greatly exceeding the goods that are directly harvested, such as fish, wildlife, timber and animal fodder. Because this amount is greater than the global gross national product of \$18 trillion per year, the point could be made that human societies are totally dependent on natural ecosystems, and could not pay to replace these ecosystems services currently provided for free if they were permanently destroyed or degraded. There is considerable discussion in the community of environmental economists about how these calculations should be done, but everyone agrees that the value of ecosystems services is enormous. In these calculations the value of wetlands is often highlighted. In particular, floodplains, shallow coastal areas, and other wetlands have a disproportionate role to play in providing ecosystem services.

The Convention on Biological Diversity emphasizes that countries have the right to share in the value of new economic products developed from species found within their borders. As a result of this new awareness, some tropical countries have entered into agreements with pharmaceutical companies and biotechnology companies to jointly search for and develop new products, and share in any resulting profits. Costa Rica has taken the lead in these arrangements, but other agreements have been worked out in Brazil and India. While this should be regarded as a positive development, it has had the unforeseen consequence of delaying or even stopping scientific research in many countries, often involving taxonomic and ecological research, because of elaborate new procedures related to the protection of biological diversity.

### **Knowledge of biological diversity**

Any strategy for conserving biological diversity requires a firm grasp of how many species exist and how those species are distributed. At present, about 1.5 million species have been described. At least twice this number of species remain undescribed, primarily insects and other arthropods in the Tropics. Some scientists have even suggested that there could be 10 million, 30 million or even 120 million undescribed species waiting for the efforts of scientists to describe them. Our knowledge of species numbers is imprecise because inconspicuous species have not received their proper share of taxonomic attention. For example, mites, nematodes, and fungi living in the soil and insects living in the tropical forest canopy are small and difficult to study. These poorly-known groups could number in the hundreds of thousands, or even millions, of species. Our knowledge of bacteria in particular is still fragmentary. In the past few years high densities of bacteria have been discovered deep in oceanic sediments and even in rock many kilometers below the Earth's surface. Using the techniques of molecular biology, scientists have uncovered thousands of undescribed bacterial species in just a few cupfuls of seawater and small samples of soil. Our ignorance of biological diversity was further highlighted by the discoveries of a giant bacteria off the coast of Namibia which is the size of a fruit fly eye, new species of primates in the Brazilian Amazon, and a new record of the ancient coelacanth fish in Indonesian seas. Completely new biological communities are still being discovered, often in localities that are extremely



remote and inaccessible to humans. It is impossible to know, therefore, how many species have gone (or will soon go) extinct without ever having been discovered.

### **Determining rates of extinction**

In past geological periods, the loss of existing species was eventually balanced or exceeded by the evolution of new species. However, current estimates of rates of extinction are 100 to 1000 times those of past rates, and these current extinctions are due almost exclusively to human activities. Extinction rates are best known for birds and mammals because these species are relatively large, well studied, and conspicuous. Extinction rates for the other 99.9% of the world's species are just rough guesses at the present time. Based on the available evidence, the best estimate is that about 85 species of mammals and 113 species of birds have become extinct since the year 1600, representing 2.1% of mammal species and 1.3% of birds (Smith *et al.*, 1993). While these numbers initially may not seem alarming, the trend of these extinction rates is upward, with a dramatic increase in extinctions having occurred in the last 150 years. The extinction rate for birds and mammals was about one species every decade during the period from 1600 to 1700, but it rose to one species every year during the period from 1850 to 1950. This increase in the rate of species extinction is an indication of the seriousness of the threat to biological diversity.

### **Determining causes of extinction**

When populations fall below a certain critical number of individuals, they are very likely to become extinct. A vital question in conservation biology is, how long will it take for a given species to become extinct following a severe reduction in its range or the degradation or fragmentation of its habitat? In order to successfully preserve species, conservation biologists must identify the human activities that affect the stability of populations and drive species to extinction. Biologists must also determine the factors that make populations vulnerable to extinction.

Species most vulnerable to extinction also have particular characteristics, such as very narrow geographic ranges, only one or a few populations, small population size, declining population size, and economic value to humans, that lead to overexploitation. However, even species without these characteristics can be affected by massive disturbances caused by people, which have altered, degraded, and destroyed the landscape on a vast scale, driving species and even whole communities to the point of extinction. The major threats to biological diversity that result from human activity are habitat destruction, habitat fragmentation, habitat degradation (including pollution), the overexploitation of species for human use, the spread of invasive exotic species, and the increased spread of disease. Most threatened species face at least two or more of these problems, which speed the way to extinction and hinder efforts to protect them

(Terborgh, 1999). As our knowledge of conservation biology has increased we have gained a better appreciation of the threats to biological diversity. In the early 1990s scientists first began to appreciate that fragmentation of habitats by roads, human settlements, farming, logging, and other human activities, had major impacts on habitat microclimate, animal migration patterns, and metapopulation structure, making species vulnerable to extinction. In the late 1990s, attention has focused more on the threat posed by invasive species, that can decimate and replace native communities of plants and animals. Over the last two years, we have also begun to appreciate that diseases can spread among wildlife populations, domestic animals, and human populations, so that biological diversity is both threatened by humans and their animals, but in turn wildlife can harbor new diseases that can affect human populations that intrude on wildlife habitats. The greatest new threat to biological diversity is certainly the looming impact of global climate change. Evidence has convincingly demonstrated that not only is the climate warming with record temperatures and heat waves, but that biological communities are responding already; butterfly and bird populations are found at higher latitudes than previously, plants are flowering earlier in the spring, birds are laying eggs earlier in the year, and penguins and other animals that live on sea ice are declining in numbers. As global climate change accelerates, animals and plants that have restricted ranges, such as those that live on mountain ranges and particular river systems, may face extinction. Conservation biologists will need to take an active role in protecting these species from extinction, by keeping them alive in zoos and botanical gardens, and establishing new populations in favorable locations.

### **Prioritizing conservation efforts**

While some conservationists would argue that no species should ever be lost, the reality is that species are being lost every day. The real question is how this loss of species can be minimized given the financial and human resources available. The interrelated questions that must be addressed by conservation planners are: What needs to be protected? Where should it be protected? and How should it be protected (Johnson, 1995)? Three criteria can be used in setting conservation priorities for the protection of species and communities.

1. *Distinctiveness.* A biological community is given higher priority for conservation if it is composed primarily of rare endemic species than if it is composed primarily of common, widespread species. A species is often given more conservation value if it is taxonomically unique (that is, the only species in its genus or family) than if it is a member of a genus with many species.

2. *Endangerment.* Species in danger of extinction are of greater concern than species that are not threatened with extinction. Biological communities threatened with imminent destruction are also given priority.

3. *Utility.* Species that have present or potential value to people are given more conservation value than species of no obvious use to people. Biological communities of major economic value, such

as coastal wetlands, may have greater priority for protection than less valuable communities, such as dry scrubland.

Species threatened with extinction have been highlighted in the Red Data Lists issued by the International Union for the Conservation of Nature. Over the last 6 years these Red Lists have changed from qualitative opinions of leading experts, to quantitative assessments based on population sizes and trends, linked to the new discipline of Population Viability Analysis. In the U.S.A., Species Report Cards have provided detailed summaries of particular groups of organisms; these report cards have emphasized that species of fresh-water, such as fish, mollusks, and crayfish, face a far greater risk of extinction than terrestrial species such as birds and mammals. Marine species face the lowest immediate risk of extinction, due perhaps to their greater range, but also simply because they are less well-known. An exciting development in Switzerland is the development of Blue Lists, which identify present or former endangered species that have responded to conservation efforts, and either have stable populations or increasing populations.

### **Conservation activism**

Conservation biology differs from many other scientific disciplines in that it plays an active role in the preservation of biological diversity in all its forms: species, genetic variability, biological communities, and ecosystem functions. The ideas and theories of conservation biology are increasingly being incorporated into political debate, popular culture and public discussion, and the preservation of biological diversity has been targeted as a priority for new government conservation programs. The goal of conservation biologists is not just to create new knowledge, but to use that knowledge to protect biological diversity (Ehrenfeld, 2000). For example, in the U.S.A. many conservation biologists are involved in the Wildlands Project, a continent-wide plan to establish new national parks, and to link them with large habitat corridors. This large-scale plan would provide enough habitat to maintain viable populations of all large vertebrate species in the U.S.A. such as grizzly bears, mountain lions and wolves.

Another major area of conservation activity is in the new area of restoration ecology. If ecologists really understand how species fit together into communities they should be able to rebuild communities that have been damaged by human activity. Many biological communities are damaged by mining, overgrazing, dams, pollution and other human activities; restoration ecology provides ecologists with the opportunity to determine if their theories actually work in practice. Restoration ecology thus provides both increased knowledge and practical value in enhancing the ecosystem services and appearance of damaged communities. Ecologists are now attempting to establish not only the dominant species in an area, but the rare and endangered species as well. Many of the most exciting restoration projects involve restoration of urban garbage dumps and wastelands. Once these areas are restored they can significantly enhance the

quality of life of urban citizens. Many such efforts at urban restoration are currently occurring in New York City and adjacent areas in northern New Jersey.

The greatest challenge facing conservation biologists is developing the right balance between the protection of biological diversity and the need to provide for the economic development of local people, in activities known as Integrated Conservation and Development Projects or ICDPs. In these projects, conservation biologists attempt to provide employment and economic development for local people in a way which does not damage the species and qualities of the adjacent biological communities, but might even enhance conservation efforts. In the best case scenario, local people will see that their long-term future is linked to the protection of the environment and they will become leaders of conservation efforts. Three examples illustrate this strategy. In Peru, local Indians who used to hunt large parrots for meat and resale as pets, now work in the rapidly developing ecotourism industry and are the guardians of these birds. In India, conservation biologists are working with local tribal people in Karnataka state to have them monitor the plants that they harvest from local conservation areas so the resource is not depleted; funds have been invested in the villages so that local people can process wild plant products and sell the finished products and realize a greater economic gain with a lower intensity of harvest. And lastly, in Japan, school groups and citizens groups are building ponds next to schools and city parks to enhance the diversity of dragonflies and other aquatic animals that are important cultural symbols; these dragonfly ponds then become the focus of an integrated science, math, and art program. Such ICDPs have great promise for conservation biology, but they need to be carefully evaluated to make sure that they are achieving their goal of long-term conservation of biological diversity, and are not just creating a fantasy of conservation, fueled by large amounts of short-term funding.

In many cases, it is now being found that the destruction of conservation biology is being fueled by growing human populations, unrestrained economic development, and the globalization of trade. In many cases, this economic development is being enhanced by the loans and policies of the World Bank, the International Monetary Fund, the World Trade Organization, and other multi-national and bi-national banks established to encourage international trade. Examining the implications of these trade policies and how they affect biological diversity is an appropriate topic for conservation biology.

A broad, thoughtful perspective is necessary to create and continue the most effective conservation programs. The challenge is to understand the national and international links that promote the destruction of biological diversity and to find viable alternatives. If these challenges are to be met, conservation biologists must take on several active roles. First, conservation biologists must educate as broad a range of people as possible about the problems that stem from the loss of biological diversity (Collett and Karakashain, 1996). Second, involvement in the political process allows conservation biologists to influence government policy and propose legislation that would prove beneficial to species or ecosystems. Third, by stimulating interest in conservation biology among their colleagues,

conservation biologists can increase the ranks of trained professional advocates fighting the destruction of natural resources. Fourth, conservation biologists need to become motivators, convincing a range of people to support conservation efforts. At a local level, conservation programs have to be created and presented in ways that provide incentives for local people to support them. Local people need to be shown that protecting the environment not only saves species and biological communities, but improves the long-term health of their families and their own economic well-being. Public discussion, education, and publicity need to be a major part of any such program. Careful attention must be devoted in particular to convincing business leaders and politicians to support conservation efforts. Many of these people will support conservation efforts when they are presented in the right way; sometimes conservation is perceived to have good publicity value, or supporting it is perceived to be better than a confrontation that may otherwise result.

Finally, and most importantly, conservation biologists need to become effective managers and practitioners of conservation projects. Conservation biologists must learn everything they can about the species and communities that they are trying to protect, and then make that knowledge available to others. If conservation biologists are willing to put their ideas into practice, and to work with park managers, land use planners, politicians, and local people, then progress will follow. Getting the right mixture of models, new theories, innovative approaches, and practical examples will be the key to the success of the discipline. Once this balance is found, conservation biologists working with an energized citizenry will be in a position to protect the world's biological diversity during this unprecedented era of change.

## References

- COLLETT, J.; KARAKASHAIN, S. [eds.] (1996). *Greening the college curriculum: A guide to environmental teaching in the liberal arts*. Washington: Island Press.
- EHRENFELD, D. (2000). 'War and peace and conservation biology'. *Conservation Biology*, 14: 105-112.
- HEYWOOD, V. H. [ed.] (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- JOHNSON, N. (1995). *Biodiversity in the balance: Approaches to setting geographic conservation priorities*. Washington: Biodiversity Support Program, World Wildlife Fund.
- KELLERT, S. R.; WILSON, E. O. [eds.] (1993). *The biophilia hypothesis*. Washington: Island Press.
- LAWTON, J. H.; MAY, R. M. (1995). *Extinction rates*. Oxford: Oxford University Press.
- POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A.; MENGES, B. A. [et al.] (1996). 'Challenges in the quest for keystones'. *BioScience*, 46: 609-620.
- PRIMACK, R. B. (1998). *Essentials of conservation biology*. 2nd edition. Sunderland: Sinauer Associates.
- (2000). *A primer of conservation biology*. 2nd edition. Sunderland: Sinauer Associates.

- SMITH, F. D.; MAY, R. M.; PELLOW, R.; JOHNSON, T. H.; WLATER, K. R. (1993). 'How much do we know about the current extinction rate?'. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 375-378.
- SOULE, M. (1985). 'What is conservation biology?'. *BioScience*, 35: 727-734.
- TERBORGH, J. (1999). *Requiem for nature*. Washington: Island Press.
- WILSON, E. O. (1984). *Biophilia*. Cambridge: Harvard University Press.
- (1992). *The diversity of life*. Cambridge: Harvard University Press.

# The need to link community and ecosystem ecology for biodiversity conservation

---

Michel Loreau

Ecology Laboratory, College of Further Education

## Introduction

The vigorous growth in ecology from its origins in the early years of this century has been accompanied by the creation of numerous disciplines or subdisciplines. Although specialisation may be inevitable, it also creates problems. The conceptual frameworks in each area tend to become increasingly divergent over time, hampering communication across the discipline as a whole. This divergence is nowhere more apparent than between two of the major disciplines of ecology: population and community ecology on the one hand and ecosystem ecology on the other hand. These two disciplines have grown largely independently, each having its own concepts, theories and methodologies. Ecosystem ecology is mainly concerned with the functioning of the overall system composed of biological organisms and their abiotic environment; its object is the flow of matter or energy among functional compartments; it emphasises physical and chemical constraints, and regularity and predictability at the system level. Population and community ecology is mainly concerned with the dynamics and evolution of the biological components of ecosystems; its object is biological diversity, the populations of organisms and their interactions with other populations; it emphasises biological constraints, and change and variability within systems.

This separation of the two disciplines is understandable insofar as they partly address issues at different hierarchical levels and different spatial and temporal scales. But it is harmful insofar as it is an obstacle to their unity and mutual enrichment. In the real world, populations and communities do not exist in isolation; they are parts of ecosystems, and, as such, they are subjected to constraints arising from ecosystem functioning, in particular energy dissipation and nutrient cycling. These constraints can deeply alter the nature of species interactions and community properties such as food-web stability. On the other hand, ecosystems do not exist without their biological components; the latter impose their own constraints on ecosystem processes, as the disruptions generated by some biological invasions attest. In the face of the growing threat of a massive loss of biological diversity, an increasing interest is being taken in the role of biodiversity in ecosystem

processes. Therefore there is today an urgent need for integration of the two disciplines (Jones and Lawton, 1995). This need is felt particularly acutely at the theoretical level, where new approaches must be devised to lay conceptual bridges across disciplines. Theoretical studies of that kind have been few so far, but they are developing fast, and are stimulating the emergence of a new area at the interface of community, ecosystem and evolutionary ecology.

I shall here consider two major issues to illustrate the importance of this integration of community and ecosystem ecology. The first concerns the effects of biodiversity on ecosystem functioning, both in the short term and in the long term; it is an example of community ecology penetrating ecosystem ecology. The second concerns the ecological and evolutionary implications of ecosystem constraints on species interactions, with an emphasis on the 'grazing optimisation' controversy; it is an example of ecosystem ecology penetrating community and evolutionary ecology. Both lead to fundamental enrichments that would not have been possible without the interaction between the two disciplines.

### **Biodiversity and ecosystem functioning**

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has emerged as a major scientific issue today. Although the idea that greater plant diversity allows greater biomass production dates back to Darwin (McNaughton, 1993), it is only in recent years that the interest in the effects of biological diversity on ecosystem processes has penetrated experimental and theoretical ecology, where it is now spreading rapidly. The interest in this issue has grown from concerns about the potential ecological consequences of the present and future loss of biodiversity caused by the increased impact of human activities on natural and managed ecosystems. There has been growing recognition that ecosystems operate in a manner that provides ecological services to humans, the economic significance of which might be considerable (Costanza *et al.*, 1997). These services are derived from the normal functioning of ecosystems, raising the important question of whether depauperate ecosystems perform differently or less efficiently than the more species-rich systems from which they are derived (Ehrlich and Wilson, 1991; Schulze and Mooney, 1993; UNEP 1995; Chapin *et al.*, 1998).

Two major questions have been investigated regarding the effects of biodiversity on ecosystem functioning:

1. How does biodiversity affect the magnitude of ecosystem processes? This question deals with short-term effects of biodiversity.
2. How does biodiversity contribute to the stability and maintenance of ecosystem processes in the face of perturbations? This question deals with long-term effects of biodiversity.

Although these two questions are related, they are distinct and may lead to different answers. An additional question which takes on increasing importance concerns mechanisms of biodiversity effects on ecosystem processes. Different mechanisms may have different implications.



Recent large-scale experiments in grassland ecosystems have provided strong evidence that plant species diversity does affect the magnitude of ecosystem processes, in particular by increasing primary productivity and nutrient retention (Tilman *et al.*, 1996, 1997a; Hector *et al.*, 1999). The dependency of aboveground biomass production on plant species richness is typically log-linear, which means that increasing the number of species from 1 to 2 species has roughly the same effect on average as increasing it from 16 to 32 species. Thus, changes in species diversity have a strong effect when species richness is low, and this effect becomes weaker as species richness increases. These experiments have launched a controversy on the mechanisms that are responsible for the observed results. The resulting theoretical work on this topic (Tilman *et al.*, 1997b; Loreau, 1998b; Tilman, 1999) has identified two major types of mechanisms, leading to two types of biodiversity effects (Loreau, 2000): (1) functional niche complementarity (the complementarity effect) and (2) selection of extreme trait values (the selection effect). In both cases, biodiversity provides a range of trait variation which is the raw material for the operation of these effects. In the complementarity effect, trait variation forms the basis for a permanent differentiation of function between species that enhances collective performance. In the selection effect, trait variation comes into play as an initial condition, and a selective process then promotes dominance by species with particular trait values. Although the relevance of the selection effect has been questioned by a number of authors (e.g. Huston, 1997), its analogy with natural selection in evolutionary biology suggests that this type of effect should not be discarded as purely non-biological and artefactual. Theory (Loreau, 1998b) and analysis of experimental results (Loreau *et al.*, unpublished results), however, show that complementarity effects are typically stronger and more predictable than selection effects in biodiversity experiments.

Recent experiments and theories have focused on the specific effect of biodiversity on ecosystem processes and have separated it from the effects of other factors through direct experimental manipulation of species diversity. Another question is whether this specific effect of biodiversity can lead to predictable correlations between species diversity and productivity when 'natural' communities are compared across different sites. It is indeed tempting to use these comparisons, which have been common practice in ecology in the past, to investigate how productivity is influenced by diversity under 'natural' conditions (e.g. Wardle *et al.*, 1997b). Theory provides a sobering conclusion on this question. Variations in abiotic factors among sites then have two effects on productivity: a direct effect, and an indirect effect through changes in species diversity. A theoretical model of plant competition for soil nutrient predicts that the direct effect should generally be greater than the indirect effect (Loreau, 1998b, 2000). Therefore, the local effect of diversity on ecosystem processes should be masked by the effects of environmental parameters on these processes in across-site comparisons, which severely restricts the use of such comparisons. Documented cases of negative or absent relationships between productivity and diversity across sites are compatible with positive local effects of diversity on productivity, which may reconcile apparent contradictions in the literature. The BIODEPTH experiment, performed in eight sites across Europe, provided results that strongly support this theoretical conclusion (Hector *et al.*, 1999).

Experiments in grassland ecosystems have tested the short-term effects of species diversity on ecosystem processes, and have shown that species diversity has a functional impact mainly at low species richness. Does this mean that most species in a community have no detectable functional role, that they are functionally 'redundant' (i.e., they perform the same function, and thus their diversity is not critical for maintaining the function)? Not necessarily. First, functional redundancy may depend on the particular function considered. And second, even when a high biodiversity is not critical for maintaining ecosystem processes under constant or benign environmental conditions, it might nevertheless be important for maintaining them in the long term, under changing environmental conditions. This idea is the basis for the 'insurance hypothesis' (Walker, 1992; Lawton and Brown, 1993; Yachi and Loreau, 1999). Several recent experiments have partially explored this issue, in particular using aquatic microcosms (McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem and Li, 1997; Petchey *et al.*, 1999). The results from these as well as older (McNaughton, 1977) experiments suggest that biodiversity decreases the variability of ecosystem processes, thus pointing to greater stability. In a way, this is the old stability-complexity debate resurfacing in a new form. The classical view that the complexity and diversity of ecological systems make for their stability (Odum, 1953; MacArthur, 1955; Elton, 1958) seemed to be almost dead and buried after the mathematical demonstrations of May (1972, 1973) and others. It is essentially this view that is coming back to life following the recent work, but with new arguments and a new rigour.

A critical factor that may explain the discrepancy between May's (1972, 1973) theory and the recent experiments is a fundamental limitation in the traditional theoretical approaches to stability, which are based on a deterministic, equilibrium view of ecological systems. The equilibrium concept may be a valid approximation for some processes on some scales, but nonequilibrium processes generally abound. The cause of the stabilising influence of diversity on ecosystem processes may lie precisely in fluctuations away from equilibrium from the component populations. Several authors have proposed different theoretical treatments of this issue independently (Naeem, 1998; Doak *et al.*, 1998; Yachi and Loreau, 1999; Tilman, 1999).

This theoretical work has shown two types of biodiversity effects on ecosystem productivity in a fluctuating environment (Yachi and Loreau, 1999): (1) a *buffering effect*, i.e., a reduction in the temporal variance (or other measures of variability) of ecosystem productivity, and (2) a *performance-enhancing effect*, i.e., an increase in the temporal mean of ecosystem productivity. The basic mechanisms involved in these long-term 'insurance effects' are very similar to those that operate in short-term biodiversity effects: temporal niche complementarity, and selection of extreme trait values. The buffering effect is generated by the asynchrony of species responses to environmental fluctuations, which can be interpreted as a form of temporal niche differentiation between species. The basis for the performance-enhancing effect is again a form of selection effect: biodiversity increases the range of trait variation available at any time, and a selective process such as interspecific competition promotes dominance by species that perform best under the current environmental conditions. Thus, this theoretical work provides a strong

theoretical foundation for the idea that biodiversity acts as a 'biological insurance' against the disruptive effects of environmental fluctuations on ecosystem functioning. The selection effect is likely to be important in a long-term perspective. In the long term, neither the environmental changes nor the responses of species to them are completely predictable. Therefore, the ability of species diversity to provide a reservoir of variation allowing adaptation to changing conditions may be critical, and parallels the importance of genetic diversity in the evolutionary process.

### **Ecosystem constraints on species interactions: ecological and evolutionary conservation implications**

It is now becoming clear that biodiversity matters for ecosystem functioning, and thus that ecosystem ecology can no longer ignore community ecology. But the reciprocal is also true; community ecology, and even evolutionary ecology, can no longer ignore ecosystem ecology either. And this has implications for biological conservation.

Predicting and understanding evolutionary changes and their implications requires identifying the proper context of constraints within which natural selection operates. Traditionally, evolutionists have considered constraints to be internal to the organisms, such as from allocations among competing needs. On the 'classical' view, the environment is regarded as external to the organism and constant. The 'modern' view of natural selection recognises that organisms modify and interact with their environment, which generates an organism-environment feedback in the operation of natural selection (Lewontin, 1983). However, in order to understand the full implications of this feedback, it is further necessary to break up an organism's environment into its real physical, chemical and biological constituents and their interactions. This is what I call the 'ecosystem' view of natural selection, for an ecosystem is precisely a local system of interacting biotic and abiotic components. Since each organism's environment is constituted by other organisms or components, the ecosystem concept contains both the organisms and their environments, and thus abolishes the duality between organism and environment. Recognising the ecosystem as the proper context within which natural selection, and hence evolution, operates is a major challenge for ecology today, with important implications in both basic science and more applied areas, such as conservation biology and ecosystem management.

A multitude of indirect interactions is likely to occur among organisms because of the complexity of ecosystems (Puccia and Levins, 1985; Wootton, 1994). These indirect effects can be weak or unpredictable (Yodzis, 1988), but some can be strong and predictable. In particular, material cycling is a key ecosystem process that drives a circular causal chain in ecosystems, thus transmitting predictable indirect ecological effects and evolutionary constraints to their component species (Loreau, 1998a). A controversial but illuminating example is provided by plant-herbivore interactions. These interactions have been traditionally regarded as antagonistic because herbivores have a negative direct effect on plants through biomass consumption. This view,

however, has been challenged by the 'grazing optimisation hypothesis', which states that primary productivity, or even plant fitness, is maximised at an intermediate rate of herbivory. One mechanism capable of producing grazing optimisation is nutrient cycling, which mediates a positive indirect effect of herbivores on plants. Although this hypothesis has been hotly debated, recent theoretical work has been able to identify general rules that govern grazing optimisation in the form of increased primary production through cycling of a limiting nutrient (Loreau, 1995; De Mazancourt *et al.*, 1998). Qualitatively, this requires that (1) the proportion of nutrient lost while flowing along the herbivore recycling pathway be sufficiently smaller than the proportion of nutrient lost while flowing in the rest of the ecosystem, and (2) nutrient inputs into the system exceed a threshold value, which depends on the sensitivity of plant uptake rate to soil mineral nutrient.

Does this imply that ecosystem-level constraints make the plant-herbivore interaction actually mutualistic, not antagonistic? The evolutionary consequences of grazing optimisation, and of ecological indirect interactions in general, are complex, for two main reasons. First, increased plant productivity does not necessarily translate into increased plant fitness. Second, when it does, it is not absolute but relative fitness that counts. If two plant types (species or genotypes) are mixed, one of them being tolerant ('mutualistic') and the other resistant ('antagonistic') to herbivory, the resistant type is expected to outcompete the tolerant type because it benefits from the positive indirect effect of increased nutrient cycling but does not suffer the negative direct effect of herbivore consumption. As a result, tolerance should not evolve even though it is indirectly beneficial.

Two factors, however, counteract this advantage of antiherbivore defence. First, the spatial structure of the plant-herbivore system can generate spatially heterogeneous nutrient cycling (de Mazancourt and Loreau, 2000). If herbivores recycle nutrient in the vicinity of the grazed plants, or plants from the same type are aggregated, herbivores tend to recycle proportionally more nutrient on the plants that are grazed more heavily, thus augmenting the indirect benefit of grazing for the grazed plants. Evolution is then governed by the balance between two conflicting levels of selection, just as in the evolution of altruism (Wilson, 1980): individual selection within patches, which favours the resistant type over the tolerant one because it has a higher relative fitness, and group selection between patches, which favours patches with a higher proportion of the tolerant type because they have a higher average absolute fitness. The outcome of evolution depends on the strength of spatial aggregation and patch size; tolerance to grazing evolves provided that spatial aggregation is strong enough or patch size is small enough (De Mazancourt and Loreau, 2000).

The second factor that counteracts the advantage of antiherbivore defence is its cost in terms of nutrient investment, which generates a trade-off in plants between defence and nutrient uptake. A theoretical study of plant adaptive dynamics (Dieckmann, 1997) in a spatially structured model ecosystem shows that, for many ecologically plausible trade-offs, plant evolution then leads to a single 'continuously stable strategy' (CSS), i.e., a strategy to which evolution converges and which cannot be invaded by any other close strategy (De Mazancourt, Loreau and Dieckmann, in preparation). This evolutionary CSS has complex relationships with the strategies that maximise plant production or plant biomass, depending on ecosystem

parameters. Because of this complexity, different ecological and evolutionary scenarios of herbivore addition or removal are possible, which highlight the ambiguity of the notion of 'mutualism'. It is useful to distinguish two types of mutualism: an ecological mutualism, in which each species gains a benefit from the presence of its partner in the absence of any evolutionary change, as revealed for example by an ecological press perturbation, and an evolutionary mutualism, in which the mutual benefit persists even after evolution has occurred (de Mazancourt, Loreau and Dieckmann, in preparation). The conditions for an evolutionary mutualism are more stringent than those for an ecological mutualism because interacting species may have evolved a mutual dependence, so that the removal of one species may have a negative impact on the other in the short term, but this negative impact may disappear after each species has had the opportunity to evolve and adapt to the new conditions created by the absence of its partner (Douglas and Smith, 1989; Law and Dieckmann, 1998).

When a plant's reproductive ability is determined by its productivity, herbivory is indeed capable of improving plant performance on both an ecological and an evolutionary time scale provided that herbivore recycling efficiency be sufficiently greater than plant recycling efficiency, thus generating a plant-herbivore mutualistic interaction. Surprisingly, however, as herbivore recycling efficiency is increased, the plant-herbivore interaction becomes increasingly mutualistic (first ecologically, then evolutionarily), but at the same time plants evolve to increase their level of antiherbivore defence because they gain a higher benefit from not being consumed relative to less defended plants. Thus, mutualism can go hand in hand with increased conflict between partners. Although paradoxical at first sight, such evolutionary conflicts are known in other mutualistic interactions (Anstett *et al.*, 1997; Law and Dieckmann, 1998).

From this example, we see that species traits may evolve in counter-intuitive ways as a result of the complex indirect effects mediated by functional processes at the level of whole ecosystems. These effects may even change the very nature of species interactions, both in an ecological and in an evolutionary sense, under predictable conditions. Species traits and the evolution of species traits are ultimately constrained by ecosystem processes, just as ecosystem properties are constrained by the ecological and evolutionary history of interacting species. Thus, merging the evolutionary, population-level, community-level and ecosystem-level perspectives, which have been increasingly separated in modern ecology, is fundamental to predicting the responses of ecological systems to environmental changes. Conservation efforts should encompass both species and the rich web of interactions in which they are imbedded in natural ecosystems, and which determine their current traits and persistence.

## References

- ANSTETT, M. C.; HOSSAERT-MCKEY, M.; KJELLBERG, F. (1997). 'Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism'. *Trends Ecol. Evol.*, 12: 94-99.

- CHAPIN, F. S. III; SALA, O. E.; BURKE, I. C.; GRIME, J. P.; HOOPER, D. U.; LAUENROTH, W. K.; LOMBARD, A.; MOONEY, H. A.; MOSIER, A. R.; NAEEM, S.; PACALA, S. W.; ROY, J.; STEFFEN, W. L.; TILMAN, D. (1998). 'Ecosystem consequences of changing biodiversity'. *BioScience*, 48: 45-52.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. (1997). 'The value of the world's ecosystem services and natural capital'. *Nature*, 387: 253-260.
- DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M. (2000). 'Grazing optimization, nutrient cycling and spatial heterogeneity of plant-herbivore interactions: should a palatable plant evolve?'. *Evolution*, 54: 81-92.
- DE MAZANCOURT, C.; LOREAU, M.; ABBADIE, L. (1998). 'Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production?'. *Ecology*, 79: 2242-2252.
- DIECKMANN, U. (1997). 'Can adaptive dynamics invade?'. *Trends Ecol. Evol.*, 12: 128-131.
- DOAK, D. F.; BIGGER, D.; HARDING, E. K.; MARVIER, M. A.; O'MALLEY, R. E.; THOMSON, D. (1998). 'The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology'. *Am. Nat.*, 151: 264-276.
- DOUGLAS, A. E.; SMITH, D. C. (1989). 'Are endosymbioses mutualistic?'. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 350-352.
- EHRlich, P. R.; WILSON, E. O. (1991). 'Biodiversity studies: science and policy'. *Science*, 253: 758-762.
- ELTON, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- HECTOR, A.; SCHMID, B.; BEIERKUHNEIN, C.; CALDEIRA, M. C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P. G.; FINN, J. A.; FREITAS, H.; GILLER, P. S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HÖGGER, P.; HUSS-DANELL, K.; JOSHI, J.; JUMPPONEN, A.; KÖRNER, C.; LEADLEY, P. W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C. P. H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S. J.; PEREIRA, J. S.; PRINZ, A.; READ, D. J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E. D.; SIAMANTZIOURAS, A. S. D.; SPEHN, E. M.; TERRY, A. C.; TROUMBIS, A. Y.; WOODWARD, F. I.; YACHI, S.; LAWTON, J. H. (1999). 'Plant diversity and productivity experiments in European grasslands'. *Science*, 286: 1123-1127.
- HILBERT, D. W.; SWIFT, D. M.; DETLING, J. K.; DYER, M. I. (1981). 'Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis'. *Oecologia*, 51: 14-18.
- HUSTON, M. A. (1997). 'Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity'. *Oecologia*, 110: 449-460.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H. [eds.] (1995). *Linking species and ecosystems*. New York: Chapman and Hall.
- LAW, R.; DIECKMANN, U. (1998). 'Symbiosis through exploitation and the merger of lineages in evolution'. *Proc. R. Soc. London B* 265: 1245-1253.
- LAWTON, J. H.; BROWN, V. K. (1993). 'Redundancy in ecosystems'. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [eds.]. *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin: Springer, p. 255-270
- LEWONTIN, R. C. (1983). 'The organism as the subject and object of evolution'. *Scientia*, 118: 65-81.
- LOREAU, M. (1995). 'Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems'. *Am. Nat.*, 145: 22-42.

- (1998a). 'Ecosystem development explained by competition within and between material cycles'. *Proc. R. Soc. London* B265: 33-38.
- (1998b). 'Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model'. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95: 5632-5636.
- (2000). 'Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances'. *Oikos*.
- MACARTHUR, R. H. (1955). 'Fluctuations of animal populations and a measure of community stability'. *Ecology*, 36: 533-536.
- MAY, R. M. (1972). 'What is the chance that a large complex system will be stable?'. *Nature*, 237: 413-414.
- (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- MCGRADY-STEED, J.; HARRIS, P. M.; MORIN, P. J. (1997). 'Biodiversity regulates ecosystem predictability'. *Nature*, 390: 162-165.
- MCNAUGHTON, S. J. (1977). 'Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology'. *Am. Nat.*, 111: 515-525.
- (1979). 'Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti'. *Am. Nat.*, 113: 691-703.
- (1993). 'Biodiversity and function of grazing ecosystems'. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [eds.]. *Biodiversity and ecosystem function*, Berlin: Springer, p. 361-383.
- NAEEM, S. (1998). 'Species redundancy and ecosystem reliability'. *Conserv. Biol.*, 12: 39-45.
- NAEEM, S.; LI, S. (1997). 'Biodiversity enhances ecosystem reliability'. *Nature*, 390: 507-509.
- ODUM, E. P. (1953). *Fundamentals of ecology*. Philadelphia: Saunders.
- OWEN, D. F.; WIEGERT, R. G. (1976). 'Do consumers maximize plant fitness?'. *Oikos*, 27: 488-492.
- PETCHEY, O. L.; MCPHEARSON, P. T.; CASEY, T. M.; MORIN, P. J. (1999). 'Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function'. *Nature*, 402: 69-72.
- PUCCIA, C. J.; LEVINS, R. (1985). *Qualitative modeling of complex systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin: Springer.
- TILMAN, D. (1999). 'The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles'. *Ecology*, 80: 1455-1474.
- TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M.; SIEMANN, E. (1997a). 'The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes'. *Science*, 277: 1300-1302.
- TILMAN, D.; LEHMAN, C.; THOMPSON, K. (1997b). 'Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations'. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 1857-1861.
- TILMAN, D.; WEDIN, D.; KNOPS, J. (1996). 'Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems'. *Nature*, 379: 718-720.
- UNEP (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- WALKER, B. H. (1992). 'Biodiversity and ecological redundancy'. *Conserv. Biol.*, 6: 18-23.
- WARDLE, D. A.; ZACKRISSON, O.; HÖRNBERG, G.; GALLET, C. (1997b). 'The influence of island area on ecosystem properties'. *Science*, 277: 1296-1299.

- WILSON, D. S. (1980). *The natural selection of populations and communities*. Menlo Park: Benjamin Cummings.
- WOOTTON, J. T. (1994). 'The nature and consequences of indirect effects in ecological communities'. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 443-466.
- YACHI, S.; LOREAU, M. (1999). 'Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis'. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 1463-1468.
- YODZIS, P. (1988). 'The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments'. *Ecology*, 69: 508-515.



# The functional role of biodiversity

Shahid Naeem

Department of Zoology, University of Washington

## Introduction

Widespread increases in rates of species extinction (Ehrlich and Ehrlich, 1992; Jenkins, 1992, Lawton and May, 1994; Stork, 1997) and increasing endangerment of populations, leading to local and global extinctions (Bascompte and Solé, 1996; Hughes *et al.*, 1997; Wilcove *et al.*, 1998), have drawn considerable attention to biodiversity loss as a leading issue in global change research (Wilson, 1988; Solbrig, 1991; Soulé, 1991; Groombridge, 1992; Huston, 1994; Pimm *et al.*, 1995; Gaston, 1996; Reaka-Kudla, *et al.*, 1997). Although such losses have prompted evaluations of market and non-market values of biodiversity (Perrings *et al.*, 1995; Swanson, 1995; Folke *et al.*, 1996; Kunin and Lawton, 1996; Perlman and Adelson, 1997; Pimentel *et al.*, 1997), the ecosystem implications of biodiversity loss are poorly understood (Schulze and Mooney, 1993; Chapin III *et al.*, 1997). Note that 'ecosystem functioning' refers to an ecosystem's activity (i.e. not purpose) such as its rates of energy flow or nutrient cycling.

Although there is no question that an ecosystem's ability to function is associated with its biota, it is not at all clear that the hundreds to thousands of species typical of most ecosystems are necessary to achieve full and reliable functioning. The following question has drawn considerable attention in recent ecological research: Is the functioning of an ecosystem, measured in terms of rates, magnitudes, or dynamic properties of energy flow or nutrient cycling, sensitive to changes in biodiversity?

The answer to this question is important because ecosystem functioning is critical to the regulation of environmental quality, which in turn is critical to human welfare (De Groot, 1992; Costanza *et al.*, 1997; Daily *et al.*, 1997; Gatto and De Leo, 2000). Recent experimental (Naeem *et al.*, 1994, 1995; Naeem *et al.*, 1996; Hooper and Vitousek, 1997; McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem and Li, 1997; Tilman *et al.*, 1997a; Wardle *et al.*, 1997a; Hooper, 1998; Hooper and 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) and theoretical (Tilman *et al.*, 1997b; Doak *et al.*, 1998; Hughes and Roughgarden, 1998; Loreau

1998a; Mikola and Setälä, 1998c; Naeem, 1998; Allison, 1999; Yachi and Loreau, 1999) efforts have provided a variety of insights into the issues surrounding this question. These studies have also revealed, however, that the answer to this deceptively simple question is not at all straightforward. While most studies have found some evidence for a positive role for biodiversity in its broadest sense, others have not. Controversy also surrounds the appropriate interpretation of the experimental findings (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). Although debate continues, few would disagree that the nature of species within a community can affect the manner in which an ecosystem functions (Schläpfer and Schmid, 1999; Schläpfer *et al.*, 1999).

A difficult challenge that has emerged from this work is the recognition that taxonomic measures of biodiversity, such as species richness (numbers of species) or species evenness (relative abundance), fail to provide adequate insight into the ecosystem consequences of biodiversity loss. A species' contribution to ecosystem processes is determined by many traits, such as its ability to fix CO<sub>2</sub> or N<sub>2</sub>, and the distribution of these traits among taxa do not necessarily follow traditional or phylogenetic classification schemes. Thus, though it is clear that the relationship between biodiversity and ecosystem functioning is best measured in terms of functional diversity, this component of biodiversity is nevertheless frequently overlooked in biodiversity research.

Although grouping species by traits or properties that are not associated with taxonomic designations, such as life-forms (Raunkiaer, 1934), guilds (Root, 1967), or trophic levels (Lindeman, 1942; Burns, 1989), is quite common, grouping species by ecosystem function poses many problems. For one thing, such grouping by functional traits introduces the concept of species redundancy (Walker, 1992; Lawton and Brown, 1993; Walker, 1995; Gitay *et al.*, 1996), which is contrary to the taxonomic practice of seeing species as unique entities (Naeem, 1998). Focusing on functional diversity, however, serves different purposes from taxonomic-based biodiversity research. The uniqueness of species, though a strongly held tenet of taxonomy, is simply not important in the study of ecosystem functioning. Unfortunately, perhaps because the study of functional diversity lacks the familiarity or appeal of evolutionary-based taxonomy, progress in understanding functional diversity lags behind our understanding of taxonomic diversity.

A full treatment of all the issues surrounding functional diversity are beyond the scope of this book. Rather, I will focus on the importance of distinguishing between intra- and inter-trophic functional diversity. (By 'intra-trophic' I mean within trophic groups, such as within autotrophs or within decomposers, whereas 'inter-trophic' means between trophic groups such as interactions between plants and decomposers.) To illustrate this I will first review the fundamental issues concerning the components of biodiversity. I will then review experimental approaches employed thus far in biodiversity research. I will then provide an example from a new study initiated by Peter Reich, David Tilman, Johannes Knops and myself that points to the potential importance of feedbacks between trophic levels that complicate interpretations of biodiversity research. I will

then offer some suggestions for further research that may resolve problems that emerge from functional diversity research.

### Functional versus taxonomic diversity

Ordering information from nature is a fundamental process in science (Foucault, 1970). There are two distinct, but related purposes to ordering information, one utilitarian and the other scientific. An example from an unreferenced Chinese encyclopedia that classified animals into functional groups (Foucault, 1970) (p. xv) illustrates many points concerning functional diversity. In this system, animals were clustered into the following groups:

1. Belonging to the emperor
2. Embalmed
3. Tame
4. Sucking pigs
5. Sirens
6. Fabulous
7. Stray dogs
8. Frenzied
9. Innumerable
10. Having just broken the water pitcher
11. etcetera
12. Drawn with a very fine camel-hair brush
13. That from a long way off look like flies

Although a seemingly strange list at first glance, further reflection reveals that there is much utility to this classification system. It was possibly very important to recognize which species belonged to the emperor and which did not, and it was probably also important, for health or management reasons, to distinguish these from species such as stray dogs. Classification schemes have probably existed since humans first began to order information about their world, and in the absence of an evolutionary framework, successfully classifying species into groups provided a means for dealing with our overwhelmingly complex biota. For example, an herbal or a catalog of plant species may organize its material based on shared, derived traits, by medicinal properties, or even by mystical properties as some ancient herbals did. It is important to recall that evolutionary principles that guide current taxonomic classification schemes are not only fairly recent, but not necessary for the purposes of classification. For example, Linnaeus designed classification schemes still in use today in spite of his dislike for evolutionary theory.

Classification of our biota by their contributions to biogeochemical or ecosystem processes may seem strange, but such schemes are necessary if we are to make progress in understanding

the ecosystem roles of biodiversity. Even in the absence of modern biogeochemistry, the intimate link between a biota and its chemical environment has been known since the pioneering work of Paracelsians like the Belgian scientist Jean Baptiste van Helmont (1577-1644) and the English scientist Dr. Robert Fludd (1574-1637). The chemistry of 1500-1600 was largely that of alchemy, focusing on four complex elements known colloquially as fire, air, water, and earth. All of these elements were related to one another by degrees of light and darkness as well as good and evil and other properties. These elements and the dark-light gradients that defined them provided a means for making sense of an otherwise overwhelming biota.

The recent emergence of evolutionary science led to a focus on distinguishing between analogous and homologous traits and employing the latter to provide a single, unifying scientific basis for organizing our information about the earth's biota. Based primarily on shared ancestry and common descent, evolutionary-based taxonomic methods allow us to quantify diversity both through time and space in ways that have proved to be extraordinarily useful for understanding biodiversity. By this method, however, analogous traits were seen primarily as a source of confusion and something that needed to be avoided when classifying species. Unfortunately, this focus may have biased our perception of the utility of grouping species by analogy or function.

Not surprisingly, based on the success of evolutionary theory, the quantification of biodiversity has focused on species richness, species evenness, and spatial patterns of distribution and abundance (Pielou, 1975; Magurran, 1988; Colwell and Coddington, 1995) that presume that species represent the fundamental units of biodiversity. In fact, some researchers possibly consider taxonomic diversity and biodiversity synonymous. Such taxonomic-based methods of biodiversity quantification, however, cannot serve as proxy measures for biodiversity because they lack information about phylogeny, functional diversity and other aspects of biodiversity. Although some progress has been made concerning integrating phylogenetic information into the quantification of biodiversity (Farris, 1979; Vane-Wright *et al.*, 1991; Warwick and Clarke, 1995; Horn *et al.*, 1996; Hall and Greenstreet, 1998), integrating functional diversity into such measures remains largely unexamined. Different measures of diversity need to be used for different purposes.

### **Inter-versus intra-trophic functional groups**

Ecosystem functioning concerns the flow of energy and materials through an ecosystem; thus quantification of biodiversity for the purposes of examining its role in ecosystem functioning requires focusing on 'functional' groups. The importance of biodiversity in ecosystem functioning concerns biogeochemical processes or biologically mediated geochemical processes. Essentially, this concerns transformations of inorganic compounds (e.g. CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S, N<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub>) to bio-organic compounds (e.g. proteins, nucleic acids, structural compounds such as cellulose, chitin, or lignin) which reside either in living biomass, dead organic biomass, dissolved or organic compounds or suspended particulate matter in water, or within substrates such as soil or sediment. Figure 1

outlines the basic components of an ecosystem as autotrophic biomass, decomposer biomass, and consumer biomass linked by flows of carbon and nutrients among them. Respiration is treated as the primary process by which all organisms return organic carbon to inorganic carbon. In nature, of course, there are many complexities this figure does not show, but the core of most ecosystems is fairly well represented by these components and the flows among them.

As in taxonomy, major divisions are the first step in developing a functional classification scheme. Trophic divisions represent a clear starting point because they involve the fundamental steps in organic-inorganic matter transformation. Progress in this classification scheme is most advanced in the study of bacteria, which represent the original and still principal players in biogeochemical processes (Brock and Schlegel, 1989; Fenchel *et al.*, 1998). The principle divisions are autotroph (carbon source is inorganic), heterotroph (carbon source is organic), and mixotroph (carbon is acquired from both organic and inorganic sources). The second division concerns the source of energy for carbon acquisition, which can be either light (e.g. photo-autotroph or photo-heterotroph) or chemical energy (e.g. chemo-autotroph or chemo-heterotroph).

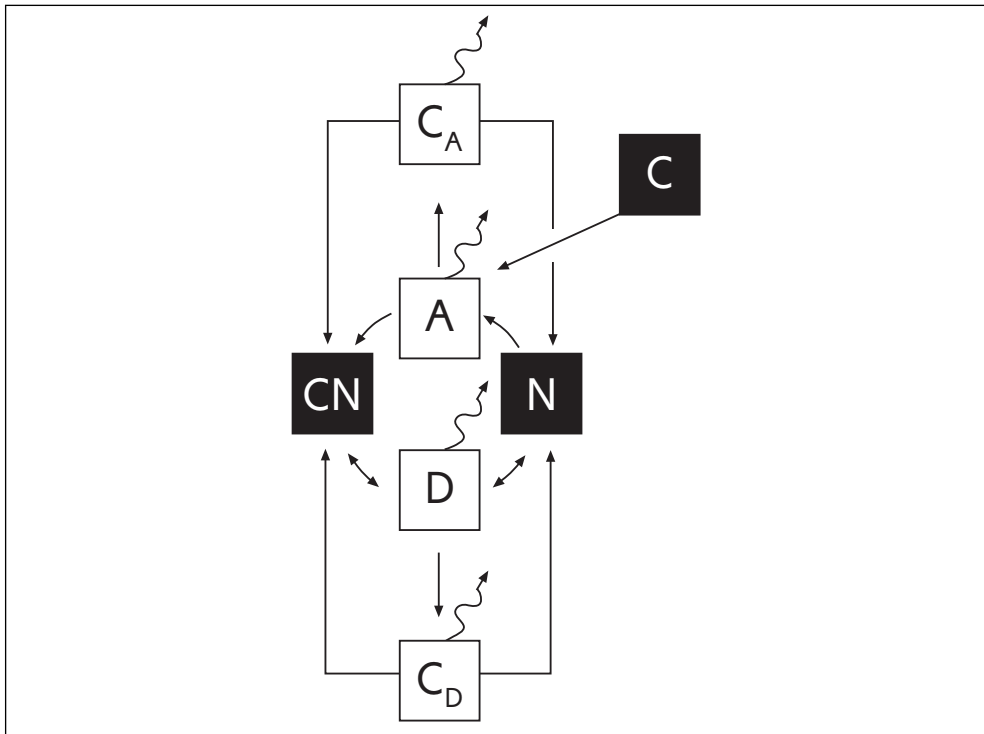


FIGURE 1. Trophic functional groups. Relationship among autotrophs (A), decomposers (D), and consumers (CA or CD) and their impacts on organic-inorganic (CN –C or N) matter transformation. Here, C can be treated as inorganic carbon such as CO<sub>2</sub> which is acquired by the autotroph and transformed into organic matter that contains carbon and nutrients (N). The wavy arrows indicate return of carbon to the inorganic pool via respiration.

For the bulk of the Earth's history, biogeochemistry was driven entirely by prokaryotes such as archaea and bacteria, but the appearance of eukaryotic autotrophs and heterotrophs shortly after oxygen levels in the Earth's atmosphere reached current levels, modified this picture. The majority of contemporary biodiversity, however, is still believed to be eukaryotic (Stork, 1997), though this could easily change if we reconsider how species are defined (Colwell *et al.*, 1995; Tiedje, 1995; Pace, 1997).

Even though prokaryotes (Archaea and Bacteria) may be the dominant species governing ecosystem processes (Fenchel *et al.*, 1998), associations with eukaryotes can have strong impacts on prokaryotic contributions to biogeochemistry. Eukaryotic algae and metaphyta (multicellular plants) represent significant components of photo-autotrophic biomass that influence the C and N cycles along with prokaryotes. Symbionts of N-fixing bacteria, such as legumes, play important roles in terrestrial N-cycling (Sprent and Sprent, 1990). In terrestrial systems, fungal species play important roles in organic-inorganic matter transformation, especially mycorrhizal species, which obtain their energy from plants within the rhizosphere (Hobbie, 1992; Rossmann, 1994; Hartnett and Wilson, 1999). Perhaps most important, but least understood, is the role of eukaryotic grazers of bacteria such as bacterivorous flagellates and ciliates and detritivorous metazoa such as many zooplankton (Berman-Frank and Dubinsky, 1999), soil and sediment fauna such as mites, nematodes, annelids, and other invertebrates (Wall and Moore, 1999).

Metazoa most likely serve primarily as species that affect rates of turnover and cycling (Loreau, 1995; Grover and Loreau, 1996; Zheng *et al.*, 1997; De Mazancourt *et al.*, 1998). They either increase rates of flow of organic material found in living biomass into dead organic pools or increase rates of flow of organic nutrients to inorganic pools by mineralization (such as the production of ammonia through excretion).

### The use of functional diversity

Given the above, there are several components of biodiversity that are clearly important in the context of ecosystem functioning. First, the total number of trophic functional groups ( $F_T$ ), or trophic functional group richness. Second, one may further designate intra-trophic functional groups ( $F_i$ ), where  $i$  refers to the  $i$ th functional group. For example, separating autotrophs into C3, C4, CAM, and other plant functional groups involves divisions within a single trophic functional group. Third, the number of species ( $S_i$ ) per trophic functional group ( $S_i/F_T$ ) may provide useful information about redundancy if species within functional groups are substitutable and replace one another by compensatory growth when one species suffers local extinction. This approach is treated elsewhere (Naeem and Li, 1997; Naeem, 1998; Naeem and Li, 1998b; Wardle, 1998; Rastetter *et al.*, 1999).

Without knowledge of  $F_T$  or  $S_i$ , varying species richness randomly could lead to replicates that do not effectively sample the realm of possible combinations of  $S_i/F_i$ . For example, suppose

there are three functional groups and 10 species per functional group. A random manipulation of species could yield low diversity replicates ( $S = 10$ ) that have only one functional group or all three. This is similar to the sampling effect, but more pronounced with functional groups. This argument applies to intra-functional group as well. A study that manipulates species randomly within a trophic functional group needs to balance for inter-functional groups as well.

Intra-functional group designations are possibly more problematic than inter-trophic functional group designations. For example, within photo-autotrophs, virtually any plant will provide organic carbon for heterotrophs. Within photo-autotrophs, however, the distinctions between  $C_3$  grasses,  $C_4$  grasses, legumes, non-leguminous forbs, and woody species represents groups that are distinct only in multi-dimensional trait space. Clearly  $C_3$  and  $C_4$  are not so different from one another as they are from N-fixing plants (more properly, plants associated with N-fixing prokaryotes).

Taxonomy resolves such problems of grouping species that differ in their closeness to one another by employing hierarchical schemes in which similar species are nested into higher taxonomic groups based on clusters associated with evolutionary distance among species. Distance among species is considered to be primarily determined by time since divergence from a common ancestor. For functional groups, 'distance' may be the equivalent of Euclidian distance in multidimensional functional trait space, but there is seldom enough information to perform such an analysis. In many cases, taxonomic groupings are likely to suffice as proxies for functional groups. Grasses, for example, are more similar to one another both taxonomically and functionally than they are to trees. However, this equivalency is not always the case. The woody habit, for example, occurs within many families of dicotyledonous plants that also contain herbaceous species. Plant functional groups have been recently reviewed (Körner, 1993; Smith *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 1997) and most biodiversity experiments have focused on this intra-trophic (autotrophic or plant) component of functional diversity.

The study of functional biodiversity is entirely context dependent (Smith *et al.*, 1993). Species may therefore have more than one function and their functional designation may be context dependent, changing depending on what species are present or in what habitat the species is found. Once an ecosystem function is defined, species roles in these functions also need to be defined. Chapin (Chapin III *et al.*, 1996) provides a very useful way to consider how many intra-functional groups can be identified. This approach involves selecting an ecosystem function and measuring how each species in a community contributes to this function. The example Chapin uses, the fixation of  $N_2$ , is shown in Figure 2. This example works well because the function is clear and there are only two reasonably discrete groups of species; those that can fix  $N_2$  and those that cannot. If the function is production, however, many species contribute to this function in different ways. Within autotrophs, the distribution is likely to be unimodal, with some exhibiting low rates of growth or biomass production while others exhibit high rates of growth. A second factor, such as temperature, soil moisture, or seasonality, may separate species. Early or late season plants (e.g. used by Hooper and Vitousek, 1997) or cool ( $C_3$ ) or warm-season grasses ( $C_4$ )

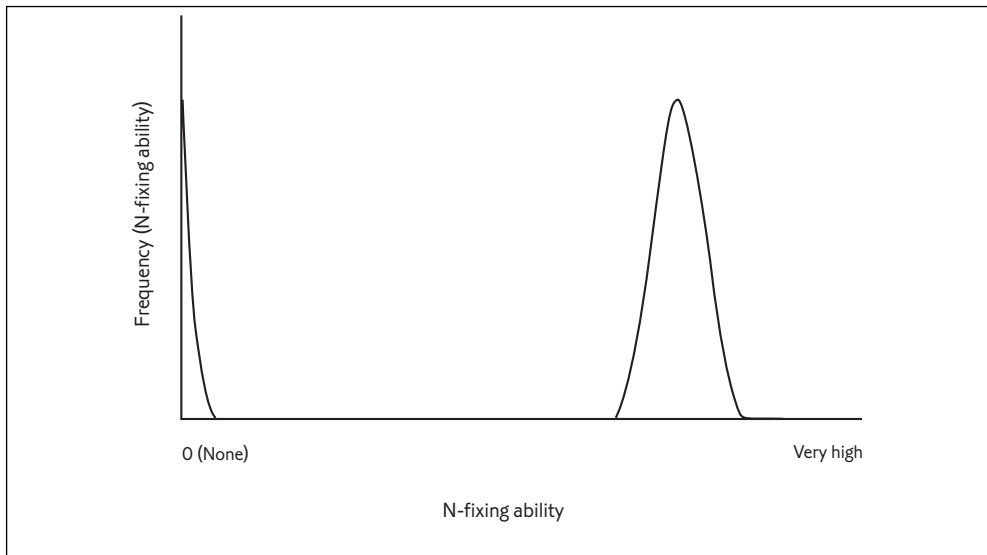


FIGURE 2. Example of a means of identifying intra-trophic functional groups.

SOURCE: Chapin III *et al.*, 1996.

used by Tilman *et al.* (1997) and Wardle *et al.* (2000) both represent distinct intra-trophic functional groups. Such approaches, however, are problematic in that they may lead to circular definitions of functional groups in which functional groups are simply functions of other functional groups (Smith *et al.*, 1993).

Intra-trophic functional groups need to be clustered in the same way taxonomists cluster species into genera and genera into families and so on.  $C_3$  and  $C_4$  designations are quite distinct from N-fixing forbs. Classifying species by autecology is unreliable since species perform quite differently in different communities and different habitats. A series of 'knockout' experiments as suggested by Power *et al.* (Power *et al.*, 1996) for community importance values may be a valuable method for identifying the role of species to specific functions in the proper context. Symstad *et al.* 1998, for example, constructed replicate plant communities in pots with certain species missing and demonstrated how the presence or absence of a single intra-trophic functional group may have greater effects than variation in diversity or the presence or absence of other intra-trophic functional groups. Such experiments, however, are difficult to perform.

## Summary

In this review I have argued the following:

First, functional classification of species is a well established practice that should not be confused with taxonomy. Principles such as parsimony, monophyly, and the avoidance of analogy



do not apply to functional classifications. For example, mixotrophy is not uncommon, especially in microbial communities (Porter *et al.*, 1985; Jørgensen, 1989; Rothaupt, 1996a, 1996b); and omnivory (Diehl, 1993) can also be quite common in communities. Such groups require mixed groupings or trichotomies in functional classification schemes. We are used to the criteria of monophyly in systematics and dichotomous trees in taxonomy, which makes trichotomies in a classification scheme seem problematic when, in fact, they are not.

Second, each ecosystem function, and there are potentially an infinite number we might designate, requires the construction of a functional classification scheme that serves its purpose.

Third, there are several reasons why functional classification may not be as daunting as it seems. First, taxonomic diversity and functional diversity are likely to correlate. Second, ecosystem functions of interest are often associated with measures such as production or community respiration to which all other ecosystem functions are ultimately related. Some well developed functional schemes for production, community respiration, nitrogen and carbon cycling, are likely to serve well.

Fourth, a hierarchical approach is critical. Here I have focused on intra- versus inter-trophic functional groupings as a possible way of classifying species into discrete functional groups, but more refined classification schemes are necessary.

### **An example from BioCO<sub>2</sub>N**

Here I provide an example of some of the points illustrated from above which point to the importance of considering functional group designations when examining biodiversity and ecosystem functioning. The study system is known as BioCO<sub>2</sub>N because it manipulates plant biodiversity in a series of 296 experimental prairie grassland plots (1, 4, 9, and 16 species), atmospheric CO<sub>2</sub> (ambient versus enhanced to 550 μmol mol<sup>-1</sup>) above these plots, and N (ambient and enriched 4g m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>). Details of this experiment, its designs, and its preliminary results and findings are reported elsewhere (Reich *et al.*, submitted). Here I focus on aspects of intra- and inter-functional diversity aspects of the experiment. My purpose is to illustrate the value of keeping these aspects of biodiversity at the forefront of our considerations when interpreting findings from biodiversity experiments.

This experiment found that plant species richness, CO<sub>2</sub>, and N had significant impacts on a variety of ecosystem functions, including above- and below-ground production. The diversity effects were quite similar to the asymptotic effects observed in previous studies of these grassland plant assemblages (Tilman *et al.*, 1996; Tilman *et al.*, 1997a), but modified by CO<sub>2</sub> and N additions. In general, production increased with N and CO<sub>2</sub> additions, with highest production where both were enhanced. A full report can be found elsewhere (Reich *et al.*, submitted).

TABLE 1. *Plant species used in the BioCO<sub>2</sub>N experiment. These are herbaceous, prairie grassland species native to or naturalized at Cedar Creek Natural History Area, Anoka and Isanti counties, Minnesota, USA. Further details can be found in Reich et al., submitted*

<i>Species</i>	<i>Function</i>
<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 cylindrical</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

### *Intra-trophic functional diversity correlates with species richness*

Manipulating plant diversity was accomplished by seeding with 12 g of seeds apportioned among species designated by each treatment. The species used are listed in table 1. Four intra-trophic functional groups were used (C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, legumes, and non-leguminous forbs, Table 1).

The experimental design for plant diversity is shown graphically in Figure 3, top. Some problems of such an experiment are immediately apparent. First, monocultures represent only one intra-trophic functional group whereas each intra-trophic functional group can have several species. This yields a triangular distribution of treatments in which the  $S_T \geq F_T$ .

Percent cover estimates of relative abundance and the presence or absence of species demonstrate that the treatments were fairly effective (Figure 3, middle). Some species, however, became rare or locally extinct and so that the actual number of  $S \text{ m}^{-2}$  is lower than originally designated. Furthermore, many more effective combinations of  $S_T$  and  $F_T$  are found. The probability that a functional group becomes rare or locally extinct is lower than the probability that a species becomes rare or locally extinct.

In spite of these changes in relative abundance of species and intra-trophic functional groups, the diversity of plant communities as measured by the Shannon-Wiener index shows a remarkable correlation between functional and species richness (Figure 3, bottom).

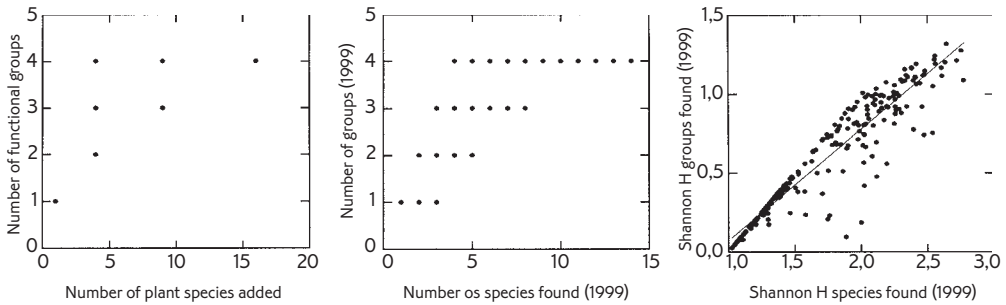


FIGURE 3. The relationship between functional and species diversity in the BioCO<sub>2</sub>N experiment. Left, original design of experiment. Each point represents combinations of species and functional groups used in replicate plots. Middle, actual numbers of species and functional groups found in August 1999 based on percent cover surveys. Right, diversity based on relative abundance, using the Shannon-Wiener diversity index, H, for species and functional groups observed in August 1999.

Finally, the percent functional group cover in relation to the number of species added, varied dramatically (Figure 4). The Shannon-Wiener index is misleading in terms of the actual functional groups making up the community. C<sub>4</sub> representation declined with increasing diversity while C<sub>3</sub> and non-leguminous forbs increased. Legumes remained low in all treatments.

### *Inter-trophic interactions*

Although ecosystems contain consumers of autotrophs and decomposers, the latter two trophic-functional groups are central to all ecosystems (Harte and Kinzig, 1993; Naeem and Li, 1998a; Naeem *et al.*, 2000) (Figure 1). Decomposer species (bacteria and fungi) were not manipulated, but several responses of bacterial decomposer species were measured. We enumerated bacterial densities by DAPI enumeration (Porter and Feig, 1980) and quantified aerobic carbon usage of culturables by Biolog methods (Garland and Mills, 1991). Using standard analysis of variance (ANOVA) methods revealed only a few responses to CO<sub>2</sub>, plant species richness, or N addition (Table 2). In all cases, either CO<sub>2</sub> or plant species richness had significant effects on bacterial response variables.

One might conclude from these results that microbial responses are not strongly associated with plant species richness or other factors in the experiment, but further examination reveals that this may not be the case. Soil microbes are sensitive to such conditions as temperature, water, pH, and many other physical and chemical conditions. (Paul and Clark, 1996). Multiple regression analyses revealed that pH, soil temperature, and plant diversity were the principle factors associated with microbial abundance (Table 3). Examining bacterial densities in response to soil temperature revealed different distributions between the ambient and high CO<sub>2</sub> plots (Figure 5, top). These differences were significant under ambient N conditions for 1998 and 1999 (Kolmogorov-Smirnov two-sample, two-tailed test, P<0.05), but were not significant under high N levels.

TABLE 2. Analysis of variance for bacterial decomposer response variables to treatments in the BioCO<sub>2</sub>N experiment. Density was measured as bacteria per gram of soil in 20 cm deep soil cores. Ecolog total activity refers to the sum of carbon source metabolization detected for 31 unique carbon sources in Ecolog plates produced by Biolog. Ecolog diversity refers to the sum of carbon sources showing significant above-background level metabolic activity. S<sub>p</sub> = number of plant species planted in plot

Source	Density (1998)	Density (1999)	Ecolog total activity (1999)	Ecolog diversity (1999)
CO <sub>2</sub>	*	Ns	**	Ns
N	ns	Ns	ns	Ns
S	*	Ns	ns	*
CO <sub>2</sub> *N	ns	Ns	ns	Ns
CO <sub>2</sub> *S	ns	Ns	ns	Ns
N*S	ns	Ns	ns	Ns
CO <sub>2</sub> *N*S <sub>p</sub>	ns	Ns	ns	Ns

The distribution of soil temperatures explains this pattern. Soil temperature differences were significantly different (Kolmogorov-Smirnov two-sample, two-tailed test, P<0.05) between ambient and enhanced CO<sub>2</sub> levels irrespective of N addition levels for both 1998 and 1999 (Figure 5, bottom).

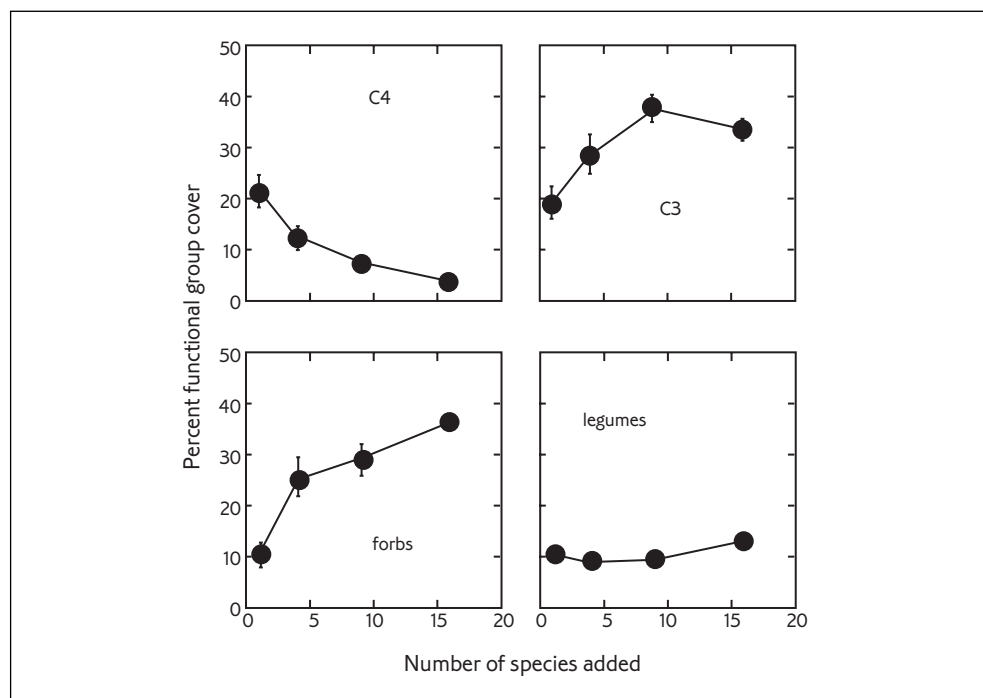


FIGURE 4. Percent functional group and species cover of plants. Number of species added is based on original treatment designation. Percent cover estimates were made in August 1999. Points are means and bars are one SEM.

TABLE 3. Multiple regression with step-wise backward deletion of soil bacterial densities ( $g^{-1}$ ) in 20 cm deep cores as a response to BioCO<sub>2</sub>N measures. Only three variables remained after deletions. Shannon H plant diversity represent the Shannon-Wiener diversity index for plant diversity based on percent cover estimates

Variable	Coeff.	p
Constant	$1.17 \times 10^9$	**
pH	$-1.06 \times 10^8$	*
Soil temperature	$-8.40 \times 10^7$	**
Shannon H plant diversity	$2.88 \times 10^7$	*

Because soil bacteria densities are influenced by soil temperature and soil temperature is influenced by vegetation, our results suggest that CO<sub>2</sub>-induced change in vegetation may be the mechanism for this effect. ANOVA revealed that soil temperature responded primarily to plant species richness and not CO<sub>2</sub> or N manipulations (Table 4).

## Discussion

### Summary of BioCO<sub>2</sub>N results and intra- versus inter-functional diversity

Although these results from BioCO<sub>2</sub>N are limited in their ability to address the many issues raised earlier concerning inter- and intra-trophic functional diversity, they do serve to illustrate the importance of functional diversity in biodiversity-ecosystem functioning research. First,

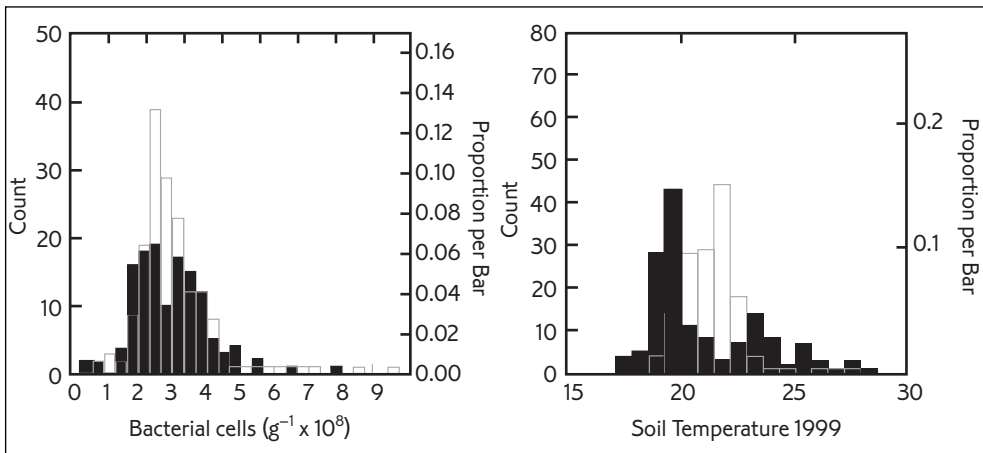


FIGURE 5. Frequency histograms for bacterial densities and soil temperature among 295 replicate plots in August 1999 for the BioCO<sub>2</sub>N experiment. Filled bars represent plots within ambient CO<sub>2</sub> treatment while open bars represent replicates within the enhanced CO<sub>2</sub> treatment.

TABLE 4. Analysis of variance table for soil temperature in the BioCO<sub>2</sub>N experiment. S = plant species richness

Source	D.f.	F	P
CO <sub>2</sub>	1	0.08	0.78
N	1	3.52	0.06
S	3	3.50	<b>0.02*</b>
CO <sub>2</sub> *N	1	0.12	0.73
CO <sub>2</sub> *S3		0.53	0.66
N*S <sub>p</sub>	3	0.02	0.99
CO <sub>2</sub> *N*S3		0.09	0.97

neither plant species richness nor intra-trophic (autotrophic) functional richness were informative by themselves. Figures 3 and 4 show that these two components of biodiversity are strongly correlated with functional diversity. They also show that intra-trophic functional diversity is likely to remain more intact over time than species richness. Relative abundance changes, however, may nevertheless yield substantially different communities over time (Fig. 4), even if taxonomic measures of richness do not indicate dramatic change.

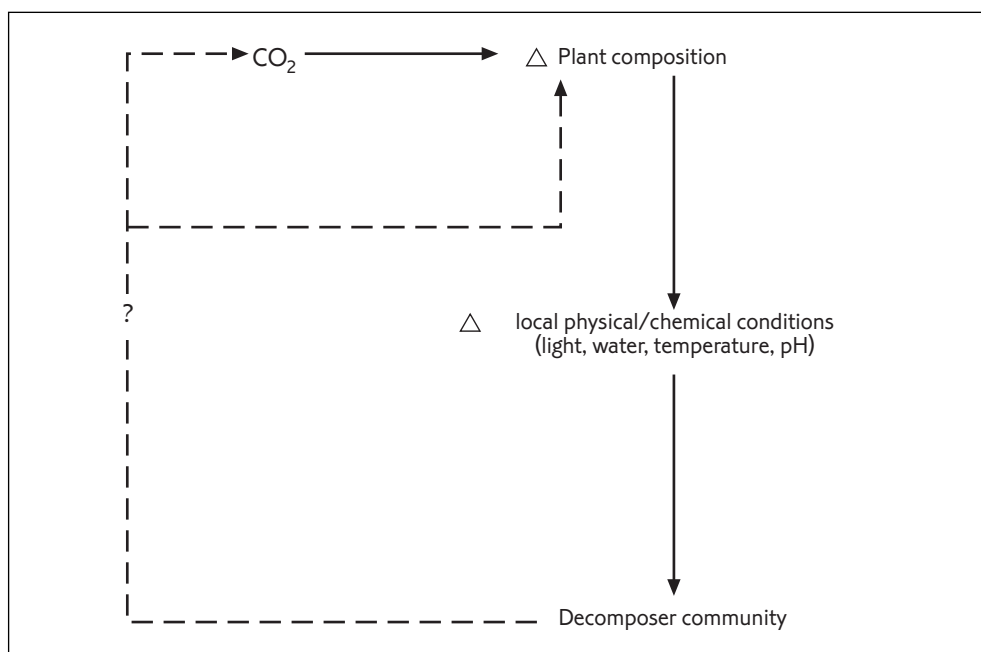
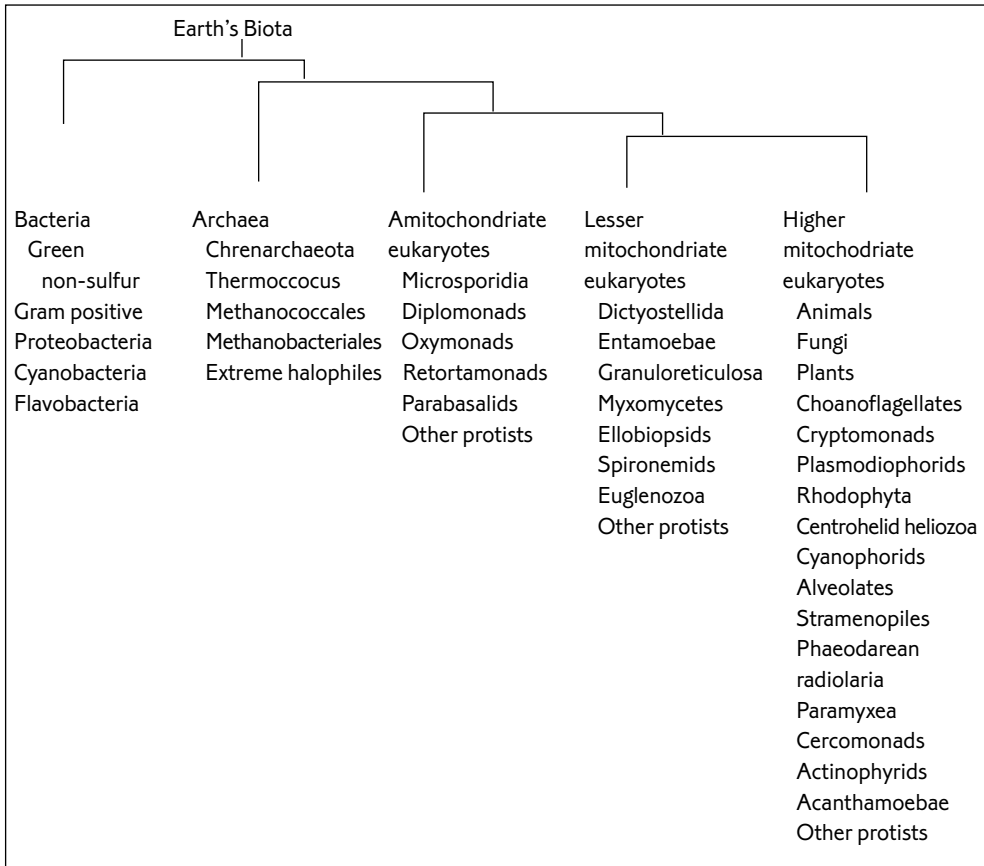


FIGURE 6. Hypothetical relationships between changes in plant composition (relative abundance of species and functional groups), their effects on local physical and chemical soil properties, the effects of these properties on the decomposer community, and their impact on CO<sub>2</sub> at the global level and directly on plant composition by effects on local nutrient turnover and C cycling.

Second, interactions with other trophic levels, in this case the microbial decomposers, are likely to be mediated through indirect effects of vegetation changes that are not simply correlated with production. As hypothesized in Figure 6, there may be both global as well as local implications of such indirect effects.

*An important new direction in biodiversity-functioning research*

BioCO<sub>2</sub>N is representative of a growing trend in biodiversity research that seeks to explore biodiversity in a broader framework than the plant-only studies that have dominated this field. Although interactions between arthropod consumers and plant diversity (Mulder *et al.*, 1999; Wardle *et al.*, 2000), mycorrhizal fungal diversity and plant diversity (Van der Heijden *et al.*, 1998), microbes and soil fauna (Mikola and Setälä, 1998*c, b, a*), ecosystem function and trophic complexity in microbial microcosms (McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem and Li, 1997; Naeem and Li, 1998*a*; Naeem *et al.*, 2000), and algal production and zooplankton diversity (Norberg, 2000) have recently been examined, there is much more that needs to be done.



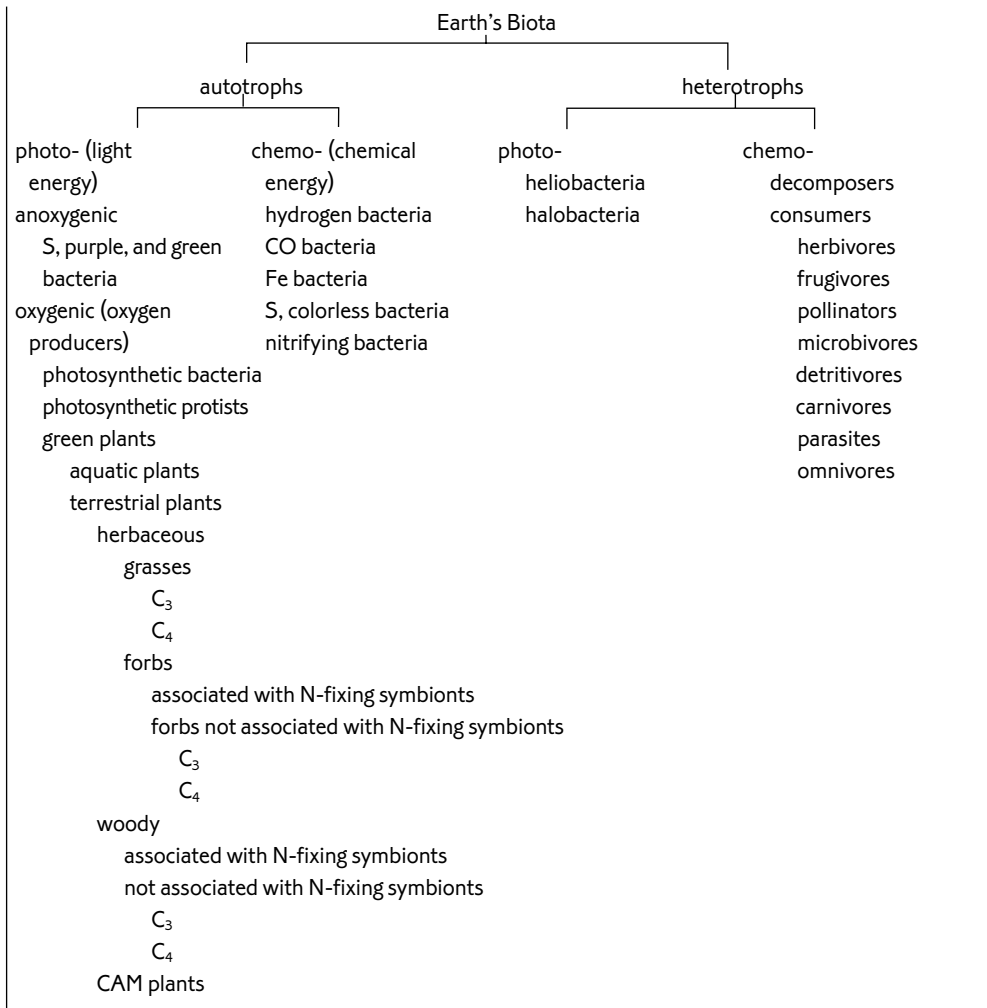


FIGURE 7. Taxonomic and functional classification schemes of the earth's biota. Top, based on current phylogenies, divides taxa into major groups including the three domains of Bacteria, Archaea and Eucarya (eukaryotes, including amitochondriate eukaryotes, lesser and higher mitochondriate eukaryotes). Bottom, proposed functional domains based on carbon acquisition (inorganic sources = autotroph, organic sources = heterotroph) and energy source (photo = light, chemo = chemical bonds). Note that mixotrophs have been left out for simplicity.

To extend findings from such research, however, will require better methods for quantifying and identifying functional diversity within communities. The quantification of functional diversity, however, is fraught with challenges, and progress in biodiversity research is likely to be correlated with our abilities to meet these challenges. Clearly delineating what species are, how best to construct phylogenies, or how best to construct appropriate taxonomically-based classification schemes remains extraordinarily difficult. Not surprisingly, delineating what functional groups are and how



best to construct systems of functionally-based classification schemes is equally challenging. Functionally-based classification schemes are particularly problematic because many schemes may be applied to the same biota. Furthermore, the particular functional designation of a species may be context-dependent and changeable, a feature that is necessary for effective functional classification schemes, but is quite contrary to the way mono-phyletic taxonomic schemes work.

In the same way that the ancient Chinese system of classifying animals that Foucault examined undoubtedly served well for its designers to meaningfully sort species, functionally-based classification schemes will also serve the study of biodiversity and ecosystem functioning. I have offered one example, based on the discussions above. In the same way domains or kingdoms in taxonomy provide first steps in taxonomic classification (Figure 7, top), we might construct a similar classification scheme in which the major divisions are based on the acquisition of carbon (autotroph versus heterotroph) and source of chemical energy (chemosynthetic versus photosynthetic). Within these trophic 'domains' we may further divide species into trophic functional groups and within these, intra-trophic functional groups (Figure 7, bottom). Such a classification scheme would only serve for the study of production or carbon and nutrient cycling and entirely different schemes may need to be developed for other ecosystem functions such as water retention, fire proneness, and the generation of atmospheric bio-aerosols (Andreae and Crutzen, 1997) that are important in climatic process.

## Acknowledgments

I thank the Institut d'Estudis Catalans for inviting me to contribute to this symposium. I would also like to thank P. B. Reich, D. Tilman, and J. Knops for their collaborations in the BioCO<sub>2</sub>N research program. K. Wrage, J. Craine, J. Goth, W. Bengston, and C. Lehman made many aspects of this research possible. Thanks also to many students, too many to list, who made this work possible. S. F. Tjossem critically evaluated the manuscript. I thank NSF and DOE for funding.

## References

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

- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. V. (1996). 'Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models'. *Journal of Animal Ecology*, 65: 465-473.
- BERMAN-FRANK, I.; DUBINSKY, Z. (1999). 'Balanced growth in aquatic plants: myth or reality?'. *BioScience*, 49: 29-37.
- BROCK, T. D.; SCHLEGEL, H. G. (1989). 'Introduction'. In: SCHLEGEL, H. G.; BOWEIN, B. [eds.]. *Autotrophic bacteria*. Madison: Science Tech Publishers, pp. 1-15.
- BURNS, T. P. (1989). 'Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems'. *Ecology*, 70: 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'. In: WALKER, B.; STEFFAN, W. [eds.]. *Global change and terrestrial ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 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*, 277: 500-503.
- COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. (1995). 'Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation'. In: HAWKSWORTH, D. L. [ed.]. *Biodiversity measurement and estimation*. London: Chapman and Hall, pp. 101-119.
- COLWELL, R. R.; CLAYTON, R. A.; ORTIZ-CONDE, B. A.; JACOBS, D.; RUSSEK-COHEN, E. (1995). 'The microbial species concept and biodiversity'. In: ALLSOPP, D.; COLWELL, R. R.; HAWKSWORTH, D. L. [eds.]. *Microbial diversity and ecosystem function*. Oxon: CAB International, pp. 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.; VAN DEN BELT, M. (1997). 'The value of the world's ecosystem services and natural capital'. *Nature*, 387: 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*, 79: 2242-2252.
- DIEHL, S. (1993). 'Relative consumer sizes and strengths of direct and indirect interaction in omnivorous feeding relationships'. *Oikos*, 68: 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*, 151: 264-276.
- EHRLICH, P. R.; EHRLICH, A. H. (1992). *Extinction: the causes and consequences of the disappearance species*. New York: Random House.
- FARRIS, J. S. (1979). 'The information content of the phylogenetic system'. *Systematic Zoology*, 28: 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*, 6: 1018-1024.
- FOUCAULT, M. (1970). *The order of things: An archaeology of the human sciences*. New 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*, 57: 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*, 18: 657-670.
- GASTON, K. [ed.] (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*, 50: 347-355.
- GITAY, H.; WILSON, J. B.; LEE, W. G. (1996). 'Species redundancy: a redundant concept?'. *Journal of Ecology*, 84: 121-124.
- GIVNISH, T. J. (1994). 'Does biodiversity beget stability?'. *Nature*, 371: 113-114.
- GRIME, J. P. (1997). 'Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens'. *Science*, 277: 1260-1261.
- GROOMBRIDGE, B. [ed.] (1992). *Global biodiversity*. London: Chapman and Hall.
- GROVER, J. P.; LOREAU, M. (1996). 'Linking communities and ecosystems: trophic interactions as nutrient cycling pathways'. In: HOCHBERG, M. E.; CLOBERT, J.; BARBAULT, R. [eds.]. *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity*. Oxford: Oxford University Press, pp. 180-193.
- HALL, S. J.; GREENSTREET, S. P. (1998). 'Taxonomic distinctness and diversity measures responses in marine fish communities'. *Marine Ecology Progress Series*, 166: 227-229.
- HARTE, J.; KINZIG, A. P. (1993). 'Mutualism and competition between plants and decomposers: implications for nutrient allocation in ecosystems'. *American Naturalist*, 141: 829-846.
- HARTNETT, D. C.; WILSON, G. W. T. (1999). 'Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie'. *Ecology*, 80: 1187-1195.
- HECTOR, A. (1998). 'The effects of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity'. *Oikos*, 82: 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-DANELL, 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*, 286: 1123-1127.

- HOBBIE, S. E. (1992). 'Effects of plant species on nutrient cycling'. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 336-339.
- HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; BOGAARD, A.; WILSON, P. J. (1998). 'Does biodiversity determine ecosystem function? The Ecotron experiment reconsidered'. *Functional Ecology*, 12: 843-848.
- HOOPER, D. U. (1998). 'The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity'. *Ecology*, 79: 704-719.
- HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. (1997). 'The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes'. *Science*, 277: 1302-1305.
- (1998). 'Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling'. *Ecological Monographs*, 68: 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*, 28: 2139-2154.
- HUGHES, J. B.; DAILY, G. C.; EHRLICH, P. R. (1997). 'Population diversity: its extent and extinction'. *Science*, 278: 689-692.
- HUGHES, J. B.; ROUGHGARDEN, J. (1998). 'Aggregate community properties and the strength of species interactions'. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 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*, 110: 449-460.
- JENKINS, M. (1992). 'Species extinction'. In: GROOMBRIDGE, B. [ed.]. *Global biodiversity*. London: World Conservation Monitoring Centre, pp. 192-205.
- JØRGENSEN, B. B. (1989). 'Biogeochemistry of chemoautotrophic bacteria'. In: SCHLEGEL, H. G.; BOWEIN, B. [eds.]. *Autotrophic bacteria*. Madison: Science Tech Publishers, pp. 117-146.
- KÖRNER, C. (1993). 'Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups'. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [eds.]. *Biodiversity and ecosystem functioning*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 117-132.
- KUNIN, W. E.; LAWTON, J. H. (1996). 'Does biodiversity matter? Evaluating the case for conserving species'. In: GASTON, K. [ed.]. *Biodiversity: A biology of numbers and differences*. Oxford: Blackwell Science Ltd., pp. 283-308.
- LAWTON, J. H.; BROWN, V. K. (1993). 'Redundancy in ecosystems'. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [eds.]. *Biodiversity and ecosystem function*. New York: Springer Verlag, pp. 255-270.
- LAWTON, J. H.; MAY, R. H. [eds.] (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*, 12: 843-856.
- LINDEMAN, R. E. (1942). 'The trophic dynamic aspect of ecology'. *Ecology*, 23: 399-418.

- LOREAU, M. (1995). 'Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems'. *American Naturalist*, 145: 22-42.
- (1998a). 'Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model'. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95: 5632-5636.
- (1998b). 'Separating sampling and other effects in biodiversity experiments'. *Oikos*, 82: 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*, 390: 162-165.
- MIKOLA, J.; SETÄLÄ, H. (1998a). 'No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web'. *Ecology*, 79: 153-164.
- (1998b). 'Productivity and trophic-level biomasses in a microbial-based soil food web'. *Oikos*, 82: 158-168.
- (1998c). 'Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web'. *Oikos*, 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*, 2: 237-246.
- NAEEM, S. (1998). 'Species redundancy and ecosystem reliability'. *Conservation Biology*, 12: 39-45.
- (1999). 'Power behind Nature's throne'. *Nature*, 401: 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*, 76: 259-264.
- NAEEM, S.; HAHN, D.; SCHURMAN, G. (2000). 'Producer-decomposer codependency modulates biodiversity effects'. *Nature*, 403: 762-764.
- NAEEM, S.; LI, S. (1997). 'Biodiversity enhances ecosystem reliability'. *Nature*, 390: 507-509.
- (1998a). 'Consumer species richness and autotrophic biomass'. *Ecology*, 79: 2603-2615.
- (1998b). 'A more reliable design for biodiversity study? Reply'. *Nature*, 394: 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*, 368: 734-737.
- (1995). 'Biodiversity and ecosystem functioning: empirical evidence from experimental microcosms'. *Endeavour*, 19: 58-63.
- NORBERG, J. (2000). 'Resource-niche complementarity and autotrophic compensation determines ecosystem-level responses to increased cladoceran species richness'. *Oecologia*, 122: 264-272.
- PACE, N. R. (1997). 'A molecular view of microbial diversity and the biosphere'. *Science*, 276: 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. [eds.] (1995). *Biodiversity loss: Economic and ecological issues*. Cambridge: Cambridge University Press.
- PIELOU, E. C. (1975). *Ecological diversity*. New 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*, 7: 747-757.
- PIMM, S. L.; RUSSEL, G. J.; GITTLEMAN, J. L.; BROOKS, T. M. (1995). 'The future of biodiversity'. *Science*, 269: 347-350.
- PORTER, K. G.; FEIG, Y. S. (1980). 'The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora'. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 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*, 32: 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*, 46: 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*, 13: 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. [eds.] (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 CO<sub>2</sub> and nitrogen enrichment'. *Science*.
- ROOT, R. B. (1967). 'The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher'. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- ROSSMAN, A. Y. (1994). 'The evolution of fungal diversity'. In: COLWELL, R. R.; SIMIDU, U.; OHWADA, K. [eds.]. *Microbial diversity in time and space*. New York: Plenum Press, pp. 33-39
- ROTHAUPT, K. O. (1996a). 'Laboratory experiments with a mixotrophic chrysophyte and obligately phagotrophic and phototrophic competitors'. *Ecology*, 77: 716-724.
- (1996b). 'Utilization of substitutable carbon and phosphorus sources by the mixotrophic chrysophyte *Ochromonas* sp'. *Ecology*, 77: 706-715.
- SCHLÄPFER, F.; SCHMID, B. (1999). 'Ecosystem effects of biodiversity: A classification of hypotheses and exploration of empirical results'. *Ecological Applications*, 9: 893-912.
- SCHLÄPFER, F.; SCHMID, B.; SEIDL, I. (1999). 'Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services'. *Oikos*, 84: 386.
- SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. [eds.] (1993). *Biodiversity and ecosystem function*. New York: Springer Verlag.

- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H.; WOODWARD, F. I. [eds.] (1997). *Plant functional types*. Cambridge: Cambridge University Press.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H.; WOODWARD, F. I.; BURTON, P. J. (1993). 'Plant functional types'. In: SOLOMON A. M.; SHUGART, H. H. [eds.]. *Vegetation dynamics and global change*. New York: Chapman and Hall, pp. 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*, 253: 744-750.
- SPRENT, J. I.; SPRENT, P. (1990). *Nitrogen fixing organisms: Pure and applied aspects*. London: Chapman and Hall.
- STORK, N. (1997). 'Measuring global biodiversity and its decline'. In: REAKA-KUDLA, M. L.; WILSON, D. E.; WILSON, E. O. [eds.]. *Biodiversity II*. Washington DC: Island Press, pp. 41-68.
- SWANSON, T. M. [ed.] (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*, 81: 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*, 81: 389-397.
- TIEDJE, J. M. (1995). 'Approaches to the comprehensive evaluation of prokaryote diversity of a habitat'. In: ALLSOPP, D.; COLWELL, R. R.; HAWKSWORTH, D. L. [eds.]. *Microbial diversity and ecosystem function*. Oxon: CAB International, pp. 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*, 277: 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*, 94: 1857-1861.
- TILMAN, D.; WEDIN, D.; KNOPS, J. (1996). 'Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems'. *Nature*, 379: 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*, 396: 69-72.
- VANE-WRIGHT, R. I.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, P. H. (1991). 'What to protect? Systematics and the agony of choice.' *Biological Conservation*, 55: 235-254.
- WALKER, B. (1995). 'Conserving biological diversity through ecosystem resilience'. *Conservation Biology*, 9: 747-752.
- WALKER, B. H. (1992). 'Biological diversity and ecological redundancy'. *Conservation Biology*, 6: 18-23.
- WALL, D. H.; MOORE, J. C. (1999). 'Interactions underground'. *BioScience*, 49: 109-117.
- WARDLE, D. A. (1998). 'A more reliable design for biodiversity study?'. *Nature*, 394: 30.

- (1999). 'Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity — ecosystem function relationships?'. *Oikos*, 87: 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*, 89: 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*, 79: 247-258.
- WARDLE, D. A.; ZACKRISSON, O.; HORNBERG G.; GALLET, C. (1997b). 'Biodiversity and ecosystem properties'. *Science*, 278: 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*, 129: 301-305.
- WILCOVE, D. S.; ROTHSTEIN, D.; DUBOW, J.; PHILIPS A.; LOSOS E. (1998). 'Quantifying threats to imperiled species in the United States'. *BioScience*, 48: 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*, 96: 1463-1468.
- ZHENG, D. W.; BENGTTSSON J.; ÅGREN G. I. (1997). 'Soil food webs and ecosystem processes: decomposition in donor-control and Lotka-Volterra systems'. *American Naturalist*, 149: 125-148.



Josep A. Rosselló  
Botanical Gardens  
Department of Plant Biology, University of Valencia

Genetic variation is the substrate that enables evolutionary change, and this molecular diversity is what allows populations to evolve in response to environmental changes, whether they be the classical references to the appearance of new diseases, the discovery of new hosts for parasites, the diversification of new competitors or predators, or those connected to the further development of industrialised society such as the greenhouse effect, the depletion of the ozone layer or other results of pollution. The pre-existing genetic variability is critical to short-term evolutionary change because it is estimated that the frequency of the appearance of new favourable mutations is quite low except where populations are truly very large. The lack of genetic variability in response to these unfavourable environmental changes has been considered one of the most serious factors, if not the most serious, that could affect species restricted to small areas with an exceptionally small population. Consequently, knowledge of the genetic structure of the endangered organisms is fundamental to be able to correctly apply directives associated with conservation (Falk and Holsinger, 1991). The recent introduction of the term 'genetics of conservation' (which has an unfortunate tendency to actually dissociate itself from the more inclusive 'biology of conservation') and its broad distribution and usage, reflect the large number of works increasingly making use of molecular markers to search for key aspects in conservation.

Despite this, the opposing points of view have had a wide ranging echo in doubting genetic diversity as really having a decisive role to play in the survival of organisms (Lande, 1988; Schemske *et al.*, 1994). It has been suggested that ecological and demographic studies should constitute priority objectives in obtaining decisive data on the conservation of rare and endangered plants. Regardless of the research work that actually needs to be prioritised (and also understanding prioritisation in the more prosaic sense of the word as receiving preferential treatment in the public financing of research works), the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) has acknowledged that genetic diversity is one of the three levels of biological diversity that has to be conserved. It therefore seems that some of the main objectives that have to be achieved in the biology of conservation, without discarding other equally valuable approximations, are the following: 1) the levels of genetic variability of rare and endangered

organisms, 2) the structure of the genetic reserve in space and time within the species themselves, and 3) the sampling strategies best suited to obtaining an optimum conservation *ex situ* of gene diversity.

Some of the most relevant cases occasionally included in the usual reviews of the genetics of conservation include extra-European species. Just about all people sensitive to conservation have, at one time or another, received information about the polemical issue of taxonomic category and the directives that should apply to the emblematic North American red wolf, *Canis rufus*. It was already thought in the sixties that this canid would soon become extinct as a result of the indiscriminate extermination of predators in general and the destruction of the natural habitats of the red wolf. On the other hand, there was the suspicion that the genetic flow between this species and the coyote would also contribute to the disappearance of the genome of the red wolf and favour its extinction. The United States Fisheries and Wildlife Service (USFWS) decided to capture the few remaining living specimens of the red wolf in order to establish a breeding program in captivity for their eventual reintroduction into the wild. Only fourteen animals were captured and, in 1980, the USFWS declared *Canis rufus* as a species extinct in the wild. The application of various molecular techniques (mitochondrial DNA, micro-satellites) in the study of the relationships of the North American canids reached the conclusion that the red wolf is not a relict vertebrate whose distribution has been reduced as the result of implacable pressure exerted by mankind.

What we now know is that the red wolf appeared on the tree of life as a result of cross-breeding between coyotes (*C. latrans*) and grey wolves (*C. lupus*). The time when this hybridisation took place has recently been estimated using micro-satellites, which suggests that the genetic flux between the progenitor species took place in the last 12,800 years, and in all probability no later than 2,500 years ago.

Within the plant world, two examples have illustrated the apparent difficulty of finding correlations between genetic diversity and some ecological and demographical parameters. The North American red pine, *Pinus resinosa*, a vicariant of the European pine (*P. sylvestris*) shows us the paradigm of a relatively widespread plant displaying extraordinarily low levels of genetic polymorphism, a characteristic rather more associated with stenochoric organisms. Neither research work done with enzymatic proteins (which have not found any kind of polymorphism), nor the highly variable RAPD markers have been able to document anything other than the fact that the species is genetically impoverished, apparently due to repeated genetic (and populational) bottlenecks reached by the species around twenty seven million years ago, a time assumed from the cladogenesis that gave rise to the two variants of red pine.

Another more orthodox case with regard to theoretical predictions, is the insular lineage *Lactoris fernandeziana*. This species is an evolutionary relict of the Lactoridaceae family, which has one single genus and only one species, very often considered a member of a single Lactoridales order, of which there are only few surviving populations in the fogbound Juan Fernández islands in the southern hemisphere (also called the Robinson Crusoe islands by the English). Some important aspects associated with *Lactoris*, aside from its rarity, are the phytogeographic

and evolutionary puzzles surrounding it. Its floral morphology (six stamens and three, virtually free, carpels, more typical of monocotyledonous plants), suggests that it belongs to an ancient line. Despite this, the volcanic Juan Fernández islands have an estimated age of four million years at the very most, something that does not fit with the inferred age of the plant (around one hundred million years at the very least, based on its morphology). Little more than a dozen years ago, the characteristic pollen grains from *Lactoris* (tetrads) were found in sediments from marine dredgings performed off the western coast of Africa, which suggested that *Lactoris* must have been, at least for a time, more widespread in the southern hemisphere, probably when the southern continents were united forming Gondwanaland. As time went by, the family became more restricted with regard to its distribution and finally ended up on the Juan Fernández Islands in the last four million years, where it continues to live as a last vestige with less than five hundred known individuals. The species is gynomonocious and protogynous and does not offer any recompense to pollinators; in fact, it is suspected that it is an anemophilous species, though it is self-compatible. *Lactoris* forms part of the fifty or so known vascular plants that do not display enzymatic polymorphism. Despite this, some low indices of genetic diversity have been measured using fingerprinting techniques (RAPD) and restriction of ribosomal nuclear DNA. These data, implying very low genetic diversity, suggest self pollination and imply a greatly limited dispersion of wind borne pollen. The size of the island where they live, the small population and the hanging disposition of the flowers have allowed the survival of an autogamy reproductive system (geitonogamy) with a large production of seeds but with notable genetic impoverishment. In fact, this species is likely to present a certain depression as a result of autogamy (inbreeding depression) with regard to the germination of the seeds and the strength of the shoots, given that *Lactoris* is extremely difficult to cultivate.

In this talk, we shall try to inquire into what we know (and what we can find out) concerning the genetic diversity of rare and endangered species using models of a biogeographical setting quite close to hand: the Western Mediterranean. Because of the time restrictions and the competence of speakers on other taxonomic groups, we shall be focusing on a group of organisms, vascular plants, which have been the object of a large number of studies around the world and where comparisons can therefore be made. Despite it being one of the hot points of biodiversity and the endemism of the temperate zone, and despite presenting a large number of endangered species, relatively little is known about the degree of genetic differentiation in Mediterranean races by the administrations entrusted with overseeing their conservation and designing optimum plans for recovery.

### **How much knowledge have we achieved?**

Of the estimated 24,000 species of native plants growing in Mediterranean, around 38% (some 10,800) are endemic taxa of a very small area. Despite the fact that the inferred

extinction rate (1.1‰) is the lowest among the Mediterranean floras found worldwide, roughly 4,500 species (around 15%) are endangered. By contrast, less than fifty species have been studied for their genetic diversity in the geographical or populational aspect, and forty of these taxons are endemisms of the Western Mediterranean. The Scrophulariaceae (6 species), Asteraceae (6), Fabaceae (5), Plumbaginaceae (5) and Poaceae (5) are the taxonomic groups most studied and this knowledge contrasts with the scant information available for the Labiates, the Brassicaceae or the endemic pteridophytes, to name but a few of the groups which have speciated more in the region we are looking at here. We have genetic data for plants that are extinct in the wild (*Lysimachia minoricensis*), for endemisms known of very few localities (*Centaurea maculosa*), even for more widespread plants (*Marsilea strigosa*), for annual plants (*Silene diclinis*) and for long life cycle perennials (*Quercus ilex*) and species with apomictic (*Limonium sp. pl.*) and also sexual (*Cyclamen sp. pl.*) reproduction. It seems that there is no biological characteristic linking what we know about these species and the rarity and/or risk they are suffering. All in all, the greater part of the knowledge covering the genetic diversity of these endemisms has been acquired in the last decade. It is worth pointing out that the experimental technique used in the main has been electrophoresis of the isoenzymes. In fact, the molecular study of twenty-nine of the forty species (72.5%) has only been carried out with one kind of analytical technique, of which twenty one (52.5%) correspond to isoenzymatic data. To sum up, only 9 species have been analysed with more than one molecular instrument and, surprising as it may seem at a time when it is easy to find genomic data, only in five cases do we have proof that some nuclear (transcribed separators of the ribosomal DNA) and chloroplast (introns and non-transcribed separators) DNA sequencing has been done to resolve aspects relating to the populational differentiation.

This perseverance in obtaining data on the genetic structure of rare organisms using indirect molecular approximations, such as the proteins that do not allow us to recognise the cause of genetic change with all certainty, is worthy of comment, and even more so when much knowledge we actually have about genetic diversity on living beings is based on data obtained from isoenzymes. More than thirty years ago the pioneering work of Harris, Lewontin and Hubby showed that the genotype of living beings (using *Drosophila* and the human species) could be inferred based on the different mobility of the bands obtained from the starch gels under the influence of an electrical field and stained with substrates and specific enzymatic cofactors. The popularity of this technique, mainly due to its simplicity and speed as well as its low cost, has not prevented certain fundamental questions from being raised: 1) It presents a relatively low level of resolution given that it detects a minimal part of the genetic variability present in organisms (only those involving a change in the net electrical charge of the protein; 2) The differences in the electrophoretic patterns could be due to differences not in the coded DNA sequences, but rather in the post-transcriptional modification of the proteins; 3) The different selection of the enzymes used in the electrophoretic analyses could bias the descriptors generally used as measurements of genetic diversity.

One of the cases allowing us to illustrate this aspect is provided by the isoenzymatic study of an Iberian endemism from an extremely restricted area, *Antirrhinum microphyllum*. This is a rupicolous species living in four places close to the border between the provinces of Cuenca and Guadalajara. Last year, two independent teams studied the genetic diversity in this species using the electrophoresis of the isoenzymes in starch gels. Three of the four populations used by both teams were the same. Only the selection of the enzymatic systems assayed was different (AAT, ACO, IDH, 6PGD, PGI, PGM, SKD and TPI in one team; ADH, AAT, CAT, DDH, PGM, GPI, IDH, PGD, LAP, PER and SOD in the other). The results obtained give contradictory conclusions with regard to the conservationist directives that should be extracted. Thus, the greatest genetic diversity estimated for the number of polymorphic loci (P), the allelic richness (A) and the expected heterozygosity (He) corresponds to the locality of Buendía according to the first group of researchers. This population would probably not be recommended for prioritisation in the conservation of the components of the second series, as they correspond exactly to what is presented for the lowest descriptors of genetic diversity.

	P		A		He	
Bolarque	46.2	83.3	2.1	2.5	0.202	0.146
Buendía	46.2	83.3	2.2	2.5	0.216	0.358
Entrepeñas	38.5	83.3	1.9	2.8	0.188	0.470

Furthermore, the estimate of the genetic flux between the populations, based on the number of migrants per generation, ranges from 1.7 to 9.4, depending on which study is considered. If we go with the latter value, this flux is enough to counteract the effect of genetic drift. However, if we take note of the lowest estimate, we cannot say that the differentiation between the populations might not be due to the genetic drift.

How can these discrepancies be explained? These results probably make it clear that the different enzymatic proteins show unequal mean levels of heterozygosity. Numerous studies have tried to associate this variation with the structural or catalytic properties of the enzymes, like the number of sub-units, the molecular weight of the sub-unit, the type of substrate on which it acts, and its regulatory function, for example. In addition, this proves the hypothesis that the mitochondrial isoenzymes are less variable than the corresponding cytoplasmic forms. The mean heterozygosity analysed in four enzymatic systems with cytosolic and mitochondrial forms in vertebrates clearly shows a large difference in this genetic descriptor, something that confirms that the organular isoenzymes presented 50% less heterozygosity than that observed in the cytoplasmic isoenzymes. We still lack data to affirm if the same thing happens with the chloroplast isoenzymes. If this were the case, the lack of criteria for choosing the isoenzymes which have to be assayed when actually establishing the genetic diversity of individuals, something previously drawing little interest, would now have to be reconsidered. This is not a minor aspect in conservation. Thanks to the regular compilations carried out by Hamrick and his

collaborators on the studies of genetic diversity in vascular plants, some significant correlations have been found between the levels of gene variability and some taxonomic, biological and ecological parameters. This has led to a series of predictions which could allow the inference of expectable levels of genetic variability in species of which we know the life cycle, reproductive system, reproduction type, pollination mechanism, the type of seed or fruit dispersion, the geographic range, as well as the size, density and spatial structure of the populations. Obviously, these associations between the characteristics of the organisms and the genetic diversity in the species and populational level could have useful consequences for the biology of conservation, given that they could allow us to develop basic strategies for the conservation of genetic diversity.

We must also bear in mind that genetic variation is associated with population size, and the genetic diversity within the species is likely to be positively correlated with population numbers; that species from a restricted area will have less diversity than those that are more widespread; that insular populations with sexual reproduction will have a lower mean variability than continental populations, and that the endemisms living on islands will have a reduced gene pool in comparison with the non-endemic congeners living on the continents. Therefore, endemic species have a significantly lower number of polymorphic loci, a lower number of alleles per polymorphic locus and a lower intra-populational genetic diversity than the more widespread species. Despite this, there is no doubt that these generalisations are still open to error, given that the analyses of Hamrick and his collaborators did not allow them to explain more than 50% of the heterogeneity of the interspecies genetic diversity. Without knowing the evolutionary history of each species in particular, any prediction will be open to error. We shall now go on to analyse some specific cases of endemisms in the Western Mediterranean which make these difficulties obvious:

—*Cyclamen balearicum*. Populations restricted to the south of France and the Balearic isles. The insular populations display less variability than the continental ones with regard to three genetic descriptors. However, the population sizes of the insular populations are a lot larger than those in France.

—*Limonium dufourii*. Species with apomictic reproduction, living poorly in four coastal Mediterranean sites. It presents apomictic pollen, mainly abortive, an uneven number of chromosomes ( $2n=27$ ) and only one kind of pollen/stigma combination (auto-incompatible). RAPD and AFLP markers have shown a notable intrapopulational diversity in one locality. The data are exceptional given that they contrast sharply with other results obtained for other species.

—*Armeria villosa* subsp. *longiaristata*. Iberian endemism presenting a mechanism of heteromorphic auto-incompatibility and a significantly reduced area. Phylogenetic analyses show apparent polyphyly of the species caused by an intensive interspecies gene flux, something that causes the taxon to present a notable genetic diversity and act as a veritable cryptospecies.

## Which directives should we apply to preserve genetic variability?

There are very few works where, having analysed the genetic diversity of rare or endangered species, specific recommendations for an optimum *ex situ* conservation are presented. In cases where this has been done, there is a notable disparity of criteria. Specifically, it has been proposed that priority must be given to the management of the conservation of those populations within the species presenting the lowest values of genetic diversity (*Digitalis minor*). In contrast to this, other authors suggest the prospecting of populations containing maximum diversity, estimated by the highest number of alleles and the highest index of heterozygosity. Lastly, it has been suggested that in parallel to the establishment of conservation programmes for rare species, a wide-ranging sampling process should also be included of the populations of associated taxons presenting different habitats and geographical distributions. None of these proposals consider a phyletic approach to what should be conserved. If allelic richness is conserved without actually knowing which part of this diversity corresponds to the states of derived characters (or apomorphic) and which part of this diversity belongs to the states of primitive characters (or plesiomorphic), it could give rise to wrong sampling strategies where populations are prioritised that present a greater number of primitive characters in the absence of phyletic comparisons. The application of concepts such as the management units (MU: groups of populations that differ in allelic frequencies) and evolutionary singular units (ESU: groups of populations derived from different common ancestors) could be very useful in the plant world.

## References

- AFFRE, L.; THOMPSON, J. D. (1997). 'Variation in the population genetic structure of two *Cyclamen* species on the island of Corsica'. *Heredity*, 78: 205-214.
- AFFRE, L.; THOMPSON, J. D.; DEBUSSCHE, M. (1997). 'Genetic structure and island populations of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* (Primulaceae)'. *American Journal of Botany*, 84: 437-451.
- AINOUCHE, M.; MISSET, M. T.; HUON, A. (1995). 'Genetic diversity in Mediterranean diploid and tetraploid *Bromus* L. (section *Bromus* Sm.) populations'. *Genome*, 38: 879-888.
- AVISE, J. C.; HAMRICK, J. L. (1996). *Conservation genetics: Case histories from nature*. New York: Chapman & Hall.
- BONNIN, I.; HUGUET, T.; GHERARDI, M.; PROSPERI, J. M.; OLIVIERI, I. (1996). 'High level of polymorphism and spatial structure in a selfing plant species, *Medicago truncatula* (Leguminosae), shown using RAPD markers'. *American Journal of Botany*, 83: 843-855.
- BOSCH, M.; SIMON, J.; MOLERO, J.; BLANCHÉ, C. (1998). 'Reproductive biology, genetic variation and conservation of the rare endemic diploid *Delphinium bolsii* (Ranunculaceae)'. *Biological Conservation*, 86: 57-66.

- CALERO, C.; IBÁÑEZ, O.; MAYOL, M.; ROSSELLÓ, J. A. (1999). 'Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers detect a single phenotype in *Lysimachia minoricensis* J. J. Rodr. (Primulaceae), a wild extinct plant'. *Molecular Ecology*, 8: 2133-2136.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J.; PEDROLA-MONFORT, J. (1997). 'Space-time patterns of genetic structure within a stand of *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Colchicaceae)'. *Heredity*, 79: 341-349.
- COLAS, B.; OLIVIERI, I.; RIBA, M. (1997). '*Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: a demographic and genetic study'. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94: 3471-3476.
- COMES, H. P.; ABBOT, R. J. (1998). 'The relative importance of historical events and gene flow on the population structure of a Mediterranean ragwort, *Senecio gallicus*'. *Evolution*, 52: 355-367.
- (2000). 'Random amplified polymorphic DNA (RAPD) and quantitative trait analyses across a major phylogeographic break in the Mediterranean ragwort *Senecio gallicus* Vill. (Asteraceae)'. *Molecular Ecology*, 9: 61-76.
- COSTICH, D. E.; MEAGHER, T. R. (1992). 'Genetic variation in *Ecballium elterium* (Cucurbitaceae): breeding system and geographic distribution'. *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 589-601.
- EL MOUSADIK, A.; PETIT, R. J. (1996a). 'High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco'. *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 832-839.
- (1996b). 'Chloroplast DNA phylogeography of the argan tree of Morocco'. *Molecular Ecology*, 5: 547-555.
- FALK, D. A.; HOLSINGER, K. E. (1991). *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford: Oxford University Press.
- FRÉVILLE, H.; COLAS, B.; RONFORT, J.; RIBA, M.; OLIVIERI, I. (1998). 'Predicting endemism from population structure of a widespread species: case study in *Centaurea maculosa* Lam. (Asteraceae)'. *Conservation Biology*, 12: 1269-1278.
- GONZÁLEZ-CANDELAS, F.; MONTOLÍO, A. (2000). 'Genetic differentiation and structure of *Hippocrepis valentina* (Leguminosae) populations'. *The Journal of Heredity*, 91: 134-141.
- HURTREZ-BOUSSÈS, S. (1996). 'Genetic differentiation among natural populations of the rare Corsican endemic *Brassica insularis* Moris: implications for conservation guidelines'. *Biological Conservation*, 76: 25-30.
- IBÁÑEZ, O.; CALERO, C.; MAYOL, M.; ROSSELLÓ, J. A. (1999). 'Isozyme uniformity in a wild extinct insular plant, *Lysimachia minoricensis* J. J. Rodr. (Primulaceae)'. *Molecular Ecology*, 8: 813-819.
- LANDE, R. (1988). 'Genetic and demography in biological conservation'. *Science*, 241: 1455-1460.
- MARTÍN, C.; GONZÁLEZ-BENITO, M. E.; IRIONDO, J. M. (1997). 'Genetic diversity within and among populations of a threatened species: *Erodium paularense* Fern. Gonz. & Izco'. *Molecular Ecology*, 6: 813-820.



- MATEU-ANDRÉS, I. (1999). 'Allozymic variation and divergence in three species of *Antirrhinum* L. (Scrophulariaceae-Antirrhinae)'. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 131: 187-199.
- MAYOL, M.; ROSSELLÓ, J. A. (2000). 'Isozyme and RAPD variation in *Silene pardoii*'. *Molecular Ecology*. [Submitted]
- MICHAUD, H.; TOUMI, L.; LUMARET, R.; LI, T. X.; ROMANE, F.; DI GUISTO, F. (1995). 'Effect of geographical discontinuity on genetic variation in *Quercus ilex* L. (holm oak): evidence from enzyme polymorphism'. *Heredity*, 74: 590-606.
- NEBAUER, S. G.; CASTILLO-AGUDO, L.; SEGURA, J. (1999). 'RAPD variation within and among natural populations of outcrossing willow-leaved foxglove (*Digitalis obscura* L.)'. *Theoretical and Applied Genetics*, 98: 985-994.
- PALACIOS, C.; GONZÁLEZ-CANDELAS, F. (1997a). 'Lack of genetic variability in the rare and endangered *Limonium cavanillesii* (Plumbaginaceae) using RAPD markers'. *Molecular Ecology*, 6: 671-675.
- (1997b). 'Analysis of population genetic structure and variability using RAPD markers in the endemic and endangered *Limonium dufourii* (Plumbaginaceae)'. *Molecular Ecology*, 6: 1107-1121.
- (2000). 'AFLP analysis of the critically endangered *Limonium cavanillesii* (Plumbaginaceae)'. *The Journal of Heredity*, 90: 485-489.
- PALACIOS, C.; KRESOVICH, S.; GONZÁLEZ-CANDELAS, F. (1999). 'A population genetic study of the endangered plant species *Limonium dufourii* (Plumbaginaceae) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP)'. *Molecular Ecology*, 8: 645-657.
- PALACIOS, C.; ROSSELLÓ, J. A.; GONZÁLEZ-CANDELAS, F. (2000). 'Study of the evolutionary relationships among *Limonium* species (Plumbaginaceae) using nuclear and cytoplasmic molecular markers'. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 14: 232-249.
- PEDROLA-MONFORT, J.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (1994). 'Allozymic and morphological relationships among *Androcymbium gramineum*, *A. europaeum*, and *A. psammophilum* (Colchicaceae)'. *Plant Systematics and Evolution*, 191: 111-126.
- PEDROLA-MONFORT, J.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (1995). 'Genetic structure and spatial distribution of a narrow endemic plant: *Androcymbium europaeum* (Lange) K. Richter (Colchicaceae)'. *Botánica Macaronésica*, 21: 85-94.
- PEDROLA-MONFORT, J.; CAUJAPÉ-CASTELLS, J. (1996). 'Allozyme diversity and morphological variation in the *Androcymbium gramineum* complex (Colchicaceae)'. *Plant Systematics and Evolution*, 201: 149-162.
- PRENTICE, H. C. (1984). 'Enzyme polymorphism, morphometric variation and population structure in a restricted endemic, *Silene diclinis* (Caryophyllaceae)'. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22: 125-143.
- REICH, D. E.; WAYNE, R. K.; GOLDSTEIN, D. B. (1999). 'Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves'. *Molecular Ecology*, 8: 139-144.
- ROY, M. S.; GEFFEN, E.; SMITH, D.; OSTRANDER, E. A.; WAYNE, R. K. (1994). 'Patterns of differentiation and hybridisation in North American wolf like canids, revealed by analysis of microsatellite loci'. *Molecular Biology and Evolution*, 11: 553-570.

- SALES, E.; NEBAUER, S. G.; MUS, M.; SEGURA, J. (2000). 'Population genetic study in the Balearic endemic plant species *Digitalis minor* using RAPD markers'. *Molecular Ecology*. [Submitted]
- SCHEMSKE, D. W.; HUSBAND, B. C.; RUCKELSHAUS, M. H.; GOODWILLIE, C.; PARKER, I. M.; BISHOP, J. G. (1994). 'Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants'. *Ecology*, 75: 584-606.
- TARAYRE, M.; THOMPSON, J. D. (1997). 'The population genetic structure of the gynodioecious *Thymus vulgaris* (Labiatae) in southern France'. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 157-174.
- TARAYRE, M.; SAUMITOU-LAPRADE, P.; CUGUEN, J.; COUVET, D.; THOMPSON, J. D. (1997). 'The spatial genetic structure of cytoplasmic (cpDNA) and nuclear (allozyme) markers within and among populations of the gynodioecious *Thymus vulgaris* (Labiatae) in southern France'. *American Journal of Botany*, 84: 1675-1684.
- THOMPSON, J. D. (1999). 'Population differentiation in Mediterranean plants: insights into colonization history and the evolution and conservation of endemic species'. *Heredity*, 82: 229-236.
- TORRES, M. E. (1999). *Estudios de autoecología, biología reproductiva y estructura genética de Antirrhinum microphyllum* Rothm. (*Scrophulariaceae*). *Evaluación de su estado de conservación*. [Madrid:] Universidad Politécnica de Madrid. [Ph. D. Thesis]
- TROIA, A.; CONTE, L.; CRISTOFOLINI, G. (1997). 'Isolation and biodiversity in *Cytisus villosus* Pourret (Fabaceae, Genisteae): enzyme polymorphism in disjunctive populations'. *Plant Biosystems*, 131: 93-101.
- VILA, C.; AMORIM, I. R.; LEONARD, J. A.; POSADA, D.; CASTROVIEJO, J.; PETRUCCI-FONSECA, F.; CRANDALL, K. A.; ELLEGREN, H.; WAYNE, R. K. (1999). 'Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*'. *Molecular Ecology*, 8: 2089-2103.
- VITALIS, R.; COLAS, B.; RIBA, M.; OLIVIERI, I. (1998). '*Marsilea strigosa* Willd.: statut génétique et démographique d'une espèce menacée'. *Mediterranean Ecology*, 24: 145-157.

## Introduction

A phenomenon of recent decades is the spread of international conventions, often giving birth to international bodies and organisations, which care for the conservation of wildlife and natural resources. They generally provide recommendations and advice to governments but can also play a stronger role by actually forcing governments to act in a certain way. This represents the introduction of a whole new scenario, in which a number of other players (the media, NGOs, lobbies) are also taking part. Some international conventions are being used effectively towards the conservation goal; others are proving less efficient, yet they remain in force. It is generally up to governments to give impetus to international conventions, by providing them with initiatives and proposals and also with support and funding. But governments may not feel the need to become excessively involved in a given international convention until the media, conservation groups or public opinion press them to do so.

## From science to international political action

Historically, the beginning of the conservation movement has its origin in the work of research scientists and amateur enthusiasts. They spend time out in the field, in contact with individual animals, with species and with ecosystems. Thus they were the first to become aware of changes in the overall environment. This was the 1960s, the time of the first mass declines, the time of widespread use of chemicals, also the time of transformation and substantial changes in land use over extensive areas. Scientists and amateurs were there to notice all those changes and the effects they had on wildlife. Local extinctions and complete destruction of whole sites, once teeming with wildlife, led to the conclusion that something must be done.

Some researchers continued with their work, despite the new scenarios. After all, observing life's reaction to changes and the adaptation of plants and animals to the new conditions might

be equally fascinating. And perhaps equally interesting, from a purely anthropological point of view. But, fortunately, evidence of many a destruction was provided and the word spread around quickly. All over the 'western world' it was a time of social, and political, unrest. Caring for the environment became one of the leitmotifs of activism.

Public opinion became alerted by the thought that what was happening to the environment might, and eventually would, end up affecting human health. The media took part and the belief began to take shape that we might actually destroy all forms of life, destroy the planet, destroy ourselves. It was time for social agents to do something. Politicians and political parties were made to feel that they should start proposing solutions.

It was a global situation, a universal problem. So it was thought that international action was required. The world was still divided into blocks, but this was no hindrance to the first international meetings on environmental issues. The United Nations Organisation had stepped in and had managed to take the lead. They would seek scientific advice and technical support and would make proposals to the countries as to which direction to follow. The UN had the superior authority which no country could impose on another. They also appeared before public opinion as a neutral, equitable and respected organisation.

Individual countries also benefited from the fact that the UN took the lead. The kind of measures that needed to be taken might have been seen as an obstacle for development, or an attempt on traditional practices, had they been adopted exclusively at the national level. Instead, an international organisation caring for life over the whole planet provided the perfect umbrella for actions which needed to be implemented locally. A superior organisation would tell the national government what to do, often providing expertise, means or even funds in order to implement it. And rich and powerful countries would gain a feeling of relief knowing that they were indeed providing the expertise, the means and even the funds to make other, less developed countries comply with what was being dictated by the international organisation.

The preceding paragraphs constitute a rather simplistic way of presenting the events which led to the conclusion, in the 1970s, of a series of international conventions on environmental and nature conservation issues. It is through this combination of events that national governments agreed to discuss policies in the wider international fora. But not only that: putting aside their traditional excuse of sovereignty over internal matters, they also agreed to comply with what had been agreed in those fora, and to implement it in their own territories.

### **Thirty years of international treaties on the environment and nature conservation**

The celebration of the United Nations Conference on the Human Environment in Stockholm in June 1972 was an important landmark in the process of growing involvement of the international community in environmental matters. Through its Decisions and Recommendations, the Conference gave birth to the United Nations Environment Programme (UNEP) and promoted or

supported a number of international treaties on certain sectors which were identified at the time as requiring the most urgent action, particularly international trade and migratory animals, as well as pollution and the marine environment. Resulting from that impetus, the Washington Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Flora and Fauna (CITES) was adopted in 1973 and the Bonn Convention on Migratory Species of Wild Animals (CMS) was born in 1979.

A number of other international organisations, such as the International Union for the Conservation of Nature (known today as IUCN-The World Conservation Union), were already active around that time and also played an active role. Thanks to their impulse, and that of the International Waterfowl and Wetland Research Bureau (IWRB, today the Wildfowl and Wetlands Trust), the Ramsar Convention on Wetlands was adopted in 1971. Equally active were the World Wildlife Fund (WWF, today the World Wide Fund for Nature) and the International Council for Bird Preservation (ICBP, today BirdLife International), to name only the few most relevant ones. At the European level, the Bern Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (promoted by the Council of Europe) and the Council Directive 79/409/CEE on the conservation of wild birds (the 'EEC Birds Directive') were both adopted in 1979, soon becoming decisive conservation tools in the region.

So in the 1970s and early 1980s the ball was set rolling and a number of international conventions devoted to the conservation and sustainable use of wild species of fauna and flora, and of the habitats in which they live, started to act. National governments, particularly those of the 'Western world', soon showed signs of support for the new initiatives and quickly adapted their national legislation to the set of basic rules (mostly consisting of prohibitions) which the various conventions requested them to adopt. At the same time, permanent Secretariats were established for most conventions. These were provided by UNEP in most cases, with a few notable exceptions: the Ramsar Bureau, originally provided by the IUCN and still closely linked to that organisation, and the Bern Convention Secretariat, provided by the Council of Europe.

Most conventions require that national governments designate an authority (often known as 'national focal point') as the official contact responsible for all matters concerning it. Very often, it is the same unit that is responsible for all the treaties related to wildlife and habitat conservation. Here lies a remarkable inconsistency of the system: although the different conventions have been designed to complement — and so not to interfere with — each other, the reality at the other end is that all matters concerning the various conventions usually end up falling on the same desk. This means that roughly the same people have to deal with the four or five conventions which their country is a party to, a situation that inevitably results in them receiving unequal attention. More often than not, a country's attitude towards biodiversity-related conventions is dependent on the personal interests or on the capacity to produce new ideas, initiatives or projects of the people working in the particular unit responsible for all of them. And hardworking as they may be, this generally imposes a limitation on what they can do, since the same unit will generally be burdened with unrelated national policy issues as well.

The 1980s saw a consolidation of the above-mentioned conventions, favoured by the work of

their Secretariats. Not many new treaties saw the light during that decade. There were already several sectoral agreements in the field of nature conservation and the international community turned its attention to other environmental fields which were devoid of them. At the same time, evidence was showing that the present rate of development could not be maintained indefinitely. It was necessary to find a way to keep the same standard of living, or even to improve it, without jeopardising the possibility of maintaining the same standard of living in the future. In 1987, the so-called Brundtland's report to the United Nations *Our common future* (World Commission 1987) formulated the principle of sustainable development. Worldwide, enough evidence was being gathered to convince politicians that all areas of government needed to be run under the principle of sustainability if they were to be viable in the long run. Again, the NGOs were playing an active role. In 1980, the IUCN published *World Conservation Strategy*, under the guidance and support of UNEP and the WWF. This document was an important contribution towards the conservation and sustainable use of natural resources. It was reviewed in 1991 and reformulated into *Caring for the Earth. A Strategy for Sustainable Living*, which recommends a series of actions in order to conserve the Earth's vitality and diversity. This report had a strong influence at the time of the build-up to the Second United Nations Conference on Environment and Development, the Earth Summit, held in Rio de Janeiro in 1992. The treaties adopted at that meeting, notably the Convention on Biological Diversity, were to have a strong influence on nature conservation policies in almost every country. This latter treaty has nearly 180 member states, which is one of the widest participations of international conventions in all fields.

The Convention on Biological Diversity, or CBD, was especially designed with the purpose of shaping national policies on the conservation of fauna, flora and natural habitats. According to its provisions, each party country must develop a national strategy, an action plan or a programme for the conservation of biodiversity in its territory. The implementation of such tools, which at best has only recently started, should provide clues to the efficiency of the new generation of international legal instruments. Their strong influence on other conventions can already be seen in some cases. To give an example, the Barcelona convention, first drafted in 1975, was revised thoroughly in 1995 and all of its provisions were made to comply with the principle of sustainable development. Furthermore, several new Protocols were added, including a new Protocol on Specially Protected Areas and Biological Diversity in the Mediterranean. Unfortunately, this is still lacking a few ratifications before it can enter into force, but it should do so in the near future.

The result of three decades of international conventions on biodiversity-related issues is quite a large number of global, regional and national instruments. The main goals are common to all of them, yet they differ in their contents, in the tools they provide, in the bodies who run them, in membership and in many other aspects. Some conventions have achieved, or are achieving, their goals, while others are not exploiting their full potential. Some receive full attention, financial and otherwise, from their member states, while others are clearly not a priority in the party country's international policy. The level of success is uneven although, in general terms, the strategy to deal with nature conservation problems at the global or regional level has proved quite productive.

## High-profile and low-profile conventions

International conventions can be classified into one of two groups: high-profile and low-profile conventions. Those in the first group were usually adopted in the last decade and are characterised by incorporating quite a large number of obligations, including in many cases an adaptation of the national legislation of the country that becomes a party to it. They have an important effect on national policies (in fact, that is one of their main goals) and are equipped with mechanisms for supervision and enforcement of measures in order to apply the decisions of the ruling bodies of the convention. By contrast, low-profile conventions are often older and are characterised by requiring fewer changes in legislation, incorporating fewer commitments and lacking effective mechanisms to enforce the measures they adopt. As a result, low-profile conventions generally attract little attention from the media and from social groups (activists, conservation groups, political parties, etc.), which in turn implies little social pressure on governments and, therefore, lower levels of membership.

High-profile conventions generally receive quite a lot of attention from the media and from pressure groups. They are attractive conventions, through which it is possible to obtain things. They generate expectations so their activities are followed by many. In turn this forces governments to give them even more attention and often they provide more funding. The final result is that the instrument as such achieves a high level of effectiveness and that policies designed at the international level become widely implemented locally. An example of a high-profile convention, although not biodiversity-related, is the UN Framework Convention on Climate Change (UNFCCC).

A simple comparative analysis reveals several interesting facts. First is that media coverage and government attention are strongly linked and, second, both are directly related to the existence of two factors: that the convention imposes new obligations directly on the state's national legislation and that it affects national policies. Only in high-profile conventions do all these facts occur together, and this may explain why they tend to be more effective than conventions where there is not such a coincidence.

The following table summarises the results of the comparative analysis and shows some interesting trends. In the first place, that the stronger the instrument is, and the more it imposes on the countries' legislation and policies, the more attractive it becomes for the media and for interested groups (including NGOs). Secondly, there is a strong correlation between membership and the level of commitment that a convention entails, so that the stronger conventions have a significantly higher number of parties, irrespective of the number of years since they were adopted. Thirdly, public attention (media + pressure groups + governments) seems to be most strongly correlated with the existence of surveillance and other mechanisms to enforce the measures adopted in an international forum.

Low-profile conventions base their success on the bad public image that a given country would have if it failed to fulfil its commitments. However, that is not enough reason nowadays. In

many cases, countries may not feel particularly interested in becoming parties to a given convention (which implies that they will have to contribute to its funding) when they can achieve similar results by means of their national legislation or otherwise. National media may show little interest because it brings little new into the country, it does not affect national policies and there is no enforcement of measures. In most cases, governments can easily get away with proving the adoption of national laws to protect a certain species or habitat. The Convention is thus regarded more as an institution than as an instrument.

Coordination at the international level tries to harmonise countries' national policies. In order to achieve this, it is necessary to become pro-active and to have the proper tools. Therefore, only those conventions with the capacity to impose on countries and to lead them in a particular

TABLE 1. *Comparative analysis of a number of international conventions in the field of environmental protection and nature conservation and the level of public attention they raise in relation to their capacity to impose political, legislative and administrative measures.*

<i>Convention name</i>	<i>Level of membership (%)</i>	<i>Media coverage</i>	<i>Interest by social groups</i>	<i>Legislative changes required?</i>	<i>National policies affected?</i>	<i>Enforcement of measures?</i>
Climate Change	very high (>90%)	Very good	High	Yes	Yes	Yes
Desertification	High (>70%)	Good	High	Yes	Yes	Yes
Biodiversity	very high (>90%)	Good	High	Yes	Yes	Yes
World Heritage	very high (>80%)	Good	Medium	Yes	Yes	Yes
CITES	High (>70%)	Good	High	Yes	Yes	Yes
Ramsar	High (>60%)	Good	High	Yes	Yes	Yes
Bonn	Baix (<40%)	Bad	Medium	No	No	No
Bern	very high (>80%)	Medium	Medium	Yes	Yes	No
CEE Directives	not applicable	Good	High	Yes	Yes	Yes
Western Hemisphere <sup>1</sup>	Medium (<60%)	None	None	No	No	No
Eurobats	low (<30%)	Medium	Medium	No	No	No

1. The Western Hemisphere Convention deals with migratory animal species in the Americas. It has been in force since 1940 but it entails relatively few obligations and has not even got a permanent Secretariat. Its members have not met for many years and the convention is simply inactive, even though it is legally still in force. The same applies to the 1924 Paris Convention for the protection of insectivorous birds.



direction will be able to change tendencies and to defend interests other than the countries' own. This should be the essential role of international conventions: providing their member states with means that will allow them to achieve goals that they would not be able to achieve with their own means alone.

### **The role of party states**

In all biodiversity-related conventions, the main decision power belongs to the party countries. They meet regularly in a general assembly usually known as the 'Conference of the Parties' and decide on programmes, on budgetary matters and on all fields of activity of the convention. In most cases, the Conference of the Parties has the power even to amend the text of the convention itself. Each party country is entitled to be represented at those meetings and to sit in them, to speak and to vote. Therefore, the country's official delegation to the meetings of the Conference of the Parties becomes an essential link between the convention and the country itself, and by extension between the convention and all institutions, NGOs, conservation groups, etc., based in that country.

Party delegations participating in an official meeting have the duty to defend the interests of the country and of all the groups that exist in it. In so doing, they also have the opportunity to determine and affect the convention's policies. This is a key position, since all initiatives coming from a particular country have to be channelled through its official delegation at the meetings. In the administrative organogram, this is generally the same person who is acting as the National Focal Point for the convention outside the meeting period. He or she would be in charge of the unit that is generally responsible for all biodiversity-related conventions.

In order to get the best out of each convention, communication with this unit should be frequent and fluent. They should be made aware of what is being done in the country, of the projects, the needs, the urgencies and everything that falls within the field of activity of the convention. In this respect, the bottom-up approach applies. Unfortunately, it cannot be expected that the focal point will establish communication channels with all interest groups. Instead, it is generally up to these to feed them all the information which they consider to be relevant.

Party country representatives can have different attitudes towards a particular convention. Which attitude they take is affected by many factors. But, in general terms, they usually fall into two main categories: either they show a pro-active attitude, showing interest, putting proposals forward, offering to host meetings and supporting initiatives, or they limit their participation to watching quietly, submitting regular reports and being present at meetings. As it might be expected, the first attitude increases the chances of being heard and of obtaining concrete results for the country. However, in order to adopt such a positive attitude, the focal point or delegate must feel supported technically as well as financially and socially by the government and also by the interest groups and the media.

Countries often have a more positive attitude in those matters which they consider closest to their national interests and in those where they consider that there is a significant degree of national responsibility. By way of example, Spain has had quite a long tradition of scientific research on the biology and ecology of the highly endangered Monk Seal (*Monachus monachus*) in the Western Sahara/Mauritania area. At the same time, Spain still has some ties with the region, from the time when it used to hold territories there. And, last but not least, there is also a feeling of responsibility towards the species as it has become virtually extinct in recent decades in Spanish waters. The combination of all these factors made the Spanish delegation at an official meeting of the Bonn Convention on Migratory Species put forward the proposal to act as focal point for the species and to take the lead in the drafting of an Action Plan to save this population from extinction (UNEP/CMS 1998). In so doing, Spain was offering costly activities (hosting of meetings), manpower and scientific expertise. The proposal was accepted and the Action Plan is being produced with the participation of experts and authorities of all range states. But, most important of all, the plan will soon be ready for implementation in the field.

Other countries, in the past, have also taken the lead in the promotion of international conventions and multilateral agreements. In fact, most existing conventions are the result of the impulse given, at a very early stage, by specific countries and organisations. Countries which believe in the convention will also bid to host meetings or even to act as seat for the permanent secretariat. Decisions on such things are taken by the Conference of the Parties, so interested countries make attractive offers in order to obtain more votes. Money invested in these promotions is not wasted: the host country also obtains some side benefits, not least a much greater attention by attendants to subsequent meetings and, therefore, the possibility of influencing them.

Each country's role in an international convention is ultimately determined by public opinion back home. Delegates must have it in mind, since it is generally the only way of valuing something which is so diffuse and difficult to grade. In most cases, only long-term supportive attitudes finally gain widespread recognition. But it must not be forgotten that it is the survival of plants and animals and the protection of natural habitats that is at stake and that that is the first and foremost reason why international conventions should exist and should continue to operate.

### **Transforming words into actions**

The treaty is now in force. Country representatives meet regularly to make decisions and recommendations. The question at this point is how to transform all that into the right set of actions exactly in the areas where they are needed. A particularly useful tool has been designed to bridge that gap: the conservation action plan. Action plans, which have been particularly well developed under the Bern Convention (see for example Heredia *et al.*, 1996), consist of a list of activities which need doing in the areas where a threatened species or habitat occurs, plus

other activities which should be undertaken at the international and other levels. They have a deep scientific basis, since the task of identifying needs and assigning specific actions to them is generally undertaken by teams of independent, renowned experts. Once drafted, action plans are discussed at the political level (within the framework of the given convention) and are finally approved by the states, who sign them alongside any other agent that might be involved. By endorsing the action plan, countries commit themselves to fulfilling the actions as they are specified.

Action plans owe their success to a unique combination of characteristics, all targeting the main goal of conservation. In the first place, there is a detailed list of actions to be done in each country. Secondly, agents for those actions are identified and, as far as possible, involved in the process. Thirdly, wherever possible, funding needs and potential sources are identified. This is a key aspect, since much of the success of the action plan depends on the availability of funds and some countries may be short of money for conservation purposes. Additional funds must be sought in those circumstances, and the action plan should evaluate the needs and point at the potential sources. In fourth place, in order to be successful, action plans must set a time frame for each activity listed. And in fifth place, an essential aspect: action plans must incorporate a revision procedure. After they have been in implementation for some time, priorities will have changed, scientific evidence may be different and new aspects may have appeared. Therefore, after some time, revision is required. Renewed and reinforced, the action plan will serve once more to set the actions that will help address the problems.

Besides action plans, international conventions offer other tools to achieve their goals. Specific conservation projects, for instance, contain a number of actions that will be implemented in smaller areas. They are not aimed at solving all of the problems facing a threatened species; they move at a much smaller scale, being targeted at building populations up or at removing some threats. Apart from helping the species, the success of such projects helps build knowledge of it and contributes to general knowledge of conservation. Funding for this kind of project is available only for a small number of conventions and, even in these, it is almost invariably limited by the large number of proposals. But such projects are suitable for additional, specific funding by states through voluntary contributions. Rich, developed countries often feel that they should contribute with some extra money to general conservation objectives, so they select a number of projects which they want to support or, alternatively, they get the convention's technical or political bodies to choose them instead. It is often the case that the research or conservation actions involved are directed by some of the country's national scientists, even if developed abroad. So there is a double benefit: the country is helping some of its citizens while still contributing to overall conservation, plus helping bring money into the destination country.

Finally, another form of cooperation is through the sharing of knowledge. Developed countries generally have the information, the science and the expertise which less developed countries lack. This applies even to species which only occur in countries under development. So, in order to contribute to the conservation of species and habitats in these latter countries, some transfer of

knowledge must take place. International conventions promote training sessions, educational materials, workshops and all sorts of opportunities to build the capacities of local researchers and their support staff. This is an essential aspect if developing countries are to have full control of their natural resources and are to make a wise and sustainable use of them.

### **From politicians back to conservation groups**

The origin of conservationism is, as we have seen, closely linked to the work of field researchers and amateur enthusiasts. Through a combination of events, it has reached the highest ranks of international fora. There, it is mostly politicians and bureaucrats who have a say in conservation issues. But conservation groups and individual experts still have several resources available to influence policies and attract actions to be done in the field.

In the first place, many conventions include technical bodies in their structures. They are variously known as scientific committees, advisory committees or technical bodies, but they serve a similar function: to advise the organ with the power to decide by making proposals, by alerting to possible dangers, by recommending new areas of work, by evaluating results, etc. In most cases, these bodies consist of representatives designated by each party country from among their most renowned experts in the field that is particular to the convention in question. With links to the scientific, and perhaps also to the academic, world, this country representative should channel all the questions coming from it. Also through him or her, the country can raise proposals which, if adopted by the technical body, should pass on to the Conference of the Parties for adoption. Hence, this is yet another way of reaching the highest forum.

Also, in addition to the experts designated by the parties, some conventions provide for the designation by the Conference of the Parties of a small number of independent experts who will not represent any country but act according to their own criteria. Quite often, these experts have links with some of the most important international NGOs, who will thus gain an opportunity to express their views in those committees. NGOs, as well as intergovernmental agencies and other conventions, commonly participate as observers in other convention's meetings. Taking part in the sessions facilitates a good flow of information and general cooperation.

International NGOs, such as BirdLife International, Wetlands International, IUCN-The World Conservation Union and WWF-World Wide Fund for Nature, have made substantive contributions to nature conservation all over the world. A significant example is that of BirdLife International, whose series of publications is a source of much valuable information on several conservation-related aspects. The latest issue in the series (Heath and Evans, 2000) is an update on information on Important Bird Areas (IBAs) in Europe and constitutes an important landmark in nature conservation in the continent. A total of 3,619 IBAs, covering 7% of the land in Europe, are identified in 51 'countries'. The analysis in this report provides information on priority species, protection of habitats, land-use practices and legal status as well as making proposals for future

action. It is clearly targeted at the decision-maker and is intended to facilitate their work. It is a vast compilation of data, a project which neither the secretariat of an international convention nor an individual country would have been able to complete.

International NGOs are often contracted by international conventions to carry out surveys, to produce documents and reports or to carry out conservation projects. These organisations have the experience and also the capacity to fulfil the requested tasks, complex and wide-ranging as they may be. Cooperation with them provides important technical support to the conventions and constitutes an excellent complement to the work carried out by the states individually. In return, international organisations benefit from the fields of activity provided by the conventions which in many cases they helped create.

So the circle closes. Impulse for the conservation of the world's flora, fauna and habitats started with scientists and enthusiasts and in many ways is back with them again. In the process, a number of other agents have been involved: countries, governments, politicians, institutions, media, activists, lobbies, associations, political parties and many other social groups. What started as a personal or a sectoral battle is now an area of work for many people in many different positions. International conventions have proved an important and useful tool. And they will continue to be so, particularly if conservationists, politicians and the other agents learn all the possibilities they offer and use them to their full extent. International conventions need to be kept young, agile and fit for the important tasks they will have to continue performing.

## References

- HEATH, M. F.; EVANS, M. I. [eds.] (2000). *Important Bird Areas in Europe: Priority sites for conservation*. 2 vols. Cambridge: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 8).
- HEREDIA, B.; ROSE, L.; PAINTER, M. (1996). *Globally threatened birds in Europe. Action plans*. Strasbourg: European Council Publishing House.
- UNEP/CMS (1998). *Report of the 8th meeting of the Scientific Council of the Convention on Migratory Species, Wageningen 4-6 June 1998*. Bonn: Secretariat UNEP/CMS.
- WORLD COMMISSION ON ENVIRONMENT AND DEVELOPMENT (1987). *Our common future*. OUP.



# Objectives and proposals for action for the conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia

---

Josep Germain i Otzet  
Institució Catalana d'Història Natural

## Presentation

If the Institut d'Estudis Catalans has carried out a project associated with the knowledge, conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia, it is not by chance, nor does it obey circumstantial interests. It is the reply of a large part of the scientific community and experts in the country to the environmental challenges and questions raised by our society, a request that is particularly cogent at the current time.

Based on the study carried out since the turn of the last century by the different international conventions up to the approval of the 1992 Convention on Biological Diversity, as well as the evaluation of the effectiveness of environmental policies, and biological diversity in particular, it can be deduced that the scientific community has the duty to contribute to evaluating the knowledge of biological diversity, of the effect of the application of conservation measures and of the sustainability of the use of the biological diversity components.

However, the idea is not solely to diagnose the current situation, but also to bear in mind that in certain aspects, changes or improvements will have to be made on certain policies. For these reasons, and as a result of this diagnosis, a whole range of proposals must be formulated which, when implemented, will significantly improve the conservation of the biological diversity of Catalonia. However, it is possible to go further, and the scientific community must also strive to have the measures adopted by the different social sectors involved and all those carried out exclusively by them. These Seminars on Biodiversity and Biological Conservation might be a step in this direction.

## The international agreements concerning the conservation of biological diversity

This is not the time to carry out an in-depth study of the different international agreements concerning biological diversity, but it is a good opportunity to gather references which could be

useful when taking decisions, because very often the actual root of the problem is obscured and action is taken without following a clearly defined plan.

It is useful to remember that the first international agreement on biological diversity was the London Convention on African Wildlife Protection, which was adopted in 1900 but was never actually enforced. Following this was the Paris Convention for the Protection of Birds Useful to Agriculture in 1902 (Klemm and Shine, 1993).

We then move on to the seventies, when, having finally overcome the effect of two world wars, the time was right for the consolidation of a new model of social and economic relations with environmental impact, for action to be taken once more in the international arena with regard to the conservation of biological diversity.

Some of the most well-known international agreements covering biological diversity are from this decade: the Convention on Wetlands of International Importance Especially as Waterfowl Habitats (Ramsar, 1971); the Convention on International Trade in Endangered Species (Washington, 1973); the Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (Bonn, 1979); the Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Berne, 1979); etc.

It is not by chance that in 1972 the UN Conference on the Human Environment was held in Stockholm (Sweden), when primary questions were dealt with such as the exhaustion of natural resources and the fact that environmental deterioration might put the brake on economic development. The measures adopted to solve the problems detected did no more than impose restrictions on the emission of certain pollutants, without actually taking into account the processes causing them, or were centred on the protection of certain endangered natural areas or species, but without guaranteeing the upkeep of the ecological processes which they depend on or which form part of the natural systems.

The above-mentioned agreements are a good example of the reactive steps taken in the seventies. Protection was afforded to some of the most endangered habitats, such as marshlands, the most vulnerable species, like migratory species, or other measures were limited to certain regions, such as Europe or the Mediterranean.

Despite the interest in all of these international agreements and in others drawn up since then (Table 1), and the effort made through these agreements (through the secretariat — the body entrusted with co-ordinating the application of the terms and accords established within the framework of each agreement), the actual results have not been enough to solve some of the problems created, generally due to the lack of involvement of the signatory states when applying them.

As can be supposed, numerous attempts have been made to overcome some of the limitations of these agreements, and an important step in this sense was taken in the nineties, coinciding with the UN Conference on Environment and Development held in Rio de Janeiro (Brazil) in 1992. The international agreements resulting from this conference on the changing climate, biological diversity and desertification, share a series of common elements which have to be analysed and indicate the evolution that has occurred since then.



TABLE 1. *Environmental treaties*

<i>Number of environmental treaties</i>	<i>169</i>
<i>Number of environmental treaties ordered by subject matter*</i>	
Global climatic change	4
Depletion of the ozone layer	4
Desertification and changes in the sun's range of coverage	5
Deforestation	1
Conservation of biological diversity	33
Trans-frontier atmospheric pollution	6
Oceans their life resources	96
Business, industry and the environment	11
Population dynamics	2

\*Some treaties have been listed in more than one category and not all have been listed.

SOURCE: Environmental Treaties and Resource Indicators (ENTRI), 2000.

The most remarkable fact about this third generation of international agreements is that they are framework agreements, and in two senses: each signatory party is left to determine how to apply the terms of the agreement in their own settings, and the door is opened to negotiating new annexes and protocols on the points requiring development (Glowka *et al.*, 1994).

This is probably one of the main contributions of the international agreements arising from the Earth Summit held in Rio de Janeiro, the need to establish national strategies, plans or programmes for subsequent application and to integrate the measures established in other sectorial policies.

### **The Agreement on biological diversity**

The fact that the international community has needed more than ninety years (and much grief in the face of the disappearance of some of the most important natural elements and the deterioration of the environment) does not mean that a global treaty on biological diversity was not considered necessary a lot earlier. The need to establish a world-wide treaty on conservation was first stressed in the text drawn up in 1913 (before the first World War) and it also reappeared at the meeting of the IUCN in Fontainebleau in 1948, when it was obvious that the political powers are not always in touch with needs; negotiations for an agreement on biological diversity did not actually start until 1987, and even then only with a draft outline prepared by IUCN (Klemm and Shine, 1993).

Given all of this, it would not be strange to consider article 6 of the Agreement on biological diversity as one of the most interesting and innovative. It is in this article where each signatory party is required to develop national strategies, plans or programmes for the conservation of biological diversity and the sustainable use of biological resources, and where they integrate the

measures concerning the conservation of biological diversity in the different sectorial plans, programmes and policies (Table 2).

To date, we have seen how the different international agreements have evolved and adapted to the new needs and tendencies in the conservation policies in an attempt to become more effective. It would be of little use to enter far into this issue without first evaluating the true impact on the environment and, in particular, on the conservation of the biological diversity.

### Environmental policies and the improvement of environmental quality

After reviewing the evolution of environmental policies, in this case by analysing the international treaties relating to biological diversity, we see how their demands have increased with time, but that this has not prevented us from noting the insufficiency of the results obtained to date. We must look at the true impact of all these legal instruments in relation to the conservation of biological diversity. These data, however, are not available (possibly because there has been no actual evaluation in this light), but it is not hard to imagine the results when all the different reports highlight the loss of biological diversity in differing magnitudes over and above the natural extinction rate of species, and the continued effect on the functioning of the different natural systems (Heywood, V. H., 1995).

This is why we must welcome the report *The European environment: second evaluation*, prepared by the European Environmental Agency, where data are given on the evolution in the last five years of the twelve key environmental problems for the European countries taken as a whole. As can be expected, progress can be seen on environmental policies in just about all of the fields analysed, despite the fact that less progress has been made than expected in some cases, such as with waste and soil damage.

However, what is new in this report is not the analysis of the progress made on environmental policies, something that has been studied previously and is true, but rather that it evaluates what

TABLE 2. *Agreement on biological diversity, article 6*

---

*Article 6. General measures for conservation and sustainable use*

---

Each signatory party, in accord with their own particular conditions and capabilities:

- a) Shall develop national strategies, plans or programmes for the conservation and sustainable use of the biological diversity or shall adopt strategies, plans or programmes to that end that shall reflect, amongst other things, those measures established in this Agreement affecting the signatory party in question; and
  - b) Shall integrate, to the greatest extent possible and according to needs, the conservation and sustainable use of the biological diversity within the boundaries of their sectorial and intersectorial plans, programmes and policies.
- 

SOURCE: Agreement on biological diversity, 1992.

real progress has been made in improving environmental quality. The results obtained could not be more resounding, and make us think further, given that apart from the problems associated with the technological and natural risks, there has been no particular improvement in the state of the environment in any of the other ambits evaluated, and the situation has even deteriorated in some cases (Table 3).

Environmental policies move on, but are not sufficient or adequate to improve the state of the environment: this is the first conclusion drawn from the report by the European Environmental Agency. With regard to biological diversity, the application of the wide range of initiatives and legal instruments for the protection of the species and habitats is quite difficult and slow and has not managed to stop the steady, generalised dwindling of biological diversity (EEA, 1998).

### The commitment of the scientific community

Having reached the point where the steady loss of biological diversity, the deterioration of natural systems and shortcomings of current environmental policies have been demonstrated, is

TABLE 3. *Progress during the last five years for each one of the key twelve environmental problems in Europe*

<i>Key environmental problems</i>	<i>Progress on policies</i>	<i>Progress in the state of the environment</i>
Climatic change	■	■
Depletion of the ozone layer	■	■
Acidification	■	■
Tropospheric ozone	■	■
Chemical products	■	■
Residues	■	■
Biodiversity	■	■
Continental waters	■	■
Marine and coastal zones	■	■
Sun deterioration	■	■
Urban environment	■	■
Technological and natural risks	■	■

Key:

- positive development in relation to the development of environmental policies or the state of the environment.
- some development with regard to policies, but not enough to combat the problem in all of its extent (even insufficient geographical coverage). Little or no change in the state of the environment. It could also indicate an uncertain or variable development in the different areas.
- little development of policies or unfavourable development in the state of the environment. It could also indicate the continuity of strong pressures being brought to bear or of a bad state of the environment.

SOURCE: European Environmental Agency, 1998.

no surprise that a scientific institution such as the Institut d'Estudis Catalans is concerned about these problems, and proposes action through its specialisation within its reach and according to the possibilities offered by current legislation.

Starting with a proposal from the Catalan Natural History Institute, the Institut d'Estudis Catalans approved the elaboration in 1995 of the project *Catalan strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity*. The main objectives of the project were the preparation of a diagnosis of what is known on biological diversity, on the effect of the measures implemented on conservation, and on the sustainability of the use of components of biological diversity and the formulation of proposals and actions liable to contribute to improving the situation with regard to the conservation of biological diversity in Catalonia.

There is no doubt that the Institut d'Estudis Catalans is one of the Catalan institutions best suited to carrying out a project of this nature, both due to the scientific rigour of its activities, and through the fact that it has highly specialised scientists and engineers covering a wide range of disciplines. It is worth mentioning that its statutes already made a provision for working along these lines, and in its second article, section c), it establishes the final aims of the Institut d'Estudis Catalans: "to foment the general progress and development of society through its activities and, when necessary, to carry out advisory tasks for the public powers and institutions".

Another element that must be taken into account is the geographical scope circumscribing the project *Catalan strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity*, this being Catalonia. In the interpretation of article 6 of the Agreement on biological diversity, it is not only accepted that when talking about national strategies, plans or programmes, reference is not necessarily made to the State as a whole, but also that in certain cases, a sub-national or local approach could be more appropriate or, in cases with decentralised government systems, that the constitution or other laws might require sub-national planning (Glowka *et al.*, 1994).

In the case of Catalonia, the preparation of a strategic planning process adapted to its territorial scope has a double sense to it; both due to the distribution of competencies with regard to environmental issues, nature conservation and research in to the Spanish Constitution and the Autonomous State of Catalonia, and to the fact that a large part of the data available on biological diversity and conservation and management of the environment actually makes reference to Catalonia and is often not easily compared or used in other geographical ambits. If different biological diversity databases in Catalonia are analysed, the most widely studied areas are Catalonia, the Iberian Peninsula and the Catalan Territories.

Having determined the ability of the Institut d'Estudis Catalans to put this project into practice and having specified the geographical arena, in the implementation it is worth noting the institutional support given in the first stage of the organisation. Two primordial facts stand out: the adoption by the Catalan Parliament of Resolution 400/V, by which the Government is required to take the necessary steps to draft the Catalan Strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity, and; the signing of a collaboration agreement with the

Autonomous Government of Catalonia through which it receives the technical and economic backing of the Department of the Environment and commissions the Institut d'Estudis Catalans to prepare the diagnosis work concerning biological diversity in Catalonia.

### **The diagnosis of biological diversity in Catalonia**

The diagnosis of the awareness, conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia, co-ordinated by the Catalan Natural History Institute in its role as the scientific area of the Institut d'Estudis Catalans, has been carried out along the following three main working lines: preparing an index of issues to be developed; contact with different social sectors involved, and; the commissioning of diagnostic work by the corresponding experts.

Based on analysis of the contents, conditions and commitments established in more than seventy international agreements, treaties and directives associated with the conservation and sustainable use of biological diversity, which have been ratified, signed and approved by the Spanish State, an index was drawn up of fifty-one issues to be developed in this diagnostic phase, thereby covering the broad range of questions affecting biological diversity in one way or another. These fifty-one issues were grouped into four main sections: knowledge, conservation, sustainable use and the regulatory, economic and social framework.

Alongside this process, an informative stage was commenced in association with experts, sectorial entities and institutions to present the project, gather suggestions and establish a process of dialogue and participation in the diagnosis of biological diversity in Catalonia. An example of this was the presentation of the participation of the Institut d'Estudis Catalans in the elaboration and application of the *Pan-European strategy for biological diversity and the countryside*, the *European Community strategy for biodiversity* and the *Spanish strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity*. With regard to the latter, the IV National Congress on the Environment presented a report prepared between the Department of the Environment, the Autonomous Government of Navarre, representatives from other autonomous administrations and the Institut d'Estudis Catalans.

More than forty different teams took part in drawing up the working diagnoses of the fifty-one issues chosen. In turn, the teams were made up of more than one hundred and fifty experts in the different scientific and technical disciplines. Each team made a diagnosis of the issue, or issues, they were commissioned to do following common guidelines which had been previously outlined so as to achieve a greater homogeneity among the data provided. In all cases, the participation of the experts from different scientific and technical specialities, and specialists representing all important social sectors or with any incidence on the knowledge, conservation and sustainable use of biological diversity was enhanced as far as possible (Figure 1).

In accordance with the collaboration protocol underwritten by the Department of the Environment and the Institut d'Estudis Catalans in early 1999, all the diagnosis work was

awarded to this department of the Autonomous Government of Catalonia, thereby allowing access to the databases to draw up what would actually be the strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia.

As has been said from outset, the diagnosis of the knowledge, conservation and sustainable use of biological diversity was completed by a second document including the objectives and proposals for action which, with regard to these issues, were proposed by the different experts taking part in the diagnosis work. A total fifty-six objectives were established, as well as one hundred and sixty-two actions proposed for improving the knowledge, conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia. This document has already been presented to the Minister for the Environment of the Autonomous Government of Catalonia and must now be presented to the different social sectors involved.

### The results

If we gathered all the main data arising from the diagnosis, objectives and proposals made, albeit in a summarised form, it would still take up more than the space available in a simple article, but it would not be logical not to make the effort to present a schematic illustration of the current state of the knowledge, conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia.

#### a) *The knowledge base of biological diversity*

Catalonia stands out as having a high diversity of habitats and species as a result of its varied environment and the many uses resulting from human activity. Many are the species of the different taxonomic groups present in Catalonia, which makes its biological diversity one of the richest in Europe and the Mediterranean. Catalonia possesses more than half of the known

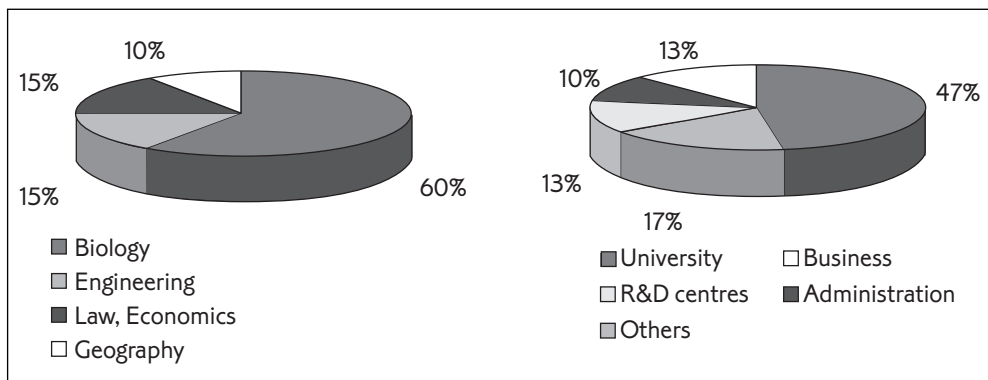


FIGURE 1. Disciplines and institutions involved in the diagnoses tasks for the biological diversity strategy. SOURCE: in-house.

species in the Iberian peninsula, and almost a third of all European species from the majority of the taxonomic groups (Table 4).

Significant progress has been made on the study of the forestry and aquatic ecosystems, however, in other ecosystems, such as scrublands and pastureland or agricultural or marine zones, much less is known.

The information gathered on the various taxonomic groups is highly varied. It could be qualified as high in the case of bryophytes, vascular plants and vertebrates; scant for micro-organisms, freshwater algae, plankton marine algae and non-arthropod invertebrates, and normal or fair for the rest of the groups (benthonic algae, fungi, lichens and arthropods). Nor is the knowledge uniform for the territory as a whole, given that even in the most well-known taxonomic groups, there are still areas that have been studied little or not at all.

With regard to the research carried out on genetic diversity, the studies relating to the cataloguing of the biological diversity and its conservation are now starting to take on greater importance, however, work in this area is still being done without following a common, clearly defined objective.

A notable advance in the computerisation of biological diversity data has been noted, despite unequal computerisation among the different taxonomic groups, computerisation being significantly better with regard to flora, but minimal in other groups.

The natural history collections (plants, naturalised examples, etc.) constitute a first rate scientific and cultural resource, however, there is very little computerisation of the collections and ongoing maintenance is woefully deficient.

TABLE 4. *Number of species presents in Catalonia*

<i>Taxonomic groups</i>	<i>Catalonia</i>		<i>Europe</i>
	<i>Number of species known</i>	<i>Minimum probable number</i>	<i>Number of species known</i>
Micro organisms	n.d.	n.d.	n.d.
Freshwater algae	1,942	4,000	n.d.
Benthonic marine algae	509	500-530	n.d.
Planktonic marine algae	574	570-700	n.d.
Fungi	1,470	2,500	4,500
Lichens	1,305	1,600	3,500
Bryophytes	817	900	1,687
Vascular plants	3,600	3,700	12,500
Non-arthropod invertebrate	4,400	n.d.	n.d.
Arthropod	8,000*	18,000*	60,000*
Continental vertebrates	473	n.d.	1,340

n.d.: no data; \*: estimated data.

SOURCE: in-house elaboration based on data from diverse authors, 1999.

Looking at these data, it is possible to conclude that the knowledge held on the different components of biological diversity must be expanded, and that these issues could be considered paramount in all R&D policies in order to foment research relating to conservation. What is lacking is a follow-up programme for biological diversity in Catalonia and a major drive should be started within the Catalan biological diversity databases to this end. The maintenance of public and private natural history collections is a question that is still unresolved.

#### b) *Conservation of biological diversity*

The conservation measures for ecosystems and habitats adopted to date still fail to guarantee a favourable conservation status for all ecosystems and habitats in Catalonia. This is because some require major conservation measures and improvements before their upkeep can be guaranteed (Table 5). A large part of the general conservation measures of natural spaces and species, agricultural species and autochthonous stocks even depends on the application of different policies and sectorial regulations that do not fully integrate with conservation criteria.

The conservation situation of species from different taxonomic groups oscillates between normal and acceptable depending on the particular characteristics of each group, but criticism is far greater when looking at the species inherent to aquatic settings. There is proof of the extinction of some species in the majority of the taxonomic groups, and a quarter of the species in each group could be classified as being under threat.

Conservation measures give priority to certain kinds of spaces, and focus on a reduced number of species, thus there are still spaces that are not sufficiently taken into account (coastal and marine, extensive agro systems, freshwater, etc.), as well as the majority of the groups of organisms without specific conservation programmes. The majority of current conservation programmes do not properly contemplate the *ex situ* conservation component.

Planning deficiencies are noticeable for the management of spaces and protected species: many protected natural spaces still do not have basic planning even of their uses and very few plans for recovering or conserving species plans have been approved. Something else that must also be taken into account is the scant application of existing conservation plans and regulations, mainly because of the clearly insufficient financing of the competent departments of the Autonomous Administration.

The majority of conservation initiatives come from the Autonomous Government, and very few from Local Administrations, with some exceptions such as the Barcelona County Council with regard to natural protected spaces and Barcelona City Council concerning the *ex situ* conservation centres. The conservation initiatives promoted from the private sector are still in the incipient stage with respect to the protection of spaces, they are also minimal with regard to the *ex situ* conservation centres and practically non-existent for the species protection programmes.

Based on the diagnosis of the state of conservation of biological diversity in Catalonia, it is possible to deduce the need to establish additional conservation measures for the territory as a whole and particularly for the steppe zones and dry agricultural spaces, the wet lands and



TABLE 5. *Dominant tendencies on the main ecosystems present in Catalonia*

<i>Ecosystems</i>	<i>Approximate extension (km<sup>2</sup>)</i>	<i>Tendency</i>
Forestry	16,000	+ / 0
Maritime	15,800	-
Extensive Fish farming	7,000	--
High mountain supraforestry	3,500	0
Agriculture and farming	2,800	++
Urban and other artificial	1,500	++
Coastal	1,200	--
Freshwater and lakes	220	0

++ fast increase in extension (superior to 1 % annually)

+ slow increase in extension (0.05-0.1 % annually) and qualitative losses

0 opposed tendencies (improvements or losses depending on places)

- qualitative loss

-- quantitative and qualitative losses (between 0.3-1 % annually)

SOURCE: J. M. Mallarach based on data from divers authors (1999).

freshwater courses, mature forestry and coastline areas. Working along those lines, it would be necessary to turn the current fragmentation of natural spaces and ensure the ecological and landscape connection of the whole of the territory.

The current system of protected natural spaces must be completed with examples from insufficiently represented ecosystems or those that are habitats for species of interest: by protecting 20% of the jurisdictional waters and the non urbanised coastline areas; by increasing the surface area of the protected dry agro-systems; etc. It is also necessary to endow each protected natural space with enough human, technical and economic resources to allow them to achieve their conservation objectives, and draft the corresponding plan for the use and management of each one.

It is also necessary to increase the conservation measures of the species of the different taxonomic groups and to prepare and apply the plans for the conservation, recovery or management of the classified species of fauna and flora, including the agricultural species and autochthonous stocks, and make sure they are socially accepted. These plans must be complemented with conservation measures outside the natural environment (*ex situ*).

### c) *The sustainability of the use of components of biological diversity*

In Catalonia, factors working against sustainability still predominate, and corrective policies that have just started to be applied have not yet managed to counteract the processes negatively affecting the natural environment. Success in the application of programmes and environmental measures requires the different sectorial policies to be truly set in place alongside the principal

regulatory and economic instruments and institutions. Some quite successful results have shown these changes to be feasible.

In certain sectors, measures have started to be introduced to achieve a Greater degree of sustainability (silviculture, industry and the tertiary sector), while in others these beginnings are still a long way from being integrated into everyday practice (continental and marine hunting and fishing, agriculture and stockbreeding, management of hydro resources, etc.).

All of the good results, the application of the evaluation from the environmental impact, have been achieved without taking full advantage of their possibilities as a real tool for managing the environment. Territorial and urban planning have not really taken into account the environmental and ecological variables when establishing different activities in the region. An example of this is the General Territorial Plan for Catalonia, which only pays lip service to incorporating the objectives of conservation and sustainability. The access, conservation and use of genetic resources is quite well regulated in varieties of commercial interest, but is considered scant when dealing with varieties of public domain. Special attention must be paid to living organisms genetically modified by biotechnology, the use of which is ever more encouraged and regulated, but without really knowing what the possible effects on the environment will be, thereby contradicting the essential element of precaution.

Therefore, in accordance with all of the above, it is necessary to move towards a greater integration of the principles of the conservation of biological diversity and sustainability in the different sectorial policies and to ensure that they are taken into account when taking decisions on all levels. It is in this sense that it is recommendable to prepare an environmental strategy for the different sectorial policies, plans and programmes.

#### *d) The regulatory, economic and social framework with incidence on biological diversity*

The current system of the shared distribution of competencies governed by the Spanish State requires mechanisms to co-ordinate the diverse public powers with legislative and executive powers, which have been insufficient to date and quite ineffective on environmental issues and concerning the conservation of biological diversity, and particularly on the negotiation and application of international treaties and agreements.

The dispersal of environmental competencies among the different departments and levels of the Administration, and all the notable efforts made to change this situation, have hindered the adoption of a coherent conservation policy, worsened in part by the insufficient integration of environmental issues and principles of sustainability in the policies of the different departments and sectorial legislation.

The extensive environmental legislation that Catalonia has received since returning to self-government, which in certain aspects has given very good results, is now looking somewhat dated as compared with the experience gained in the management of the environment in the years following, and the numerous resources it offers have not always been taken full advantage of.

The development of specific economic instruments of an environmental nature, (regulations, returnable deposits, etc.), are rather limited in Catalonia, as is the incorporation of environmental considerations into the traditional taxes (income tax, cadastral value, donations, etc.).

The degree of environmental awareness has risen greatly among the Catalan population, however, the largest and most stable social group is that of people generally unaware of this issue. On the other hand, the systems of social participation should undergo important changes and move on from the current, outmoded and inadequate mechanisms to the establishment of a new participative culture capable of achieving greater social involvement on all levels, ranging from the drafting of policies and decision-taking to actual implementation.

Of the different proposals made relating to the above-mentioned aspects, it is worth mentioning that associated with the need to build a Catalan centre for the study and conservation of biological diversity which, with the participation of the Administration, research centres and the private sector, will be in charge of promoting the research and establishment of a follow-up programme on the biological diversity of Catalonia, the maintenance of the Databases on the biological diversity of Catalonia, the dissemination of information, etc.

## Conclusions

In 1976, the Catalan Natural History Institute (without forgetting that this institute started work in 1972, a year which, as mentioned in the first part of this article, was a milestone in conservationist thinking) published the book *Nature, use or abuse? White paper on the management of nature in the Catalan Territories*, and for the first time ever, the 'pulse' was taken on Catalonia's natural resources. At the presentation of this work, the Institute's Director, the ever perspicacious Ramon Folch, called into question its possible efficacy, given that he was conscious even then that inventorying does not mean solving and, to that end, he exhorted people to act and work towards turning complaints into corrective actions (Folch, 1996).

The arrival of this book, prior to democracy being established, was useful because the scientists, professionals and those affected, regardless of their differences, now had the basis for devising a management rationale (today called sustainable) of natural resources (the concept of biological diversity is quite well assimilated today) and, in addition to the scientific arguments, there was the hope of a brighter future: times were conducive to hopes and dreams.

The effervescence abounding in these years gave rise to other proposals along the same lines and also under the aegis of academic solvency. Though to a lesser extent than the *White paper*, but no less valuable, was the case of the treaty published by the University of Barcelona in 1979, titled *Proposals for the planning of non-urbanised areas and for the management of natural resources adapted to the needs of the Catalan Territories*, and this was not the only one worthy of mention, but it is, nonetheless, a good example of what work the universities were doing then.

The effects on biological diversity in the more than twenty years since the advent of democracy have to be analysed with a certain scientific critique: it is not that no progress has been made, but more likely that the situation is lagging behind. The scientific community itself has very often settled for less, falling prey to an attitude of submission. The contributions made by scientists on issues of social importance associated with conservation and sustainable use of biological diversity are a good example: they have fallen and those that have been maintained, have been so thanks to certain people who have not given in to conformism.

All in all, the doubts on the application of many of the proposals prepared by the scientific community are quite fundamental, even in cases where it has been the Administration itself that has asked for their views or advice. A good example of this is the Follow-up programme of Catalonia's natural resources (Flora and vegetation) which, in 1995, commissioned several specialists from the Biology Faculty and the Pharmacy Faculty of the University of Barcelona and the Science Faculty of the Autonomous University of Barcelona to prepare it, and which seems to have dropped out of sight completely.

Having reached this point, it is worth highlighting the initiative of the Institut d'Estudis Catalans in channelling its project *Catalan strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity*, and in doing so, opening it up to a whole range of experts in the different scientific disciplines and techniques so that it might be a useful document for all social sectors involved in the conservation and sustainable use of biological diversity.

The more than sixty-two drafted proposals of action are aimed at all of these sectors, ranging from the Administration to businesses, encompassing en route the universities, non-governmental organisations, professional associations and even individual citizens, always with the security that everyone has a say and some responsibility in respect of the conservation of biological diversity.

It is certainly exaggerated to think that this project has opened up a new era where the scientific community will assume a more active role and commit more to the conservation of biological diversity than in the last two decades; it will possibly be just another chapter in a long, winding story. Nevertheless, it will still have served to show that things can be done, have to be done and that there are the means and sufficient knowledge to do them.

## References

- BELLÉS, X. (1994). *Sobre paradisos perduts i espècies extingides: La crisi de la biodiversitat*. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans.
- EUROPEAN COUNCIL; UNEP; ECNC (1996). *Pan-European Biological and Landscape Diversity Strategy: a vision for Europe's natural heritage*. Amsterdam: Europe Council: UNEP: ECNC.
- DE KLEMM, C.; SHINE, C. (1993). *Biological diversity conservation and the law*. Gland; Cambridge. IUCN.

- DELBAERE, B. C. W. [ed.]. (1998). *Facts & figures on Europe's biodiversity: state and trends 1998-1999*. Tilburg: ECNC.
- UNIVERSITAT DE BARCELONA [et al.] (1979). *Propostes per a l'ordenació de l'espai no urbanitzat i per a la gestió dels recursos naturals adaptades a les necessitats dels Països Catalans*. Barcelona: Universtitat de Barcelona.
- (1995). *Programa de seguiment del patrimoni natural de Catalunya (Flora i vegetació)*. [Unpublished]
- (1999). 'Estrategias de conservación de la biodiversidad'. In: *IV Congreso Nacional del Medio Ambiente*, Vol. 4. Madrid: Colegio Oficial de Fisicos.
- ESTEBAN, J. A. et al. (1998). *Research and biodiversity: a step forward. Report of and electronic conference*. Barcelona: Departament de Medi Ambient. Generalitat de Catalunya.
- EUROPEAN ENVIRONMENTAL AGENCY (1998). *Europe's Environment: the Second Assessment*. Copenhagen: EEA.
- FOLCH, R. [dir.]. (1976). *Natura ús o abús? Llibre blanc de la gestió de la natura als Països Catalans*. Barcelona: Barcino.
- GERMAIN, J. (1999). 'La incorporación de los tratados, las recomendaciones y las directrices internacionales en el proceso de elaboración de las estrategias nacionales para la conservación y el uso sostenible de la diversidad biológica'. In: *Actos del seminario internacional Desarrollo sostenible en el Mediterráneo, entre la realidad y la utopía*. Palma de Mallorca: 'Sa Nostra' Caixa de Balears.
- GLOWKA, L. [et al.] (1994). *A guide to the Convention on Biological Diversity*. Gland; Cambridge: IUCN.
- GROOMBRIDGE, B. [ed.] (1992). *Global biodiversity: Status of the Earth's living resources*. London: Chapman & Hall
- HEYWOOD, V. H. [ed.] (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press.
- INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS (2000). *Objectius i propostes d'actuació per a la conservació i l'ús sostenible de la diversitat biològica a Catalunya*. [Unpublished]
- MALLARACH, J. M. (1999). 'Els espais naturals protegits a Catalunya i els nous paradigmes de la conservació'. In: *Parcs naturals, més enllà dels límits*. Barcelona: Generalitat de Catalunya.
- WRI; IUCN; UNEP (1992). *Global biodiversity strategy*. New York: WEI; IUCN; UNEP.

### Useful Internet addresses

Institut d'Estudis Catalans: <<http://www.iecat.net>>.

Institució Catalana d'Història Natural: <<http://www.iecat.net/ichn>>.

Convention on Biological Diversity (CBD): <<http://www.biodiv.org>>.

Environment Departament, Autonomous Government of Catalonia: <<http://www.gencat.net/mediamb>>.

Environmental Treaties and Resource Indicators (ENTRI): <<http://sedac.ciesin.org/pidb>>

European Centre for Nature Conservation (ECNC): <<http://ecnc.nl>>.

European Environment Agency (EEA): <<http://www.eea.eu.int>>.

European Topic Centre on Nature Conservation (ETC/NC): <<http://www.mnhn.fr/ctn/>>.

The World Conservation Union (IUCN): <<http://www.iucn.org>>.

United Nations Environment Programme (UNEP): <<http://www.unep.org>>.

# Catalonian strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity

Xavier Carceller

Environment Department. Autonomous Government of Catalonia

## 1. Introduction

The strategies for the conservation and sustainable use of biological diversity have their immediate roots in the Convention on Biological Diversity of Rio de Janeiro (1992), which the Spanish State ratified in 1993.

In accordance with the sixth article of the Convention (general measures for conservation and sustainable use), all signatory parties have to develop national strategies, plans or programmes for the conservation and sustainable use of the biodiversity or to adopt strategies, plans or programmes that will reflect, amongst other things, all measures established in the Convention that may affect them.

Despite the fact that the parties to the Convention are the States themselves, in practice, strategies have been formulated in all arenas: on the global scale,<sup>1</sup> in the area of the European Council,<sup>2</sup> the community,<sup>3</sup> the State,<sup>4</sup> etc. In addition, in the Spanish State, several autonomous communities are preparing their own strategies. In the specific case of Navarre, this strategy has just been finalised.

Obviously, documents of such importance cannot be the fruit of improvisation and require the extensive participation of the main sectors involved: public powers, the scientific community, economic agents, social movements, etc.

In Catalonia, in recent years the Environment Department of the Autonomous Government has

---

1. WRI, UICN and UNEP (1992), *Global biodiversity strategy: guidelines for action to save, study, and use Earth's biotic wealth sustainably and equitably*, Washington, World Resources Institute.

2. EUROPEAN COUNCIL, UNEP and EUROPEAN CENTRE FOR NATURE CONSERVATION (1996), *The Pan-European Biological and Landscape Diversity Strategy*, Amsterdam, European Council, UNEP and European Centre for Nature Conservation.

3. EUROPEAN COMMISSION (1998), *Integration of the biodiversity: Strategy of action of the European Community*, Luxemburg, Office of Official Publications of the European Communities.

4. MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE AND DIRECCIÓN GENERAL DE CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA (1999), *Estrategia española para la conservación y uso sostenible de la diversidad biológica*, Madrid, Ministerio de Medio Ambiente and Dirección General de Conservación de la Naturaleza.

fostered the formulation of the Catalan strategy for the conservation and sustainable use of biological diversity, in accordance with the resolution passed by the Catalan Parliament along these lines (1997).

The main tasks carried out until now follow, together with the current planning within the framework of the Agenda 21 of Catalonia and, lastly, the proposal in 1996. These are a series of priority measures for short-term application, which could constitute the way forward for the future strategy action plan.

## **2. Scheduled works within the framework of the elaboration of the Strategy**

### **2.1. *The foundation work of the Institute for Catalan Studies (1996-1999)***

It was necessary, in the first place, to diagnose the status of biological diversity in Catalonia and its components. Obviously, this would not be possible without the effective participation of the Catalan scientific community.

In 1996, the Institute for Catalan Studies proposed to the Environment Department that the necessary foundation work should be done, which resulted, in the same year, in both bodies signing a protocol and co-operation agreement, followed by a new agreement in 1997.

The agreements dealt with the co-ordination of the tasks by the IEC and their financing by the Environment Department. A combined follow-up commission was entrusted with overseeing the work, the end date of which was set for April 1999.

The exhaustive work involved the participation of some one hundred and fifty specialists and cost twenty-two million pesetas. It was formally structured into fifty-five thematic studies grouped into five broad areas, as can be seen in the annexed table (Table 1).

In each topic section, the tasks involved the compilation of all available information, the assessment of the current status, the detection of trends and the formulation of proposals for measures for conserving biodiversity.

The final diagnosis contains a summary of the main data from each study topic, with the definition achieved of the objectives proposed for each case.

In parallel to the preparation of the works of the IEC, the Environment Department, which participated in the work group preparing the State's strategy mentioned above, developed a series of highly diverse actions and initiatives, the most significant of which are detailed below.

### **2.2. *The Electronic Conference on Research and Biodiversity (1998)***

Based on a proposal from the European Work Group on Research and Biodiversity that will receive the support of the XII General Board of the European Commission, the Environment Department organised and co-ordinated this electronic conference.



TABLE 1. *Structure of the base work of the IEC*

<b>1. Social and Political framework</b>
1.1. Institutional ambit — Competencies distribution, administrative and territorial organisation, legislative and planning development
1.2. Agents involved
<b>2. Identification and follow-up of the components of biological diversity</b>
2.1. Identification of the status of the components of biological diversity Ecosystems and habitats — Land ecosystems, continental aquatic ecosystems, marine ecosystems Species and communities — Micro-organisms, marine algae, freshwater algae, fungi and lichens, bryophytes, vascular plants, vegetal communities, non-arthropod invertebrates, arthropods, vertebrates, genes and genomes
2.2. Follow-up of the components of biological diversity
2.3. Maintenance and organisation of the data on biological diversity
<b>3. Conservation of biological diversity and the sustainable use of its components</b>
3.1. Conservation in situ — Protection of the ecosystems and habitats and of the landscape, protected natural reserves, rehabilitation, restoration and creation of natural reserves, conservation of the species and communities, protected species and communities, recuperation and introduction of species, agro systems and systems modified by human exploitation of high diversity, species of agricultural or stock breeding interest.
3.2. Conservation ex situ — Groups requiring conservation measures, installations
3.3. The sustainable use The sustainable use in different sectors — Sustainability of the policies of conservation, agriculture, silviculture, continental hunting and fishing, marine fishing and fish farming, energy and industry, territorial planning and transport, hydraulic resources, tourism and leisure, environmental impact assessment, traditional uses and practices, emergencies
3.4. Economic measures — Economic measures, commercial, fiscal, incentive measures
<b>4. Use of genetic resources</b>
4.1. Access to genetic resources
4.2. Access to technology
4.3. Bio safety
4.4. Patents
<b>5. Investigation, education and information</b>
5.1. Investigation
5.2. Training
5.3. Education
5.4. Public conscience and participation
5.5. Information
5.6. International cooperation

With the participation of more than five hundred specialists, the debates lasted eight weeks and were structured around six topical areas: agriculture; forestry; fishing; conservation of the natural resources; tourism and hunting; and regional policy, physical planning, energy and transport. The conclusions of the different areas<sup>5</sup> contributed diagnoses, priorities and proposals for action constituting valid references for the elaboration of strategies and plans of action.

### 2.3. *The document: Bases for the Catalan strategy on the conservation and sustainable use of biological diversity (1998)*

The Environment Department drafted this document in conjunction with World Biodiversity Day in 1998. The document proposed for the first time a preliminary definition of objectives and priority areas of action to guide the preparation of the strategy, after analysing existing strategies of this nature on both a world-wide and European scale. It was also to define the general programme for the development of the process of formalisation, debate, adoption and application of the strategy, centred around three successive phases: preparation, decision, application and assessment.

With reference to the general objectives of the strategy, the bases determined what would have to be included, which would at least be the following:

- I. To protect the diversity of ecosystems, species and genetic endowments comprising the biological diversity of Catalonia, and the ecological processes they depend on.
- II. To eliminate or reduce the threats that compromise the conservation of the components of biodiversity.
- III. To guarantee that the uses and benefits of the components of biodiversity are sustainable.

### 2.4. *The Information System on Natural Heritage*

The implementation in recent years of the Information System on the Natural Heritage of Catalonia, within the framework of the Environmental Information System of the Environment Department, has opened up new possibilities for approaching and developing the strategy in the future.

The products more directly involved in the inventory, assessment and monitoring of biodiversity, are the following (Figure 1):

---

5. J. A. ESTEBAN, M. J. COSTELLO *et al.* (1998), *Research and biodiversity: A step forward. Report of an electronic conference*, Barcelona, Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient.

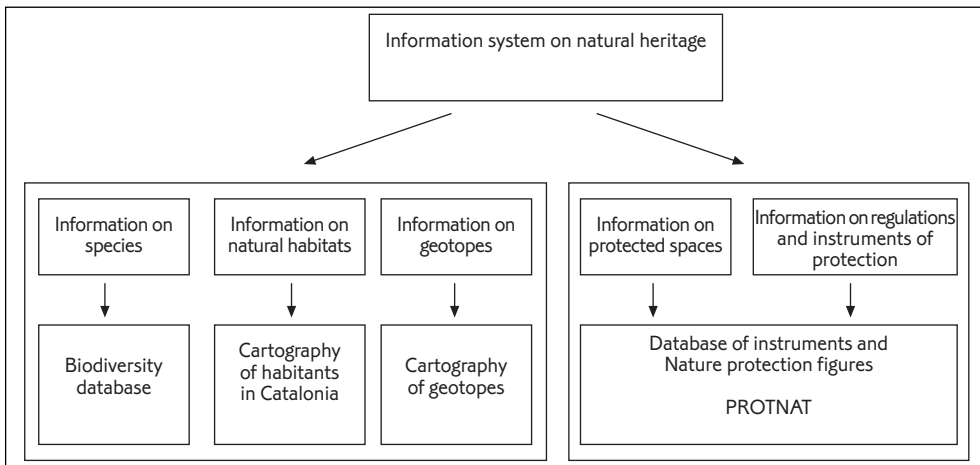


FIGURE 1. Information system on natural heritage.

a) The biodiversity data bank

This contains a systematic data inventory on the distribution of species in the territory of Catalonia. It is a basic tool for finding data (and their source), locating species and their distribution, listing those living in a specific part of the territory, mapping the distributions, etc. The data bank currently has roughly a million entries on flora and vegetation, and work is ongoing with regard to vertebrates, fungi and invertebrates, the first data of which will be available for use quite soon. Access can be made to consult this data bank via <http://www.gencat.net/mediamb/pn.htm>.

The graph on figure 2 is one of the consultation screens of the data bank.

b) The cartography of the habitats in Catalonia

This is a mapping in GIS (Geographical Information System) on a scale of 1:50,000, of the habitats (natural systems and subsystems) in Catalonia, developed, as in the previous case, from an agreement with the University of Barcelona. The units of the key to this mapping are linked via a database to other classifications of European habitats (habitats of Community interest, Corinne biotope classification), and with the classification of vegetation according to associations defined in Catalonia. To date, 21 of the 86 1:50,000 sheets have been compiled that comprise the administrative scope of Catalonia. The completion of this mapping is scheduled for the year 2003. The mapping of the habitats must enable the protection of the diversity of habitats in a territory to be systematised through territorial and urban planning, proper implementation of the Habitat directive of the European Community, a more rigorous, methodical treatment of the question of biological connections and a more efficient application of the assessments of environmental impact, among other applications.

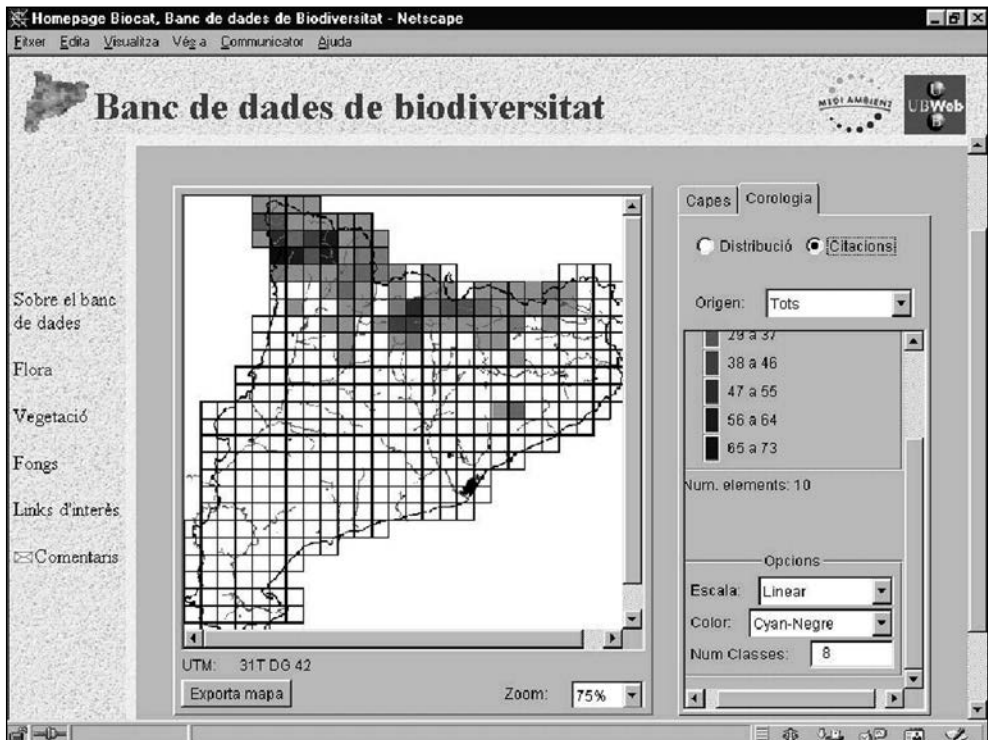


FIGURE 2. Biodiversity data bank.

### c) The inventory of wetlands in Catalonia

In the final stages of preparation and already partially accessible over the Internet, the inventory has identified and cartographically defined more than 220 wetlands. These areas are in themselves the object of ecological characterisation (plant communities, animal assemblages, etc.), of an assessment of their importance and the problems of conservation, as well as the definition of criteria and recommendations for their management. In parallel to this, the inventory is prepared alongside a relational database in the cartography, digitalised on a scale of 1:5,000, which also constitutes a GIS map.

### 2.5. Tasks for monitoring the status of the biodiversity

A strategy of this kind must define the follow-up mechanisms necessary for the permanent, ongoing assessment of the status of the biodiversity and its components, as well as the degree of implementation of the strategy itself and how ideal the measures are that are established therein. In this sense, consideration must be given to the experience accumulated in recent years on the

monitoring of variables of environmental interest, beyond that of the assessment of the status of the natural resources. Data are currently available on a huge variety of variables gathered in recent years by different administrations and which could, in certain cases, be good indicators of the state of the biodiversity and also be useful in evaluating the sustainable use of resources.

In 1998, the Environment Department commissioned the work *Study on the use of indicators on the status of natural resources within the framework of the countries of the OECD*.<sup>6</sup> Viewed from a global viewpoint, this work systematically analyses the indicators suggested by several international bodies and by the European states and also constitutes a reference work for the final preparation of the strategy.

More occasionally, the Environment Department in agreement with the University of Barcelona, has since 1993 developed a monitoring plan of Rhopalocera as bioindicators of changes in the natural systems of Catalonia. This plan, currently comprising 30 sampling stations and systematic follow-ups throughout the whole territory, has provided meaningful data on particularly sensitive sites of our countryside. Its aim is to provide information on the regional scale of the changes experienced by butterfly populations, detecting the trends that could affect the status of a certain species and monitoring the numerical changes in a given locality and, through comparison with results obtained in other areas, determining the impact that local factors may have on the butterfly populations. Aside from being useful *per se*, this follow-up plan has been a pilot experiment that could be completed with the implementation of the monitoring of other bioindicators.

## **2.6. *The Data bank of figures and instruments for the protection of the natural wealth in Catalonia (PROTNAT)***

This gathers all of the information (alphanumerical and cartographic) on the regulations in Catalonia for the protection of habitats and natural reserves of flora and fauna. It also brings together information on the instruments offered by these regulations for the protection of nature through the management of the natural resources (water, soil, forestry operations...). The Data bank comprises an alphanumerical database with its own consultation programme, and several layers of digital maps of the boundaries of the protected natural areas in Catalonia according to the different forms of current protection. It can currently be downloaded from the Internet and on-line consultation is planned for the future.

---

6. J. A. ESTEBAN (1998), *Estudi sobre la utilització d'indicadors sobre l'estat dels recursos naturals en el marc dels països de l'OCDE*, Barcelona, Generalitat de Catalunya, Departament de Medi ambient. (Not published.)

### **3. Current approach of the strategy**

During the time that has passed since the process was started, this approach has undergone substantial modifications for various reasons. On the one hand, other outside experiences have shown the need to adopt a more open, less linear, more iterative method. It does not seem possible to ensure that the postulates of the strategy are assumed by different sectors of society at the social, politico-institutional, and economic levels without the effective participation of all of them in its preparation. Without this, the strategy will not be conducive to the necessary changes, and its function will very easily be limited to simply padding out the already considerable volume of proposals for environmental action lost in the libraries.

It is no simple task to find a fully satisfactory alternative. In all events, it seems obvious that the systems normally used, which focus the discussion on exhaustive, virtually closed documents and restrict them to minority sectors, are not valid.

On the other hand, since 1998, the Environment Department has fostered the formulation of the Agenda 21 for Catalonia with similar objectives but with a more global approach, more far-reaching than that of the strategy. This has made it necessary to articulate the two processes.

Also worthy of mention is another new factor that could have a favourable effect on the development of the process. In the last two years, the Environment Department has taken over from the Autonomous Government on matters such as water, the protection of natural reserves, fauna and flora, forestry and game management, etc., which were combined with those already under its auspices in other areas such as the assessment of the environment, atmosphere, waste, drainage and others. This carries with it a large part of the actions that will have to be covered by the strategy and will, directly or indirectly, affect the framework of action of this Department, which, therefore, finds itself in a position to play a key role.

As a result of all of the above, the process is currently set up highly schematically as shown on figure 3. In short, the works described in the previous point have produced a first diagnosis, which allows the contents to be integrated in Agenda 21 for Catalonia, so that, in this context, it will be then possible to formalise the strategic documents intended to facilitate sectorial debates. At the same time, the diagnosis enables the definition and application of a series of urgent measures (see section 4) as an advance measure and a seed for the future strategic plan of action.

### **4. A proposal of fifty priority measures**

In keeping with the previous point, the Environment Department is preparing a series of measures that could be initiated or finished quite quickly, depending on the case, and parallel to the development of the process of strategy materialisation.

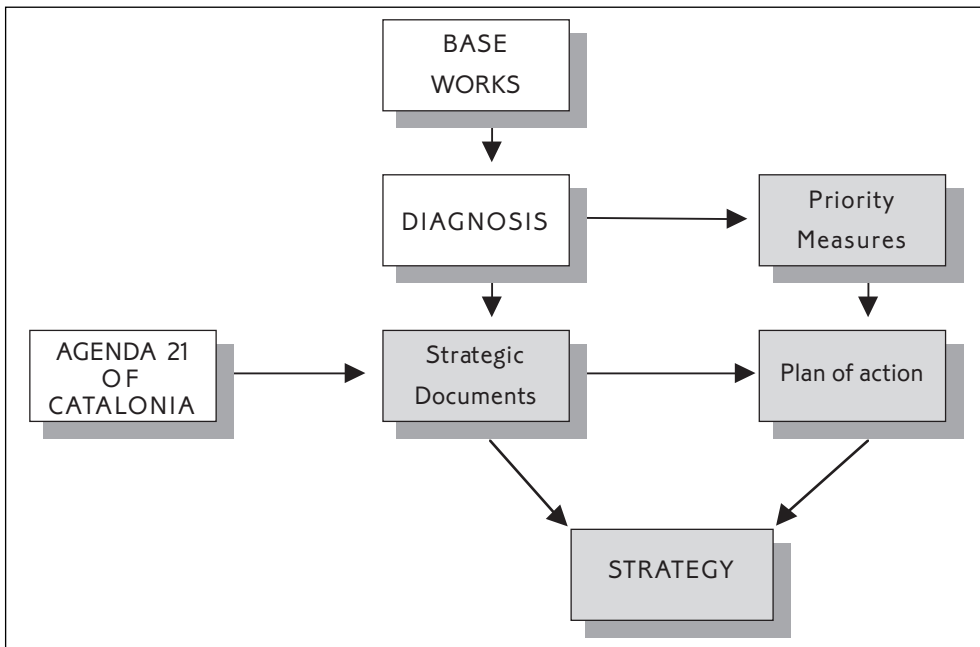


FIGURE 3. Approach of the strategy.

There is currently a first draft working version containing fifty measures and specific actions. The definition of these has been based on the various documents and instruments described in point 2, particularly so for the final diagnosis of the foundation work carried out by the IEC. At the same time, a series of selection criteria have been adopted so that the scheduled measures can be implemented within a reasonably short timeframe. In this sense, actions by the Environment Department already scheduled or underway have been considered, that is, those corresponding to the recommendations listed. Others have also been chosen that could foreseeably be taken on with the same means.

The various measures and actions are grouped into five areas:

- The legal, political and administrative area
- Identification, assessment and monitoring of the components of biological diversity and its conservation
- The conservation of biological diversity
- Sectorial measures for the sustainable use of biological diversity
- Measures favouring a change of outlook and social behaviour

We shall now go on to describe the main measures planned for each of these areas.

#### 4.1. *Measures in the legal, political and administrative area*

Three kinds of actions are envisaged:

a) The administrative structures and legislative instruments will be adapted to the objectives of conservation and the sustainable use of biological diversity.

With regard to the administrative structures, once the competencies for water, nature conservation, forestry and game management, etc., have been centred on the Environment Department, the idea is to adopt organisational formulae to guarantee suitable management capability. Specifically, the creation of one or more agencies with functions in the areas of nature and forestry conservation.

The aim is to update and unify the legislation with the priority preparation of the draft law covering nature and the draft law covering environmental information, diffusion and participation.

b) The conservation and sustainable use of biological diversity will be integrated in sectorial and inter-sectorial policies of the Catalan public administrations.

This first requires the incorporation of the conservation and sustainable use of biodiversity as an essential component in the Agenda 21 of Catalonia and in the local agenda 21s, as well as the consideration of similar criteria in the new legislative instruments which may have some incidence here.

In parallel, there is a proposal to develop specific working programmes aimed at deepening the integration of the conservation requirements and the sustainable use of biological diversity in environmental impact assessment and in the application of the Integral Intervention Law of the Environmental Administration.

The idea is also to enhance the study of the actions needed for introducing the strategic assessment of the impact on the programming and planning instruments, with regard to achieving the immediate integration of the environmental conditioners in the first stages of the decisive processes.

c) International co-operation for the conservation and sustainable use of biodiversity will be nurtured, mainly in the countries or the territories that mainly follow the ecological footsteps set by the Catalan society.

This involves adopting measures to develop the direct presence of the Catalan Administration in such forums, commissions and programmes of the international institutions and organisations,



and particularly those in the European Union, concerning the protection and sustainable use of biological diversity, and promoting and taking part in new international projects for co-operation in development in the field of conservation and sustainable use of biological diversity, particularly in the Mediterranean region.

#### *4.2. Measures of identification, assessment and monitoring of the components of biological diversity and their state of conservation*

This is about highly diverse measures: promoting the inclusion of the inventory and monitoring of biological diversity in all of its aspects among the priority lines of research programming in Catalonia; completing and successively updating the database on biodiversity in Catalonia; a follow-up programme of biological diversity in Catalonia based on a system of indicators centred on ecosystems and species in order to continually supervise and evaluate the status of biological diversity and its components, etc.

They will also include an ecological diagnosis of the Catalan coastline and, in a very different order, the inventory of existing naturalist collections in Catalonia, particularly those that have to be configured by the region's National History Museum.

#### *4.3. Measures for the conservation of biological diversity*

These are grouped together along four specific objectives:

##### *a) To reinforce the system of protected areas in Catalonia*

With this in mind, the idea is to carry out an assessment of the state of conservation of the protected natural areas in Catalonia and to define a system of indicators allowing the ongoing assessment of applied management.

Furthermore, in accordance with the results of the previous work, it will be necessary to implement the text of the Director Plan for the natural reserves under special protection in Catalonia in order to consolidate existing areas and complete the Catalan system of natural reserves and other sites of special protection, thus improving cohesion and enhancing the management capability. Without prejudice to this, new natural reserves might also be immediately declared (of Els Ports, Prades, Montsant and Alt Pirineu), natural landscapes of national interest (Pica d'Estats) and natural reserves (beech forests of Els Ports and others scheduled in the PEIN).

The introduction of the European Network Nature 2000 in Catalonia will be given special transcendence over the base of the Plan of areas of natural interest, and preferential

application in such areas that benefit the Rural Development Programme of Catalonia. This also involves the improvement of the representation of all of the components of biological diversity in Catalonia in the PEIN and the strengthening of the management and financing mechanisms of the Plan.

Complementary to this, regional and local networks will also be encouraged in protected areas with the generation of the necessary territorial information and the creation of specific legal entities such as the nature reserves of local interest, and initiatives from the private sector will be developed for creating, financing and managing protected spaces.

b) To improve the territorial coherence of habitats and populations

This section includes actions such as completing the mapping of the habitats in Catalonia, so as to globally maintain the conservation of the types of habitats, with special attention to endemic, rare or endangered species, and developing initiatives for the protection of particularly fragile or endangered ecosystems (inventory of wetlands of Catalonia, Programme for the conservation of the biodiversity in steppe areas of Catalonia, etc.).

It will also include the adoption, introduction and development of the strategic directives for the maintenance of ecological and landscaping connections between the protected areas, drawn up in line with Resolution 552/V of the Catalan Parliament.

c) To conserve and recover endangered communities and species

The following are considered priority actions: the promulgation of the Decree on the protection of species of the vascular flora in Catalonia, the creation of catalogues and adoption of recovery plans for endangered species, and the implementation of the network to control the seagrass beds.

d) To protect biological diversity *ex situ*

The proposal here is to immediately create a germ plasma bank aimed specifically at conserving protected species. Moreover, it is necessary to promote the appropriate *ex situ* conservation of wildlife species and genetic resources through programmes co-ordinated with gene banks, centres for breeding in captivity, zoos, botanical gardens and collections, and monitor and control protected species in breeding areas.

#### 4.4. Sectorial measures for the sustainable use of biological diversity

a) It will be generally necessary to encourage the adoption of agreements, codes of conduct and plans for the conservation and sustainable use of biological diversity in the different public and private sectors.

Therefore it will also be necessary to go ahead with promoting sectorial audits and cascading good practices in the various sectors.

##### b) Territorial and urban planning

Bearing in mind the importance that the partial territorial plans and other analogous instruments of a supra-municipal nature are likely to take on, the maintenance of biological diversity and ecological permeability of the territory must be urgently introduced in the objectives, methodologies and determinations of these plans. The new cartographic thematic bases and the introduction of administrative techniques such as the strategic impact assessment are some mechanisms that might be employed.

Similar measures are also to be applied to urban planning, which must also be adapted to the indications of the environmental audits and those of the local 21 agendas.

##### c) Agriculture and stock breeding

The application of community financing mechanisms is essential for the implementation of agro-environmental measures aimed at favouring practices compatible with the conservation of natural habitats and species, efficient resource consumption and environmental quality in general. The approval of the Rural Development Programme of Catalonia (2000-2007) in the current year is a key instrument in this sense.

Other specific measures include the development of environmental assessment of the suitability of stock breeding activities, the application of the Plan for the prevention and correction of nitrate pollution and the performance of the inventory, classification and the signalling of the stock breeding routes in Catalonia.

##### d) Forestry sector

Also noteworthy in this case is the application of community financing mechanisms, and particularly the Rural Development Programme of Catalonia, to implement measures aimed at

favouring exploitation methods for the forestry resources that are compatible with the conservation and sustainable use of biological diversity.

The elaboration of the forestry strategy for Catalonia is also proposed within the framework of the General Plan of Forestry Policy and of the future Agency that will be responsible for managing forestry within the Administration of the Autonomous Government.

It is equally important to encourage the sustainable planning of forestry operations through technical management plans, forestry improvements and other similar instruments, based on tools such as the Ecological and Forestry Inventory of Catalonia.

#### e) Hunting and fishing

The main measures include the establishment of new cynegetic planning based on the application of the Order dated 21 April 1999, by which the general instructions are set for the preparation, approval and review of the technical plans for game management; the enhancement of the figure of national game reserves and their declaration in nature conservation legislation; the establishment of a new plan for continental fishing within the framework of future legislation on nature protection; and the establishment of artificial reefs for the protection of coastal reproduction areas.

#### f) Hydraulic management

Basically two kinds of action are contemplated here: the introduction of the objectives of conservation and the sustainable use of freshwater systems in reviewing hydrological planning in Catalonia and the regulation and application of the minimum flows needed to guarantee the development of an acceptable level of aquatic life.

### 4.5. *Measures favouring a change of outlook and social behaviour*

It will be necessary to go ahead with a study of suitable mechanisms for improving incentives (particularly economic, fiscal and financial) for conserving the biodiversity and eliminating such disincentives (particularly economic, fiscal and financial) as might favour the loss of biological diversity. The transcendence and complexity of this issue means that it requires special attention.

In a similar way, access must be given to existing information and knowledge on topics of biological diversity to the public in general and particularly to those responsible for taking decision. One such measure proposed is to develop initiatives and volunteering so as to encourage actions aimed at protecting and monitoring biological diversity widespread over the whole territory.

# The economic value of biodiversity: are the warm glow benefits greater than the child mortality costs?

---

Gareth Edwards-Jones

School of Agricultural and Forest Sciences, University of Wales

## Why value biodiversity?

Let us begin by considering a hypothetical, though familiar debate; that of building a new road to bypass an historic market town. Often on such occasions politicians seem as in favour of roads as do many local residents. Environmentalists on the other hand often seem to be against them. Making a logical and defensible decision in such a situation is difficult, as each group identifies different advantages and disadvantages (costs and benefits) arising from the project. Benefits arise for some local people from a reduction in town centre traffic, and these manifest themselves as reduced noise, reduced air pollution and a safer environment. Other locals though, see only costs arising from the project, and they believe that the reduction in town centre traffic will adversely affect their businesses. The politicians suggest there will be economic benefits on a larger scale as communications between different regions will be improved, while the environmentalists believe the countryside should be protected and natural communities and species should remain undisturbed. The ultimate problem is that the project will affect different groups of people in very different ways and it is difficult to make a rational judgement of the project's costs and benefits.

One approach to solving such problems is to express the impacts of such a project on to a similar scale. Then it would be simple to decide whether or not the benefits of the project were greater than costs. Economists claim to have the perfect solution to this challenge — convert all costs and benefits into a monetary scale. For an economist this solution makes sense as the approach fits neo-classical economic theory which suggests that money can act, albeit imperfectly, as a measure of the extent to which the utility (well-being) of individuals is affected. This is because when faced with a choice between two goods, say 'money' and 'air quality', individuals can (implicitly or explicitly) identify a satisfactory trade-off between the quantities they want of these two goods. Such a trade-off represents a point where the individual is indifferent between the two levels of the alternatives on offer. In other words, there is some amount of money that can exactly substitute for some given decline in air quality, leaving the individual no worse off after the decline than before, because the sum of money substitutes or

compensates for that decline. Comparisons between the effects of different actions are thereby made very straightforward, and the entire decision-making process can be represented as a Cost-Benefit Analysis (CBA) (Hanley and Spash, 1993).

### **What kind of values does biodiversity have?**

Environmental goods clearly impact on human welfare in a wide variety of ways. An important step in valuing the overall effect of such goods is to determine the different categories of value that need to be captured by valuation techniques. These can then be summed to provide a Total Economic Value (TEV), which should indicate the total value of the resource to humans. A taxonomy of such economic values associated with natural resources has been proposed by a number of environmental economists (Weisbrod, 1964; Krutilla, 1967). Although there is not yet complete agreement on this taxonomy, it is widely accepted that environmental values can be split into two broad categories: 'use values' and 'non-use values'.

'Use values' are associated with the values that come as a result of contact with, or use of, natural resources in some way. Use values are of three types. Direct use values are associated with the direct use of resources, and these can be consumptive, as in the extraction of timber from forests or fish from the sea, or non-consumptive, such as the appreciation of a landscape. Indirect use values arise when the environment performs some service for humankind simply through its normal functioning. For example, forests sequester carbon, thereby partly mitigating climate change, trees can stabilise soils and wetlands can purify water. In addition to these values environmental economists have introduced an 'option value'<sup>1</sup> which is defined as the value placed on environmental assets by those people who want to secure the use of the good or service in the future.

Non-use values correspond to those benefits which do not imply contact between the consumers and the good. People do not need to use the good in any way, either directly or indirectly, in order to derive value from it. Such values include 'existence values' which are values that derive simply from the knowledge that a particular good exists. Bequest values have also been hypothesised. These are values that we receive from knowing that we will hand something on to future generations. Table 1 provides an illustrative list of the values usually attributed to forests.

The total economic value of an environmental good is obtained by summing the components of use and non-use values. Some of the economic methods for attaining such values are presented in the next section.

---

1. Note that some authors regard option value as a non-use value.

TABLE 1. *Total economic value (TEV) of forests*

<i>Consumptive goods</i>	<i>Use values</i>		<i>Option</i>	<i>Non-use values</i>	
	<i>Non-consumptive goods</i>	<i>Indirect use</i>		<i>Bequest</i>	<i>Existence</i>
Timber	Scenery	Biodiversity	Biodiversity	Biodiversity	Biodiversity
Fruits, nuts, herbs, latex, gum arabic, litter, etc.	Recreation	Air quality	Community integrity	Scenery	
Fuelwood	Community integrity	Soil quality	Scenery Recreation	Scenery Recreation	
Forage and fodder		Water cycle	Air, soil and water quality	Air, soil and water quality	
Developed recreation and hunting		Climate change			

### Converting biodiversity's value into monetary terms

#### *Theory*

Several techniques have been devised for placing monetary values on environmental goods. Munasinghe (1993) has classified these economic methods into three broad groups: Conventional Market Approaches, Implicit Market Approaches and Constructed Market Approaches. It is not the purpose of this paper to discuss the details of these methods here; interested readers are referred to some of the many references on the topic (e.g. Arrow *et al.*, 1993; Edwards-Jones *et al.*, 2000; Mitchell and Carson, 1989). However a brief outline of the three major groups is given below and in Table 2.

#### Conventional Market Approaches

The principle behind conventional market approaches is to establish a link between an environmental good and some other good that already has a market value. For example, the value of an environmental change, such as an increase in soil stability, could be estimated as the value of *additional* crop resulting from the environmental improvement as compared to the level of production without such an improvement. Alternatively a value for a good such as firewood collected from an Indonesian forest and used in home cooking, could be valued by comparing the price of buying firewood in local market. Methods of this type are deemed to be reliable, quite

TABLE 2. *Classification of valuation techniques classification (adapted from Munasinghe, 1993)*

	<i>Conventional market</i>	<i>Implicit market</i>	<i>Constructed marked</i>	<i>Non-Economic methods</i>
Actual behaviour	Productivity change Opportunity cost Dose-response Preventive expenditures	Travel cost method Wage differential Hedonic pricing	Artificial market	
Potential behaviour	Shadow projects Substitute costs		Contingent valuation	
Other	Cost-effectiveness			Multi-Criteria Anal. Delphi Techniques Env. Impact Assess. Linear Programming

simply because they relate to existing markets. Generally the further the good is from the market place, the less reliable is the estimate of its real value.

### Implicit Market Techniques

These approaches assume that the behaviour of individuals reveals implicit valuations of features of the environment. This may be through wages accepted to work in locations with different levels of environmental quality, prices or rents paid for properties that have particular levels of environmental amenities, or costs associated with specific activities like recreational outdoor trips.

### Constructed Market

On some occasions it is difficult to gain a suitable valuation from either a conventional or implicit market technique, for example, when considering the existence value of a Giant Panda. There simply is no market analogy for this type of good. Hence in order to gain a value it is necessary to construct a hypothetical market for that good. The technique most widely used when doing this is the Contingent Valuation Method (CVM). This technique is controversial because of its distance from real markets, which affects the reliability of its estimates, and because it is inevitably used to value intangible goods such as existence value.

CVM works by simply asking people (usually via some form of questionnaire) to state what they are willing to pay (WTP) for an environmental good or what they are willing to accept (WTA)



in compensation for a loss. The questionnaire format thus simulates a hypothetical (contingent) market for a particular good. In effect, individuals are asked to reveal their indifference between sums of money (known as 'bids' or 'responses') and the supply of the good in question. 'Average' bids can then be summed by the relevant affected population to give a final value for the good in question. Some examples of the results of CVM, and the other techniques are discussed in the next section.

### *Examples*

#### Direct use values

Humankind makes direct use of numerous species for a wide variety of purposes. These include food, clothing, shelter, pharmaceutical, ornamental and aesthetic uses both in developed and developing countries. For example, it has been estimated that only 9 plant species provide 75% of the energy humankind derives from plants (i.e. wheat, rice, maize, barley, sorghum, potato, yam, sugarcane and soybean) (Fowler and Mooney, 1990). In addition to using these species as food items, plants and plant derivatives are used in construction, engineering, power generation and for clothing. However, not all species which are useful to humans are traded in markets. Particularly in developing countries many species are harvested and used directly without any recourse to a market (Table 3). However, not all such harvesting activities are restricted to the developing world; significant amounts of edible fruits and fungi are also collected from the wild in Europe and North America.

Some species provide tangible benefits to humans in other ways besides being the source of food and pharmaceuticals. These benefits include being the quarry of recreational hunting and fishing trips and also of many touristic activities. Estimates of the value individuals place on engaging in these activities are shown in table 4.

#### Indirect use values or ecosystem services

Ecosystem services are the services provided by ecosystems which provide some benefit to humankind. For example, one such service is the decomposition of the large quantity of organic wastes produced by humans and their enterprises, which weigh about 38 billion tonnes worldwide. This decomposition process, which is an ecosystem function, actually provides more than one service to humankind. It removes the vast volume of waste, it may serve to recycle the waste and ensure that important nutrients re-enter managed and natural ecosystems and thereby enable continued plant growth, and also the decomposition of these organic wastes reduces the risk of them causing environmental pollution (Pimental, 1998).

TABLE 3. *Examples of non-market products derived from biological sources*

Country	Ecosystem type	Use of non market products	Monetary value	Reference
Belize	Tropical rainforest	Harvesting of plants for medicinal use	\$3327/ha	Balick and Mendelsohn 1992
Madagascar	Tropical rainforest	Fuelwood	\$38household/p.a.	Kramer <i>et al.</i> (1994)
Madagascar	Tropical rainforest	Crayfish	\$12household/p.a.	Kramer <i>et al.</i> (1994)
Madagascar	Tropical rainforest	Crab	\$3,7	Kramer <i>et al.</i> (1994)
Indonèsia	Tropical rainforest	Rattan	\$5/ha/p.a.	Siebert <i>et al.</i> (1994)

Costanza *et al.* (1997) identified 17 classes of ecosystem service ranging from climate regulation to recreation. Subsequent to identifying these classes of function Costanza *et al.* (1997) went on to attach monetary values to these services and estimated that the total value of ecosystem services to humankind lies between US\$16–54trillion ( $10^{12}$ ) per year, with an average of US\$33 trillion per year. A further breakdown of the contribution of different ecosystems to each of the 17 classes of service suggests that the most valuable services provided by ecosystems are gas regulation and nutrient recycling. The ecosystems which provide the greatest value per ha. are estuaries, wetlands and swamps/floodplains. The value of these ecosystems is largely related to their role in nutrient recycling and waste treatment.

### Existence values

In addition to their direct and indirect values to humans, many species may also have an existence value. This is the value that humans derive from simply knowing that a certain environmental good exists, regardless of whether or not that individual will ever use the good directly or indirectly. Such values are difficult to measure and impossible to validate. They are accessible only through the use of contingent valuation methodology (CVM), and are the source of much debate. For example, is it philosophically reasonable to expect people to be able to convert existence values into monetary terms? Do existence values constitute real values that people hold consistently over long periods of time, or are they simply formed in response to the CVM survey? Do we hold the same level of existence value for all species, or is the existence of some species more valued than others? If so, which are most and least valued and why? Can we hold existence values for extinct species, i.e. we gain some value from knowing that dinosaurs did exist, even though they are extinct? As not all species on the earth are known to man yet, do as

TABLE 4. *WTP for wildlife related activities. All values converted to 1988 constant dollar using GNP implicit deflator indices*

<i>Good</i>	<i>WTP values (US \$)</i>	<i>Technique</i>	<i>Reference</i>
Elk hunting	72.00	TCM	Duffield (1988)
Antelope hunting	67.64	TCM	Loomis and Cooper (1988)
Deer hunting	60.00	TCM	Brooks (1988)
Elk viewing	20.43	CVM	Brooks (1988)
Sport fishing in all Montana's streams	111.89	CVM	Duffield <i>et al.</i> (1987)
Sport fishing in all Montana's lakes	95.11	CVM	Duffield <i>et al.</i> (1987)
Sport fishing in all Montana's waters	75.94	CVM	Duffield <i>et al.</i> (1987)

TCM = Travel Cost Methodology, CVM = Contingent Valuation Methodology

yet undescribed species have any value to us? How does this value change as we learn more about them? Can we have negative existence values, i.e. for pests and disease vectors? Despite much debate on these topics these issues remain largely unresolved, although the list of species for which monetarised existence values have been obtained continues to grow. Table 5 provides some examples of these.

### **Case study: the costs of biodiversity conservation — the case of Uganda**

So far the discussion has centred around identifying and estimating the benefits of biodiversity. Economics, however, is concerned with the balance of costs and benefits. Some species certainly bring costs to humans. For example, despite the use of modern pest management techniques, weeds and pests still reduce food production world-wide by about a third (Conway and Pretty, 1991) while other species act as agents and vectors of human diseases. The impact of these species has been discussed many times (Terry, 1999) and they will not be investigated further here. Rather the rest of this paper will be concerned with the costs associated with conserving biodiversity, in particular the question of whether or not the benefits of biodiversity conservation in many developing countries outweigh its costs.

In order to explore this question some original data collected by Howard (1995), and subsequently reworked with the author, will be presented. Its purpose is to serve as an example of one method of estimating TEV, but more importantly it leads into some interesting insights about the economic and ethical assumptions underlying biodiversity conservation. The overall aims of the work and the methods for data collection are given in detail below, and a brief summary of the main results is presented in tables 6 and 7.

TABLE 5. Examples of willingness to pay (WTP) bids for threatened and endangered species (all figures in 1993 US\$)

Species	Willingness to pay (\$)		
	Low value	High value	Average all studies
Studies reporting annual WTP			
Northern spotted owl	44	95	70
Pacific salmon/Steelhead	31	88	63
Grizzly bear	46		
Whooping crane	35		
Red-cockaded woodpecker	10	15	13
Sea otter	29		
Grey whale	17	33	26
Bald eagle	15	33	24
Bighorn sheep	12	30	21
Sea turtle	13		
Atlantic salmon	7	8	8
Squawfish	8		
Striped shiner	6		
Studies reporting lump sum WTP			
Bald eagle	178	254	216
Humpback whale	173		
Monk seal	120		
Grey wolf	16	118	67
Arctic grayling/Cutthroat trout	13	17	15

SOURCE: Loomis and White, 1996.

### *Aims and rationale*

The aim of the study was to quantify the costs and benefits associated with protected areas in Uganda in order to estimate their Total Economic Value (TEV). This was done by examining each separate component of TEV. Thus, the study attempted to place a value on all direct and indirect uses of Uganda's protected areas, as well as to quantify their option and existence value. It also examined the costs involved in maintaining them, both in terms of direct management costs, and the opportunity costs of protecting the land and resources, rather than using them in some other way such as for agriculture or livestock husbandry. The net benefit to society (NB) of Uganda's protected areas is then derived as the sum of all benefits less the sum of all costs, which can be summarised as:

$$NB_{PAS} = GB_{DU/M} + GB_{DU/NM} + GB_{IU} + GB_{O+} - C_M - C_{LO} - C_D$$

- where
- $NB_{PAS}$  = net benefit to society of maintaining Uganda's protected areas
  - $GB_{DU/M}$  = gross benefits derived from direct use of marketed products
  - $GB_{DU/NM}$  = gross benefits derived from direct use of non marketed products
  - $GB_{IU}$  = gross benefits derived from indirect uses
  - $GB_O$  = gross benefits derived from non-use (option and existence value)
  - $C_M$  = cost of management operations
  - $C_{LO}$  = costs of protection, in terms of lost of opportunities for alternative development
  - $C_D$  = cost to local people in terms of damage to crops and livestock.

## Background on Uganda and its protected areas

Uganda is located on the equator in East-Central Africa, covering an area of about 236,000 km<sup>2</sup> on the central African plateau. The country supports exceptional biological diversity since it lies in a zone of overlap between biotas typical of the east African savannas and those of the west African rainforests. The concentration of this biological wealth in such a small area offers outstanding opportunities to achieve global biodiversity conservation objectives in a cost-effective manner.

According to the 1991 population and housing census (Ministry of Finance and Economic Planning 1994), Uganda supports a population of 16.7 million, giving a density of 85 people per square kilometre. This places Uganda in fourth place behind Rwanda, Burundi and Nigeria in terms of population density in Africa, with 89% of the population living in rural areas. The bulk of Uganda's protected areas were established during the first decades of the century, at a time when the human population was about one fifth its present size. Economically, Uganda is largely dependent upon agriculture, which accounts for about 60% of GDP, and more than 90% of exports, with coffee being the most important of these.

Currently 32,440 km<sup>2</sup> of Uganda is designated as National Parks, Wildlife and Forest Reserves, equivalent to approximately 13.7% of the total area of the country, or 16.7% of its land area. all three categories are 'protected' inasmuch as they support predominantly unmodified natural systems, managed to ensure long-term protection and maintenance of biological diversity, largely to the exclusion of human settlement, cultivation and domestic livestock.

## Methods

The methods used to obtain data in each of these categories are detailed below, and the costs and benefits are expressed as annual flows. As far as possible data are presented for the 1993/94 financial year, although the study covered a five year period (1989-94).

*Benefits derived from direct use of marketed products ( $GB_{DU/M}$ )*

In general the three management authorities responsible for Uganda's protected areas were orientated towards revenue generation from quite distinct sources (at the time of the study; Uganda National Parks and Wildlife Department have subsequently been merged into a new Uganda Wildlife Authority). The National Parks focused on tourism, the Forest Department was concerned with timber and other plant products, while the Wildlife Department dealt with hunting, game cropping and other animal products. Revenue statistics were obtained from the accounts sections of the agencies concerned, through the respective Directors or Commissioners, and represent the most complete record possible for the period of study (1989/94). In some cases, it was not possible to compile the necessary summary statistics from individual site or district financial returns, and these data could not be included in the overall analysis.

*Benefits derived from direct use of non-marketed products ( $GB_{DU/NM}$ )*

There has been only one study in Uganda aimed at quantifying the use of protected area products by local people (Scott, 1994). In view of the paucity of available data, and the perceived importance of community-use to the overall valuation of protected area costs and benefits, a programme of field data collection was undertaken as part of the study. The aim of this programme was to get a broad indication of the value of products derived by local communities from Uganda's protected area system as a whole.

In order to obtain data broadly representative of the protected area estate, three very different study sites were selected:

— Budongo Forest Reserve (825 km<sup>2</sup>), located in a high rainfall area (1500 mm/yr) in Masindi District, with good agricultural potential, but a relatively low human population density (13 households per km<sup>2</sup>).

— Maruzi Hills Forest Reserve (71 km<sup>2</sup>), located in Apac District, with less than 1000 mm of rainfall per annum, in an area best suited to livestock production, but with moderate agricultural potential. With an average human population density of 17 households per km<sup>2</sup>, the district is relatively sparsely populated.

— West Bugwe Forest Reserve (31 km<sup>2</sup>), located in Tororo District, an area of moderate rainfall (1250 mm/yr) and good agricultural potential, already densely populated (45 households per km<sup>2</sup>) and severely deforested.

Two villages were studied at each of these sites, one close to the boundary of the protected area, and one further away. Within each village at least 10 household heads were interviewed about their use of resources from the protected area, and any crop and livestock losses suffered as a result of its proximity. Data were obtained on the quantities of resources collected in the protected areas, the time taken for collection and their local market values. This enabled mean

quantities and values of each product used per household to be calculated and considered in relation to each household's distance from the boundary of the protected area. Combining the data from all six villages enabled the calculation of mean values for households situated at different distances from the boundary. These mean values were then used to extrapolate from household to national level. This extrapolation required estimating the total length of protected area boundary in each district and relating this to household densities in adjacent lands.

### *Benefits derived from indirect uses ( $GB_{IU}$ )*

Although several methods have been developed to place a monetary value on the less tangible attributes of environmental goods (e.g. Contingent Valuation, Travel Cost and Hedonic Pricing methods) (Dixon *et al.*, 1994) they offer only limited opportunities for application in Uganda. This is partly because of an acute shortage of reliable data on the Ugandan environment and partly because the methods were developed within the context of market-orientated industrialised countries.

In the absence of such data from Uganda some estimates of indirect and non-use benefits may be gained from other studies completed for Africa, namely Ruitenbeek's (1989, 1990, 1992) cost-benefit analysis of rainforest conservation in west Africa, and Norton-Griffiths and Southey's (1995) study of the opportunity costs of biodiversity conservation in Kenya. Although the data presented in these studies often depend on rather arbitrary assumptions, they provide a useful indication of the magnitude of the values likely to be obtained for tropical African ecosystems. In this study estimates were made of two indirect ecosystem values: watershed protection and carbon sequestration.

### *Watershed protection*

Many Ugandans depend on watershed protection to maintain regular supplies of high-quality domestic water, control flooding, maintain soil fertility and productivity, prevent sedimentation of dams, irrigation channels and other installations, and sustain fisheries. These benefits may be substantial, as indicated in Ruitenbeek's (1989) study of the conservation of Korup Forest, Cameroon, in which more than 50% of the direct benefits of conservation were attributed to the watershed protection of fisheries, control of flood risk, and maintenance of soil fertility. On the other hand, Norton-Griffiths and Southey (1995) made no attempt to value the role of Kenya's protected areas in watershed and erosion protection, believing that "there is no reason to think that runoff... or sediment yields might be radically altered following the conversion of PRF (i.e. protected area) land to agricultural uses". These two studies illustrate the subjective nature of much environmental valuation work, especially where data are inadequate or non-existent.

In order to provide some indication of the possible value of Uganda's protected catchments, arbitrary figures of 70% of the annual fish catch from Lakes Edward and George, and 20% of the annual catches from Lakes Kyoga and Albert, and the Albert Nile were attributed to this watershed function. This gives an annual value equivalent to US\$13.8 million (Government of Uganda, 1995).

### *Carbon sequestration*

Various estimates have been made in recent years of the damage done as a result of global warming per tonne of carbon released into the atmosphere. Present value estimates range between US\$1.83 and US\$79.20 per tonne, with a central value of US\$10 considered appropriate for general use as the shadow price of carbon (Brown and Pearce, 1994). Using aboveground biomass estimates produced by Uganda's National Biomass Study (Velle and Drichi, 1992), conversion of 'intact' tropical high forest to smallholder agriculture involves a reduction of 70 tonnes dry matter biomass per hectare, equivalent to 35 tonnes of carbon (assuming 50% dry matter is carbon; Brown and Pearce, 1994). Conversion of woodland to grazing land involves a reduction of 34 tonnes dry matter, or 17 tonnes of carbon per hectare (Velle and Drichi, 1992). At present values, the carbon locked up by the protected area estate is therefore worth an estimated US\$245 million, assuming 700,000 ha. of the total is classified as 'intact' high forest and 2,540,000 is 'woodland'. Using a 5% discount rate, this is the equivalent of an annual cash flow of US\$17.4 million over 25 years (or US\$13.4 million over 50 years), a benefit provided by Uganda to the global community.

### *Benefits derived from non-use values ( $GB_{NU}$ )*

Option and existence values are undoubtedly the least tangible benefits associated with Uganda's protected areas, presenting enormous challenges in respect of monetary valuation. To a large extent, they can only be valued according to what society is willing to pay, whether that is revealed through the market place (through, for example, charitable giving to conservation organisations), or stated in response to contingent valuation studies. Given the controversial nature of estimating existence values, only option values of biodiversity were estimated. The option values considered related to the pharmaceutical value of natural vegetation and genetic material for coffee breeding.

Biodiversity supports a valuable plant-based pharmaceutical industry (Principe, 1991). As noted by Pearce and Moran (1994), economic valuation of the pharmaceutical value of biodiversity has been fairly speculative to date, with values based on the market value of the plant raw materials when traded; or the market value of the drugs derived; or the value of lives saved by the drugs. Depending on which of these valuation methods is used, Pearce and Moran (1994) calculated a probable range of values for the pharmaceutical value of rainforest land of between



US\$0.01 and US\$21 per hectare per annum. Ruitenbeck's (1989) estimate of the value of Korup for pharmaceutical development fell within the lower end of this range at US\$0.2 to US\$0.7 per hectare per annum.

Uganda's forests are not as species-rich as either Korup or the rainforests of South America and Asia (Howard, 1991), and most of the species represented are widespread elsewhere. Any market for Uganda's biodiversity would consequently be competitive, reducing the country's ability to capture fully the rent due on this resource (Norton-Griffiths and Southey, 1995; Pearce and Moran, 1994). Accordingly, a conservative figure of US\$0.4 per hectare per annum was applied to the 700,000 ha. of Uganda's protected areas covered by forest, and US\$0.2 to the less species-rich woodland, savanna and wetland systems represented in the remaining 2,540,000 ha. This gives an annual value of US\$788,000.

One further aspect of the option value of Uganda's protected biodiversity is the potential of wild coffee genetic material to contribute to the development and security of the coffee industry. Uganda earns 50-75% of its total export earnings from coffee, a total of US\$200-400 million per annum (Government of Uganda, 1995). It clearly has a strong interest in maintaining wild coffee genetic material for its potential value in the development of disease and pest resistance, and other desirable attributes, and should be prepared to pay for this. A 'premium' equivalent to 0.5% of annual earnings would be in line with accepted 'insurance' practices, adding an annual US\$1.5 million to the option value of the biodiversity within Uganda's protected area estate.

#### *Costs of management of protected areas ( $C_M$ )*

The costs of managing Uganda's protected areas were estimated in terms of actual costs incurred in each year for a five-year review period (1989-94), as recorded by the authorities and donors concerned, and/or by the Ministry of Finance and Economic Planning. Separate lists of recurrent and capital development expenditure were compiled from government records and donor project documents.

Government recurrent expenditure on protected areas was derived in two ways. First, the recurrent budget allocations for the departments concerned were obtained from the Ministry of Finance and Economic Planning's annual 'Summary of Estimates of Recurrent and Development Expenditure'. Second, government expenditures on staff salaries were calculated on the basis of staff numbers and corresponding salary scales in the departments concerned.

#### *Costs of protection, in terms of lost opportunities for alternative development ( $C_{LO}$ )*

The opportunity costs of protected areas were estimated in terms of expected net returns from conversion to land-use patterns characteristic of adjacent areas. Whilst accepting that this

represents a gross over-simplification of complex land-use patterns, it is assumed that protected area land has the potential to support cultivation and livestock in the same proportions, and at similar stocking densities to those observed nearby, as determined by the National Census of Agriculture and Livestock.

The analysis was carried out on a district basis, rather than a land classification one, because the necessary data for this were readily available. Nevertheless it would clearly be more appropriate to examine the potential of land within the protected estate through a more detailed analysis of its inherent capability to support various different crop and livestock regimes. The analysis was carried out in six stages as follows:

1. Assessment of the land area under cultivation in each district. Based on published sources and unpublished government reports, data were compiled for each district on human population densities outside protected areas; the area of land cultivated per capita; and the derived total area under cultivation.

2. Assessment of the land area under protection as parks and reserves in each district. Again, published and unpublished sources were used to compile a complete list of protected areas by district.

3. Assessment of the land area available for livestock in each district. Land which was neither under cultivation nor reserved, was assumed to be used for livestock or lying vacant or under-utilised. Based on government livestock census figures for each district, an average stocking density for this land was derived.

4. Estimation of land values under cultivation. World Bank statistics of the total area of land under each of Uganda's 18 major crops, and gross margins per hectare, were used to derive a figure for the average gross margin for land under cultivation in Uganda.

5. Estimation of land values under livestock. Similarly, available data on the economics of livestock production systems were used to calculate gross margins per hectare within each district, under observed stocking densities (derived in step 3 above).

6. Calculation of the potential value of protected area land under agro-pastoral development. Based on the derived values describing the ratio of cultivated:pastoral land, and average gross margins for agricultural and livestock systems, the potential value of the land presently under protection was calculated.

#### *Costs of crop damage and loss of domestic livestock ( $C_D$ )*

Losses suffered by local people living close to protected areas were assessed in terms of the amount of crops and livestock lost to wildlife, and the amount of time spent on protecting crops and livestock. Data were obtained during the household interviews described above. The value of losses reported was calculated on the basis of farm-gate market prices for the particular crops or stock that had been lost during the previous twelve months. Only the principal crops were considered in the analysis.

## Results

A summary of the net financial return to the Ugandan Government and its agencies, derived from the country's protected areas, expressed in terms of annual cash flows is given in table 6. Uganda earned gross annual revenues of US\$11.7 million from its protected areas, 91% of which came from international donors. A net annual profit of US\$8.6 million was generated, after US\$3.1 million of internal costs paid by Uganda. This gave a benefit/cost ratio of 2.7/1.

Taking a global economic perspective, the results of cost-benefit analysis were changed dramatically (Table 7). Despite annual benefits totalling US\$123.5 million, a net annual cost of US\$65.7 million was incurred, largely because of the very high opportunity cost of land (US\$110.6 million/yr.) and the heavy losses suffered by local communities to their crops and livestock (US\$75.5 million/yr.). Thus the benefit/cost ratio becomes 0.65/1.

## Discussion

### *Do we trust the figures?*

The results of this study suggest that it may be in the Ugandan Government's short-term financial interests to maintain its current protected areas, but from a wider economic perspective there are obviously serious questions over their viability. From an international biodiversity conservation perspective, this is clearly cause for concern. Before considering this further, however, it is pertinent to review some of the assumptions and possible sources of error in the CBA estimates.

The largest single component of the CBA is the opportunity cost of land. The method of estimation assumes that protected area land in each district has the same development potential as other land in the district. In many cases, this is probably a valid assumption, but there are several reasons why this may not be so. Firstly, it is well known that Uganda has a very long history of human occupation and agricultural settlement, so high potential areas were inevitably settled long before any protected areas were created in the early part of this century. Thus protected areas inevitably occupy land that is to some extent marginal. In the most extreme cases, several National Parks and Forest Reserves occupy steep, high-altitude mountain slopes, which have virtually no potential for agricultural development. Furthermore, the estimation method assumes that land is a limiting factor in Uganda and that, if the protected areas were made available for settlement, the land could be developed immediately to levels of productivity observed elsewhere in each district. Almost certainly, this is not the case. Thus, although much of the land designated as protected area undoubtedly has agro-pastoral development potential, this is unlikely to be realised for some time because of constraints other than land shortages. It is therefore something that will need to be considered increasingly in future, and its inclusion here changes the perspective of the analysis from a present-day one, to a probable future scenario.

The second largest component of the CBA is the cost of crop and livestock losses, where the reliability of the data are questionable as it is likely that respondents exaggerate reports of wildlife damage. So the estimates used in the analysis should be taken as indicative of the possible scale of the problem, rather than being considered in any way definitive.

On the benefits side of the CBA, the largest single component is the community-use value of non-market goods. Here, despite the relatively small sample, and possible concerns over the allocation of market prices to the goods and labour, any errors are unlikely to significantly alter the outcome of the CBA. The indirect benefits are, on the other hand, notoriously difficult to quantify, and the basis of the estimates are clearly somewhat arbitrary and debatable. They serve more as a means of highlighting the importance of these rather intangible benefits, than providing a definitive statement of their absolute monetary value. In fact, it is likely that the indirect benefits of Uganda's protected areas are significantly larger than the figures presented here suggest, since they have only attempted to account for two benefits (the fisheries benefit of watershed protection and carbon sequestration), whilst many others are omitted.

The estimation of non-use benefits of ecological goods is always problematical. A realistic assessment of such values might be derived from a contingent valuation survey of the general public around the world. However as Gunawardena *et al.* (1999) point out, there are very real practical and philosophical problems inherent in such an approach. For these reasons any empirical analysis of the option and existence values for globally important protected areas is probably methodologically unfeasible. However, based on the valuations obtained for other similar goods (Norton-Griffith and Southey, 1995) it may be assumed that the globally aggregated true option and existence values would be substantial, probably greater than present donor agency contributions. Thus the existence and option values of Uganda's protected areas

TABLE 6. Annual financial return to the Ugandan Government and its agencies from protected areas in millions of US \$ largely based on 1993/94 data

	<i>Item</i>	<i>Annual flow (millions \$)</i>
Benefits		
	Total revenues	1.007
	Donor contributions	10.677
Subtotal		11.684
Costs		
	Gov't capital development expend.	1.108
	Gov't recurrent expenditure	1.169
	UNP revenue re-invested	0.851
Subtotal		3.128
Net financial benefit (to Uganda)		8.556

TABLE 7. *Economic analysis of Uganda's protected areas in millions of US \$ based on 1993/94 data*

	<i>Item</i>	<i>Annual flow (milions \$)</i>
<b>Benefits</b>		
	Timber values (1)	40.0
	Tourism revenues (2)	16.3
	Potential game utilisation	0.7
	Community-use	33.0
	Watershed benefit to fisheries	13.8
	Carbon sequestration	17.4
	Biodiversity option value	2.3
	<b>Subtotal</b>	<b>123.5</b>
<b>COSTS</b>		
	Financial costs to Uganda	3.1
	Crop and stock losses	75.5
	Opportunity cost of land	110.6
	<b>Subtotal</b>	<b>189.2</b>
	<b>Benefit - Costs</b>	<b>-65.7</b>
	<b>Benefits/Costs</b>	<b>0.653</b>

1. Based largely on application of a shadow price for quality hardwoods of \$200/m<sup>3</sup> and 200,000 m<sup>3</sup> total production.

2. Based on figures of foreign exchange surplus retained in Uganda (UNDP/WTO 1993). Donor contributions were excluded as they constitute a transaction.

are probably larger than the figures used in the CBA, whilst the true opportunity costs under present land-use pressures are probably smaller. Thus the 'true' benefit:cost ratio may be larger than that presented. Unfortunately many of the data required for a definitive CBA of Uganda's protected areas are not available, and these results remain the best available.

### *The ethics of biodiversity conservation — are we being fair?*

An analysis in Kenya (Norton-Griffiths and Southey, 1995) reported similar results to those presented here, and if they were repeatable around other developing countries they would present a severe ethical problem. It is well known that malnutrition and related health problems are relatively more common in developing countries than developed ones (Table 8).

It could be argued that if more land were available for cultivation in developing countries, then more food could be produced and malnutrition and related illnesses would become less prevalent. It is clear from the analysis presented previously that many of the benefits of biodiversity conservation flow to people in developed countries, (e.g. existence value, carbon sequestration, tourism) whilst many of the costs fall on local people (e.g. loss of land for agriculture, and arguably

the associated malnutrition and premature death accompanying food shortages). It is interesting to investigate whether or not we in Europe would be willing to suffer the same balance of costs and benefits as those reported for Uganda and Kenya. For the purposes of such an investigation I will personalise the debate to my own situation.

I live on the edge of Snowdonia, a mountainous National Park in North Wales. One of the local rarities is the Snowdon Lily (*Lloydia serotina*), a small white flower found on the upper cliff faces of Mount Snowdon and other high peaks in the area. I also have a 20-month-old son. Imagine the situation were an omnipotent being to descend into my home one day and say to me:

Gareth, I have the power to increase the probability of the population of Snowdon lily surviving for the next 500 years. I'm sure that as an environmentally aware citizen you think that is a good thing. But in order for that to happen I would need to increase the likelihood of your son dying before he is 10 years old from the current probability of 0.01% to 5%. Will you accept this trade-off in the name of biodiversity conservation?

I would not accept such a proposition. In fact I would not trade any increase in the mortality of my child for any gains in biodiversity conservation. I do not believe I am unusual in taking this stance. But if the analyses of the costs of conservation in developing countries are correct, then this is exactly what we are asking many other people to do. Through supporting the maintenance of protected areas for biodiversity we may be preventing local people from cultivating land and growing food which could keep them and their families alive.

The matter is even more confused because the member states of the European Union recognise that undertaking biodiversity conservation causes a loss of income to their farmers. The opportunity cost of not using land for its most profitable use is exactly the basis on which farmers in the EU are recompensed for adopting agri-environment schemes such as the Environmentally Sensitive Area Schemes and Tir Gofal in the UK (Whitby, 1994). Thus it could be argued that while we in Europe are happy to compensate farmers for lost profit caused by biodiversity conservation, we are simultaneously supporting conservation initiatives in other parts of the world which prevent local people meeting their basic nutritional needs. Is this a defensible ethical stance?

## Conclusions

This paper has reviewed the classes of costs and benefits associated with biodiversity, and discussed some of the reasons why there has been a move towards placing monetary values on these costs and benefits. However, whilst it is understandable that many promoters of conservation have highlighted the benefits of conservation, relatively few analyses have examined the costs of biodiversity conservation. Two of these analyses conducted in Kenya and Uganda have reached similar conclusions that the opportunity cost of using land for conservation may be far greater than the benefits of conservation. Such a conclusion may not be of great

TABLE 8. *Comparative statistics of mortality and food consumption between the 22 most developed countries, Kenya and Uganda. Child mortality and under 5 mortality are per 1000 live births. All data are for 1995*

Country	Measure						
	Child mortality	Under 5 mortality rate	Underweight children under 5 (%)	Adult mortality under 40 %	Life expectancy at birth	Daily per capita supply of calories*	Daily per capita supply of protein (g)
Highest developed countries	29	35	< 1	8	70.1	2,858	74
Uganda	88	141	26	44	40.5	2,249	53
Kenya	61	90	23	15	53.8	1,980	52

SOURCE: Human Development Report 1998.

ethical concern if the opportunity costs were felt simply in terms of profit foregone, as may happen in developed countries. However, when these opportunity costs are expressed in terms of malnutrition and increased child mortality they become of enormous ethical importance.

The analyses of costs and benefits of biodiversity conservation reported for Uganda were static analyses pertinent to a particular time period. However, when deciding on the best way forward it is important to recognise the dynamic nature of economic, social and ecological systems. Ultimately we may hope that the combination of population control and improved agricultural technology will enable the provision of adequate food resources from the land available for such activities. Ideally this would leave adequate land for biodiversity conservation. However, the achievement of such a situation remains a distant dream for much of Africa, and in the mean time human populations continue to grow. Meanwhile species extinction is a permanent event, and while economists can put a monetary value on species, it remains impossible to state logically how many human lives are equivalent to that of an individual mountain gorilla or a banded mongoose, let alone these species overall. Thus while economics has made major technical strides in its ability to convert some human values into monetary terms, the truly important questions about how trading off biodiversity against human welfare remain unanswered.

## References

- ARROW, K.; SOLOW, R.; PORTNEY, P. R.; LEAMER, E. E.; RADNER, R.; SCHUMAN, E. H. (1993). *Report of the NOAA Panel on Contingent Valuation*. Washington: Resources for the Future. [Report presented to the General Council of the US National Oceanic and Atmospheric Administration]
- BALICK, M. J.; MENDELSON, R. (1992). 'Assessing the economic value of traditional medicines from tropical rain forests'. *Conservation Biology*, 6: 128-130.

- BROOKS, R. (1988). *The net economic value of deer hunting in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- BROOKSHIRE, D. S.; D'ARGE, R. C.; SCHULTZE, W. D.; THAYER, M. A. (1982). 'Valuing public goods: A comparison of survey and hedonic approaches'. *American Economic Review*, 72: 165-177.
- BROWN, K.; PEARCE, D. (1994). 'The economic value of non-market benefits of tropical forests: carbon storage'. In: WEISS, J. [ed.]. *The economics of project appraisal and the environment*. Aldershot: Edward Elgar, pp. 102-103.
- CONWAY, G. R.; PRETTY, J. L. (1991). *Unwelcome harvest. Agriculture and pollution*. London: Earthscan Publications Ltd.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; NAEEM, S.; LIMBURG, K.; PARUELO, J.; O'NEILL, R. V.; RASKIN, R.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. (1997). 'The value of the world's ecosystem services and natural capital'. *Nature*, 387: 253-260.
- DIXON, J. A.; SCURA, L. F.; CARPENTER, R. A.; SHERMAN, P. B. (1994). *Economic analysis of environmental impacts*. London: Earthscan Publications Ltd.
- DUFFIELD, J. (1988). *The net economic value of elk hunting in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- DUFFIELD, J.; LOOMIS, J.; BROOKS, R. (1987). *The net economic value of fishing in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.
- EDWARDS-JONES, G.; DAVIES, B. B.; HUSSEIN, S. (2000). *Ecological economics: An introduction*. Oxford: Blackwell Scientific.
- FOWLER, C.; MOONEY, C. (1990). *The threatened gene. Food, politics, and the loss of genetic diversity*. Cambridge: The Lutterworth Press.
- GOVERNMENT OF UGANDA (1995). *Background to the budget, 1995-1996*. Kampala: Ministry of Finance and Economic Planning.
- GUNAWARDENA, UADP; EDWARDS-JONES, G.; MCGREGOR, M. J.; ABEYGUNAWARDENA, P. (1999). 'A contingent valuation approach for a tropical rain forest: A case study of Sinharaja rain forest reserve in Sri Lanka'. In: ROPER, C. S.; PARK, A. [eds.]. *The living forest. Non-market benefits of forestry*. London: The Stationery Office, pp. 275-285
- HANLEY, N.; SPASH, C. (1993). *Cost-benefit analysis and the environment*. Aldershot: Edward Elgar.
- HOWARD, P. C. (1995). *The economics of protected areas in Uganda: Costs, benefits and policy issues*. [Edinburgh:] University of Edinburgh. [Final master's degree project not published]
- (1991). *Nature conservation in Uganda's tropical forest reserves*. Gland: IUCN.
- KRAMER, R.; MUNASINGHE, M.; SHARMA, N.; MERCER, E.; SHYAMSUNDAR, P. (1994). 'Valuing a protected topical forest: A case study in Madagascar'. In: MUNASINGHE M.; MCNEELY J. [eds.]. *Linking conservation and sustainable development*. Washington: World Bank: World Conservation Union (IUCN): Protected area economics and policy.
- KRUTILLA, J. V. (1967). 'Conservation Reconsidered'. *American Economic Review*, 57: 777-786.
- LOOMIS, J.; COOPER, J. (1988). *The net economic value of antelope hunting in Montana*. Helena: Montana Department of Fish, Wildlife and Parks.



- LOOMIS, J. B.; WHITE, D. S. (1996). 'Economic benefits of rare and endangered species: summary and meta-analysis'. *Ecological-Economics*, 18: 197-206.
- MINISTRY OF FINANCE AND ECONOMIC PLANNING (1994). *The 1991 population and housing census, Uganda. National Summary*. Entebbe: Statistics Department.
- MITCHELL, R. C.; CARSON, R. T. (1989). *Using surveys to value public goods. The contingent value method*. Washington: Resources for the Future.
- MUNASINGHE, M. (1993). 'Environmental economics and biodiversity management in developing countries'. *Ambio*, 22: 126-135.
- NORTON-GRIFFITHS, M.; SOUTHEY, C. (1995). 'The opportunity costs of biodiversity conservation in Kenya'. *Ecological Economics*, 12: 125-139.
- PEARCE, D.; MORAN, D. (1994). *The economic value of biodiversity*. London: Earthscan Publications Ltd.
- PIMENTAL, D. (1998). 'Economic benefits of natural biota'. *Ecological Economics*, 25: 45-47.
- PNUD. (1998). *Human development report*. Oxford: Oxford University Press.
- PRINCIPE, P. P. (1991). 'Valuing the biodiversity of medicinal plants'. In: AKERELE, O.; HEYWOOD, V.; SYNGE, H. [eds.]. *The conservation of medicinal plants*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 79-124.
- RUITENBEEK, H. J. (1989). *Social cost-benefit analysis of the Korup Forest, Cameroon*. Goldaming: World Wide Fund for Nature.
- (1992). 'The rainforest supply price: a tool for evaluating rainforest conservation expenditures'. *Ecological Economics*, 6: 57-78.
- (1990). *Economic analysis of tropical forest conservation initiatives: examples from West Africa*. Goldaming: World Wide Fund for Nature.
- SCOTT, P. (1994). 'Assessment of natural resource use by community from Mount Elgon National Park'. *Mount Elgon Conservation and Development Project Technical Report*, 15. Kampala: IUCN Country Office.
- SIEBERT, S. F.; BELSKY, J. M.; RAUF, K. (1994). 'Rattan Management for sustainable livelihoods and forest conservation: The case of Kerinci-Seblat National Park, Indonesia'. In: MUNASINGHE, M.; MCNEELY, J. [eds.]. *Protected area economics and policy. Linking conservation and sustainable development*. Washington: World Bank and World Conservation Union (IUCN).
- TERRY, P. J. [cur.] (1999). 'International crop protection: Achievements and ambitions'. *BCPC Symposium Proceedings*, 73. Farnham: British Crop Protection Council.
- VELLE, K.; DRICHI, P. (1992). *National biomass study, Phase I Technical Report*. Kampala: Forest Department.
- WEISBROD, B. (1964). 'Collective consumption services of individual consumption goods'. *Quarterly Journal of Economics*, 78: 471-477.
- WHITBY, M. [ed.] (1994). *Incentives for countryside management. The case of environmentally sensitive areas*. Wallingford: CAB International.



## Diversity of microorganisms

Carlos Pedrós-Alió  
Institute of Marine Sciences. CSIC

In 1992, zoologists John MacKinnon and Do Tuoc had one of the most unusual experiences in our century. They were exploring a portion of the Vu Quang National Park in Vietnam, when they found the horns of an unknown mammal in the home of a local villager. Local people called this animal *saola*. During the following years, more saola remains appeared and a live specimen was found by zoologists in 1994. Describing a new species of a large mammal such as this is becoming increasingly rare, as most of the suitable habitats have been either thoroughly explored or thoroughly destroyed. In other groups of living organisms, however, describing a new species is still a very common phenomenon. Thus, for example, about 100 new species of Hydrozoans are described every year. Table 1 presents the current estimate of existing species in different groups of organisms. As can be seen, the larger organisms are reasonably well known and estimates of the total number of species are probably quite precise. For the smaller ones, on the other hand,

TABLE 1. *Number of described species and extrapolation (modified from several sources)*

<i>Organisms</i>	<i>Described spp.</i>	<i>Estimated spp.</i>
Mammals	4 500	
Reptiles and amphibians	10 500	
Birds	9 000	
Fish	21 000	
Vertebrates	45 000	50 000
Insects	950 000	30 000 000
Crustaceans	40 000	150 000
Nematoda	25 000	400 000
Other invertebrates	200 000	
Invertebrates	1215 000	33 000 000
Plants	270 000	320 000
Fungi	72 000	1 500 000
Protozoa	40 000	200 000?
Algae	40 000	400 000?
Prokaryotes	6 000	?
Total	1 700 000	50 000 000?

extrapolations are very uncertain. Even in such a well-studied group as the insects there is a large degree of uncertainty: current estimates go from 5 to 50 million species, a whole order of magnitude!

It is accepted that the current census of 1.4 million described species is a gross underestimate of actual biodiversity. The ecologist Robert May argues that “we have a catalogue of all the celestial bodies visible through telescopes, but we do not have an estimate of the number of different living beings sharing the planet Earth with us” (conference at the Sixth International Symposium on Microbial Ecology, Barcelona 1992, see also May, 1988). Knowing this number, however, is becoming a pressing need as the rate of extinction of living species has accelerated through the action of human activities. The disappearance of species from our planet is perceived as a menace for our future and as a loss of genetic resources for potential useful applications. This loss of diversity is most dramatic and obvious in the case of tropical rain forests. Spectacular epiphytes, colorful birds and bizarre insects are disappearing at alarming rates through human action.

Yet diversity is important from other points of view, both theoretical and applied (Sugihara, 1980, May 1981, 1986; Stuart Chapin III *et al.*, 2000). The particular distribution of individuals in different species found in any given community is the result of a large number of interactions among organisms and between organisms and the environment. Thus, diversity is a synoptic property of ecosystems, and its study allows the comparison between different ecosystems without the need to analyze exhaustively all the intricate relationships, components and fluxes.

Diversity is important for other reasons. It has an influence on the carbon, energy and nutrient fluxes. Thus, for example, it appears that very high values of phytoplankton diversity are related to intermediate levels of phytoplankton biomass. However, both very high or very low values of biomass are related to low diversity values (M. Estrada, personal communication).

From an applied point of view, diversity can be used as a diagnostic of the state of a given system, both for management and for monitoring purposes (Magurran, 1988; Ehrlich and Wilson, 1991). In the case of microorganisms, this aspect is essential to predict the fate of genetically engineered microorganisms (GEMs) introduced in natural communities (see for example Halvorson *et al.*, 1985; Sussman *et al.*, 1988), to monitor the effects of human action in natural environments and to know where to look for novel microorganisms of potential commercial value.

In accordance with the relevance of diversity, an increasing amount of resources is being put into its study. An example of the importance awarded to diversity is the recent special supplement (Nature Insight, 2000) of *Nature* devoted to biodiversity. Several international organizations have sponsored workshops to analyze the problem of shrinking biodiversity and to propose solutions. The European Union has recognized the importance of diversity studies in the V Framework Program. And an international program has been set up to promote a coordinated study of biological diversity (DIVERSITAS). As an example of the importance given to microorganisms within this framework, one of the priority packages has been named precisely Diversity of Microorganisms. No other group of living beings has received a comparable level of recognition.

The smaller organisms, especially the microorganisms, remain almost completely unexplored

(Ehrlich and Wilson, 1991). We do not even have an estimate of the total number of microbial species (Table 1). For example, only between 5000 and 6000 species of bacteria have been properly described (Holt *et al.*, 1994). Estimates of the percentage of total bacterial species known keep decreasing as we get better assessments of the diversity of microorganisms, from 20% only a few years ago to less than 5% to much lower. Obviously, these considerations mean that we do not have an understanding of the diversity of microorganisms (Atlas, 1983; Pedrós-Alió, 1993).

The use of molecular methods in field situations, however, is providing scores of genes that may prove to belong to completely different and unknown microorganisms. The student of microbial diversity, therefore, is at present in a situation similar to that of the naturalists in the 18<sup>th</sup> century: promising techniques and concepts are available and a whole world is out there to be explored with these newly developed tools.

### Importance of microorganisms

Microorganisms are the most abundant living beings on Earth. This is clear in terms of individuals, since a milliliter of water contains around 10 million viruses, 1 million bacteria, and 1000 eukaryotic cells (including algae, heterotrophic flagellates and ciliates). In term of biomass, microorganisms are also extremely important in comparison with the better-known animals and plants. Whitman *et al.* (1998) have made estimates of the abundance of prokaryotes in different ecosystems. The results of their exercise are quite surprising. Thus, the biomass of plants on land is estimated to be 560 Pg of carbon (1 Pg =  $10^{15}$  g). In turn, the biomass of prokaryotic microorganisms alone is estimated to be between 353 and 546 Pg of C. These two values are of the same order of magnitude. Most of the prokaryotic biomass is in an environment discovered only a few years ago (Parkes *et al.*, 1994): the subsurface of the Earth. On land, subsurface is taken to be from 8 m below the surface (where  $4.5 \times 10^7$  cells  $\text{cm}^3$  may be found) down to 4000 m (with  $3.4 \times 10^5$  cells  $\text{cm}^3$ ) where temperatures probably prevent the existence of living beings. In the oceans, this habitat encompasses from 10 cm below the surface down to 300 m of unconsolidated sediments. The activities of these subsurface prokaryotes are poorly known. Those of the microorganisms on the surface, however, have been shown to be of paramount importance.

Microorganisms are essential for the functioning of all ecosystems and are responsible for maintaining the composition of the air and the sea in its present form.

— Primary production in the oceans is almost entirely carried out by microorganisms and a substantial portion of this flows through microbial food webs. Thus, microorganisms have a determinant role in the carbon cycle and the emissions or sequestration of  $\text{CO}_2$ .

— The combined action of phototrophic and heterotrophic microbes in the oceans is responsible for the production of volatile methylated sulfur compounds, whose emission into the atmosphere is believed to have a significant impact on global climate.

— Microbial processes constitute the principal means of global cycling of chemicals in the

biosphere, including the degradation of environmental pollutants, and thus are major factors determining the quality of the water, air, soil and the ocean.

— Conversely, they may result in the pollution of drinking and recreational waters and the fouling of fluid streams used in industrial processes.

— Microorganisms result in corrosion and deterioration of materials used by human beings to construct utilitarian objects or works of art.

— Microorganisms involve chemical reactions and pathways that can be harnessed by human beings to produce a variety of useful biotechnological products. Potential diversity of microorganisms is enormous and unknown as well as a potential source of beneficial genes.

— Microorganisms result in disease of animals and plants, prevent disease in animals and plants, and provide important nutrients to animals and plants.

Because of the pervasive impact of microbial processes on human activities and the human condition, it is evident that we must gain a profound understanding of the ecology of microorganisms to benefit from their positive effects and to diminish their negative ones.

### **Diversity and microorganisms**

Diversity has two components: species richness and evenness. Species richness is simply the total number of species present in a community normalized to the total number of individuals or to the volume sampled. Evenness measures the regularity (or lack of it) in the number of individuals per species (Margalef, 1974; Magurran, 1988). We do not know how many species of microorganisms coexist in any given habitat (the richness component of diversity). And we have no idea of the relative abundance of these different species (the evenness component of diversity).

The first step in any diversity study consists of assigning every individual in a community to its proper species. In the case of microorganisms, however, this simple step is impossible. Taxonomy of most microbial groups is still very deficient (Lee *et al.*, 1985; Margulis *et al.*, 1989; Holt *et al.*, 1994, Balows *et al.*, 1992). Thus, the specific composition of microbial communities is totally unknown and diversity studies have only been done with some groups of diatoms (Patrick, 1967, 1975) and other groups of phytoplankton (Margalef, 1974; Estrada *et al.*, 1988). Even with these better-known groups two problems remain. First, traditional examination of samples by microscopy is very time consuming and requires extremely skilled operators. To solve this problem we need to develop methods amenable to automatization but capable of classifying the organisms. And second, it has been recently shown that there is a lot of cryptic genetic variability within morphologically uniform taxons (Medlin, 1995). This problem can be solved only through the use of molecular techniques. These methods, however, are still being developed and can be applied only to a limited number of microorganisms.

Another problem is that we do not have a satisfactory definition of species. Even for eukaryotes there are at least 22 different definitions of species. The case of prokaryotes is more controversial

(Rosselló-Mora and Amman in press). A current definition could be “a monophyletic and genomically coherent cluster of individual organisms that show a high degree of overall similarity in many independent characteristics, and is diagnosable by a discriminative phenotypic property” (Colwell *et al.*, 1995). This phylo-phenetic species concept has developed pragmatically, because of the need of microbiologists to identify specimens causing illness or carrying out particular biochemical processes of interest. But the definition is sufficiently vague that it will create ambiguities in many cases. For the purposes of diversity studies it has an additional drawback: it requires a pure culture of the organism in order to find the phenotypic characters that define it as a species.

This situation arises from the fact that bacteria look very much alike (Figure 1). Morphological traits are insufficient for species determination. It is necessary to isolate the organism in pure culture and then characterize it by physiological and biochemical means. This is how bacterial taxonomy has hitherto been carried out, setting the total number of described species at about six thousand (Holt *et al.*, 1994).

Isolation of pure cultures, however, presents the problem of selectivity. Only the organisms able to grow under the conditions imposed will be selected and identified. This fact has been known for decades (Jannasch and Jones, 1959). When bacteria are counted by a direct microscopic method, the number of bacteria found is always between 100 and 1000 times larger than the number of bacteria that can be grown in cultures from the same habitat. Thus, most of the natural bacterial cells (between 99.0 and 99.9%) remain inaccessible by traditional identification methods. Of course, many of these cells could be dead or they could belong to a few very abundant species. But the possibility of many different and unknown species remains open.

There is increasing evidence that those bacteria able to grow in pure cultures are not the most abundant in nature (Wayne *et al.*, 1987; Ward *et al.*, 1990). For example, Ward *et al.* (1990) studied the microbial mats in Octopus Spring, an ecosystem in Yellowstone National Park (USA) that had been studied for a long time with conventional methods (Brock, 1978). Ward *et al.* (1990) retrieved, in a non-selective way, the 16S rRNA molecules from the mat and sequenced them. None of the retrieved sequences corresponded to known microorganisms, not even to the many strains isolated from the mat itself throughout the years. In fact, it seems that most of our knowledge of microbiology stems from the study of a few ‘weeds’ such as *Escherichia coli*, which only accounts for 0.01% of the bacterial cells present in its natural habitat: the digestive tract of vertebrates.

Another example is that of the SAR11 cluster of marine sequences. Members of this group have been retrieved from all marine samples examined (Giovannoni *et al.*, 1990; DeLong *et al.*, 1993; Fuhrman *et al.*, 1993; Mullins *et al.*, 1995; Martínez and Rodríguez-Valera, in press). Further, they have been shown to be relatively abundant through hybridization. However, organisms with these sequences have not been isolated. On the other hand, some apparently common marine bacteria, such as members of the genus *Roseobacter*, are isolated from the sea with relative ease (González *et al.*, submitted).

This appalling state of affairs can be solved only through the introduction of molecular

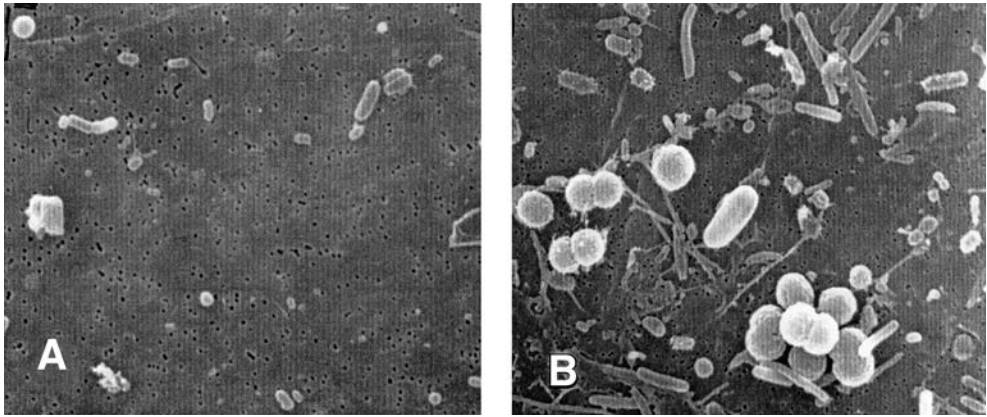


FIGURE 1. Scanning electron micrographs of marine heterotrophic bacteria (A) and anaerobic freshwater prokaryotes from Lake Cisó (B). Microorganisms are seen on the surface of polycarbonate filters. The 0.2  $\mu\text{m}$  diameter pores are seen as little dark circles.

techniques able to give ecologically meaningful answers in field situations. When we analyze sequences from environmental samples we have only a fragment of one gene, usually the small subunit rRNA (16S in prokaryotes and 18S in eukaryotes). We ignore everything about all the other genes and about the phenotype of the organism that originally had that sequence. Studies have been carried out with well-known microorganisms to provide a rule of thumb relating differences among sequences in the 16S rDNA gene to differences among conventional species. It appears that bacterial strains belonging to the same species have about 97% (or higher) similarity in the sequences of their 16S rDNA gene (Stackebrandt and Goebel, 1994). This number can be used as a very general guide to get a feeling of how similar or how different environmental sequences among them are. However, it has to be kept in mind that as long as pure cultures are not available we are not dealing with species but with operational taxonomic units (OTUs). The second question that must be kept in mind is that the rDNA sequence is very adequate to explore relationships among distantly related organisms, but it does not have enough resolution to discriminate bacteria at the species level. Therefore, studies of environmental samples based on the 16S rDNA sequences will be underestimating the number of microbial species. This means that microbial diversity studies will be done with entities that are not species. This is not such a serious problem as it may appear. Diversity can be studied with any kind of unit, as long as the definition is clear and used consistently in all systems studied. In numerical taxonomy, for example, OTUs have been used successfully.

### How many species of microbes are there?

There are several reasons to think that the total number of species of microorganisms should be very high. In the first place, microorganisms, and especially prokaryotes, have been on the Earth



since about 3.5 billion years ago, while eukaryotes have been around for 1 billion years, and animals and plants are known from the fossil record only since about 0.5 billion years ago. Therefore, prokaryotes have had much more time than animals and plants to evolve and specialize in many different tasks. For example, all animals and plants use one kind of respiratory metabolism to obtain energy: respiration of organic matter with oxygen to produce carbon dioxide and water (and to a lesser extent, animals also use lactic acid fermentation). Bacteria, on the other hand, are able to use a considerable variety of respiratory metabolisms. The final electron acceptor for example, can be oxygen, nitrate, sulfate, carbon dioxide or a variety of organic molecules. Simplifying evolution to a caricature, the core steps in the reproduction, growth and energy obtention of the cell were developed and diversified by prokaryotes. Eukaryotes then picked up one or two of these and diversified secondary metabolism and morphology.

There is another reason to expect many species among prokaryotes: the fractal structure of nature. As we look at smaller scales into natural structures (be it soil particles or plant leaves) there is an increasing amount of detail. The smaller an organism is, the more of these structures it can colonize (Morse *et al.*, 1985). Thus, small organisms may be expected to have many more different niches to colonize than larger organisms. If this is true there should be many more species of small than of large organisms.

On the contrary, there is also a reason to expect lower numbers of species among the microorganisms. Microorganisms are generally found in astronomical numbers and, due to their size, they are easily transported to very distant places. Therefore, individuals of any species will be constantly arriving at potential new niches and local extinctions will be unlikely. Given this scenario, rates of allopatric speciation will be low and the total number of species should not be too high (Finlay and Fenchel, 1998). As a consequence, microbial species should be cosmopolitan and the total number of species should be relatively low. This reasoning is behind the classical statement about microorganisms that “Everything is everywhere. The environment selects” by Baas-Becking and Beijerinck.

Is there any evidence for any of these trends? In the first place, the phylogenetic tree based on the small subunit rRNA (16S for prokaryotes and 18S for eukaryotes) clearly demonstrates that prokaryotes have diversified much more than eukaryotes (Figure 2). The difference is spectacular between prokaryotes and animals and plants. The latter two groups of complex organisms are but small branches within the Eukaryal domain. Thus, the phylogenetic distance between yogurt-making bacteria and an intestinal bacterium such as *Escherichia coli* is much larger than that between human beings and protozoa.

These distances, however, are not easily translated into number of different species. As explained above, the species concept is difficult to define with precision, both for eukaryotes and prokaryotes. Therefore, we cannot deduce the existence of a large number of species from the fact that prokaryotic strains are very distantly related.

The question of increasing numbers of species with decreasing body size was shown to exist for terrestrial animals (May, 1988). The relationship would predict around 108 ciliate species for

example. However, the actual data showed fewer species than predicted for organisms smaller than 1 cm. May thought this could be due to the fact that taxonomy is in a much less developed state for smaller organisms. This is certainly the case for microorganisms. Thus, the trend does exist, but we are not sure whether we can extrapolate it to the microorganism size range.

In conclusion, it is premature to try to evaluate whether the total number of microbial species is large or small. However, one of the consequences of the dimension of this number of species can be examined. If the total number of species is low, most or many microbial species should be cosmopolitan. On the other hand, if the total number of species is large, endemic microbial species should be common. Examples of different microorganisms will be examined in the next section.

### Are microbial species cosmopolitan?

#### *Prymnesiophyta*

A particularly relevant example is that from two different Prymnesiophyte genera: *Phaeocystis* and *Emiliania* (Medlin, 1996). The prymnesiophytes are a very common and widespread group of phytoplankton algae. Their tracer pigments (19'-hexanoyloxyfucoxanthin) are regularly found in most marine areas of the world (Moon-van der Staay *et al.*, 2000). Further, both *Phaeocystis* spp. and *Emiliania huxleyi* are known to form large blooms extending for up to 500,000 km<sup>2</sup>. Using three different genetic markers, *E. huxleyi* clones from different areas of the world were shown to

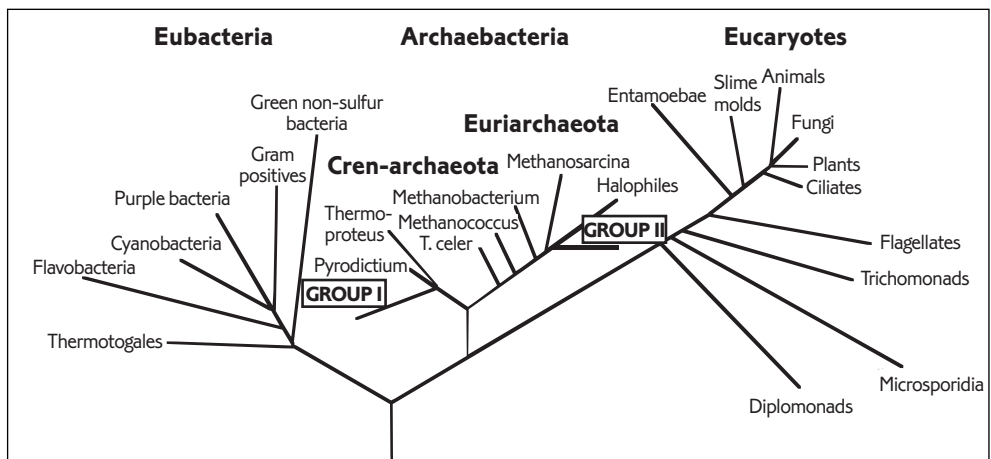


FIGURE 2. Phylogenetic tree of life based on small subunit ribosomal RNA sequences. Three domains of living beings are apparent: Bacteria, Archaea and Eukarya. Within the Archaea there are two branches. Each branch has one group of marine representatives that have not been isolated in pure culture.

SOURCE: modified from Woese *et al.*, 1990.

be identical (Medlin, 1996). This is remarkable, because this organism can be found in a wide range of latitudes, from subpolar oceans down to tropical areas. Obviously *E. huxleyi* is a cosmopolitan species. In the case of *Phaeocystis*, a similar genetic analysis grouped strains in two clusters and three different species: a cold water cluster would include *P. pouchetii* from the Arctic and *P. antarctica* from the Southern Ocean, while the other species, *P. globosa*, occurs in warm waters and is the only member of the second cluster (Medlin *et al.*, 1994). Thus, *Phaeocystis* strains have differentiated into species adapted to different oceanic regions. It is particularly interesting to note that cold water species are different in the Arctic and the Antarctic. Comparison of these two oceans should be promising to examine the question of whether microbial species are cosmopolitan or not. In the case of *E. huxleyi*, lack of differentiation is attributed to a recent appearance of this species as a dominant bloom-forming phytoplankter. Studies of the geological record indicate that *E. huxleyi* substituted *Gephyrocapsa* sp. as the major coccolithophorid only from the start of the Holocene (Brown and Yoder, 1994).

### *Polar sea ice bacteria*

The sea ice at both poles of the Earth provides a likely candidate to find endemic bacteria (Staley and Gossink, 1999). The sea ice caps cover between 7 and 10% of the oceans' surface, thus making an ecosystem of considerable extension. Presumably, bacteria living in ice should be psychrophilic, adapted to low temperatures and unable to survive in the many thousands of kilometers of warm waters separating one pole from the other. Alternative transport mechanisms also seem unlikely. Thus, for example, migration with the Arctic tern would also require many thousands of kilometers through warm air. Transport through ice crystals in the high atmosphere would involve heavy doses of sterilizing radiation. Transport with deep sea currents, finally, would require hundreds of years and it is difficult to imagine that sea ice bacteria would be able to persist so far away from the ice for such a long period of time.

Staley and co-workers isolated about 200 gas-vacuolate strains of bacteria from both Arctic and Antarctic sea ice (Figure 3, Staley and Gossink, 1999). They found at least three examples of bacterial genera which showed different species in the Arctic than in the Antarctic (Table 2). This indicates that at least some bacterial species are not cosmopolitan and that endemisms do exist among bacteria.

### *Marine Archaea*

Massana *et al.* (2000) compared the presence and phylogenetic composition of marine planktonic archaea in different marine provinces ranging from the Southern Ocean to the North Atlantic (Figure 3). Samples from eight different environments were collected at two depths

(surface and aphotic zone), and sixteen genetic libraries of PCR amplified archaeal 16S rRNA genes were constructed. The libraries were analyzed by a three-step hierarchical approach. Membrane hybridization experiments showed that most archaeal clones affiliated with one of the two groups of marine archaea previously described: the crenarchaeotal group-I and the euryarchaeotal group-II. One rDNA clone of 2328 analyzed was related to a different euryarchaeal lineage, recently recovered from deep marine plankton. In temperate regions (the Pacific Ocean, the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea) both major groups were found at the two depths investigated, group-II predominating at surface and group-I at depth, whereas in Antarctic and Subantarctic waters group-II was practically absent. The clonal composition of archaeal libraries was investigated by an RFLP analysis using two tetrameric restriction enzymes, which defined discrete OTUs. The OTUs thus defined were phylogenetically consistent: clones belonging to the same OTU were highly related. The clonal diversity as sampled via RFLP analysis was low, with most libraries being dominated by only one or two OTUs. Some OTUs were distributed in samples from very distant places, indicating ubiquity of some phylotypes. Thus, marine archaea seem to be cosmopolitan.

#### *Comparing marine and freshwater phototrophic bacteria*

A very suggestive example was studied by Emilio Casamayor (unpublished data). He obtained pure cultures of purple sulfur bacteria from different sources. There were two groups of bacterial cultures. The first one consisted of cultures of *Chromatium purpuratum* from distant marine areas including the Caribbean Sea, the Mediterranean, and the Sea of Japan (Figure 3). The second group, in turn, consisted of cultures of *Chromatium minus* isolated from different lakes in northeastern Spain. These lakes (El Tobar, Banyoles and Estanya) are only a few hundred kilometers apart from each other. The marine areas sampled, on the other hand, are thousands of kilometers apart. Casamayor analyzed the low molecular weight RNA of these cultures and compared the resultant band patterns among them. Of course, the cultures formed two different

TABLE 2. *Genera of sea ice gas-vacuolate bacteria with different species in each pole*

<i>Bacterial group</i>	<i>Genus</i>	<i>Arctic species</i>	<i>Antarctic species</i>
alpha-Proteobacteria	<i>Octadecabacter</i>	<i>O. arcticus</i>	<i>O. antarcticus</i>
beta-Proteobacteria	"Iceobacter"	strains 37, 174	strain 90
<i>Cytophaga-</i> <i>Flavobacterium-</i> <i>Bacteroides</i>	<i>Polaribacter</i>	<i>P. filamentus</i>	<i>P. franzmannii</i> <i>P. glomeratus</i> <i>P. irgensii</i>

SOURCE: Staley and Goslink, 1999.

clusters, one for each species. The surprising finding, however, was the very different degree of diversity within each cluster. While all the marine cultures were virtually identical, the freshwater cultures were very distantly related to each other, despite the much shorter distances between their original environments. Purple phototrophic bacteria in lakes live in the deep anoxic water layers, separated from the surface by the oxic shallow water layers. Thus, perhaps, anoxic layers of lakes act as islands in an aerobic world. This would reduce dispersion of anaerobic bacteria from one lake to another lake and would favor differentiation of new endemic species. In the ocean, on the other hand, these bacteria tend to leave as symbionts of crustaceans and dispersion is facilitated by marine currents. This example illustrates our ignorance about which environments are more likely to hold a large microbial diversity and suggests that we have to strain our imaginations in order to think which ecosystems may be islands for microorganisms.

### Substitution of bacterial species in time

Casamayor *et al.* (in preparation) analyzed the seasonal evolution of the bacterioplankton community from a meromictic lake (Lake Vilar, Banyoles, N.E. Spain) by using simultaneously four culture-independent approaches, i.e., microscopy, PCR-DGGE fingerprinting and further sequencing of 16S rDNA fragments, *in situ* whole cell hybridization (FISH), and flow cytometry. Seasonal mass developments of one *Synechococcus*-like cyanobacterium, one *Chlorobium phaeobacteroides*-like green sulfur bacterium and one *Thiocystis minor*-like purple sulfur bacterium, were quantified through light microscopy. DGGE recovered these conspicuous

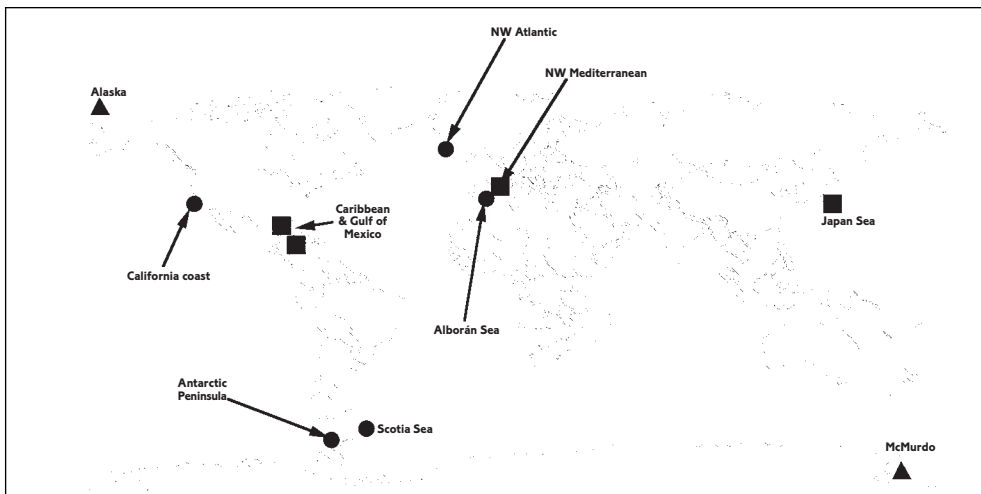


FIGURE 3. Map of the world's oceans showing the areas mentioned in the different examples used in the text: circles, archaeal samples in Massana *et al.* (2000); triangles, gas-vacuolate bacterial isolates in Staley and Gosink (1999); squares, phototrophic bacterial isolates in Casamayor *et al.* (in preparation).

populations and, additionally, populations belonging to the *Cytophaga* phylum as predominant community members. The 16S rRNA sequences analysis revealed higher genetic diversity than expected in these groups. Thus, PCR-amplified sequences of two *Synechococcus* (98% similarity each other), two *Cytophaga* (93-99%) and two *Thiocystis*-like cells (93% similarity) were selectively recovered in time. The presence in the community of natural subpopulations corresponding to slightly different 16S rRNA sequences was corroborated by FISH and flow cytometry. Two subpopulations of *Thiocystis* and two of *Synechococcus*-like cells were monitored by FISH and flow cytometry respectively. A shift in the prevailing subpopulation in spring to a different one in summer was observed. The two *Synechococcus*-like populations had different pigment compositions, as revealed by flow cytometry. Thus, the function of the guild was maintained but the identity of the microbial species changed in time. These results reveal that there is considerable hidden diversity even within one ecosystem.

### Concluding remarks

Margalef (1994) has introduced a useful distinction between 'biodiversity' and 'diversity'. Biodiversity would be the total number of genomes existing on Earth. Diversity of any given ecosystem would be the particular combination of genomes forming the community at any particular point in time. Thus, diversity of an ecosystem consists of a subset of the biodiversity of the planet. Using a literary metaphor, biodiversity would be like the dictionary containing all the words in a language, while diversity would be the particular words (and their relative frequencies) chosen to write a particular book.

Perhaps a way to reconcile the observation of Baas-Becking with the examples of endemic or restricted-range species shown above is to think in terms of biodiversity and diversity. In the case of microorganisms, the enormous numbers and the easiness of dispersal would cause the whole dictionary to be available at any given point on Earth. In the case of animals and plants, on the other hand, biogeography and history determines that only a portion of the dictionary is available in each place and time. However, the diversity of any ecosystem at a given point of time will be limited both for microorganisms and for large living beings. In the case of microorganisms, only a few of the genomes available will be able to grow in a particular set of environmental conditions. If these conditions are fairly constant in time (as in the polar waters) many genomes present in resistance forms and/or in very small numbers will never be able to grow and form part of the active assemblage of the system. These systems will, then, favor the appearance of restricted-range species and even of endemic species. The question of how many microbial species there are, however, will have to wait until we develop better concepts to describe what a microbial species is and methods to retrieve microbial species from nature.

## Acknowledgments

The work at my laboratory has been funded by DGICYT grant PB91-075 and EU grant MIDAS MAS3-CT97-0154. I thank Juan Isidro Calderón-Paz, Emilio O. Casamayor, Ramon Massana, and Beatriz Díez for their dedication to solving the 'mysteries' of microbial diversity.

## References

- ATLAS, R. M. (1983). 'Diversity of microbial communities'. *Adv. Microb. Ecol.*, 7:1.
- BALOWS, A.; TRÜPER, H. G.; DWORKIN, M.; HARDER, W.; SCHLEIFER, K. H. [eds.] (1992). *The prokaryotes*. 2nd ed. Berlin: Springer .
- BROCK, T. D. (1978). *Thermophilic microorganisms and life at high temperatures*. New York: Springer.
- BROWN, C. W.; YODER, J. A. (1994). 'Coccolithophorid blooms in the global ocean'. *J. Geophys. Res.*, 99: 7467-7482.
- CASAMAYOR, E. O.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; MUYZER G.; AMANN, R. *Interpreting microbial diversity at the 16S rRNA level: seasonal succession of highly related ecotypes*. [In preparation]
- CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. [eds.] (1997). *Species the units of biodiversity*. London: Chapman and Hall.
- COLWELL, R. R.; CLAYTON, R. A.; ORTIZ-CONDE, B. A.; JACOBS, D.; RUSSEK-COHEN, E. (1995). 'The microbial species concept and biodiversity'. In: ALLSOPP, D.; COLWELL, R. R.; HAWKSWORTH, D. L. [eds.]. *Microbial diversity and ecosystem function*. Oxon: CAB International, pp. 3-15.
- DELONG, E. F.; FRANK, D. G.; ALLDREDGE, A. L. (1993). 'Phylogenetic diversity of aggregate-attached vs. free-living marine bacterial assemblages'. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 924-934.
- EHRlich, P. R.; WILSON, E. O. (1991). 'Biodiversity studies: Science and policy'. *Science*, 253: 758-762.
- ESTRADA, M.; MARRASÉ, C.; ALCARAZ, M. (1988). 'Phytoplankton response to intermittent stirring and nutrient addition in marine microcosms'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 225-234.
- FINLAY, B. J.; FENCHEL, T. (1999). 'Divergent perspectives on protist species richness'. *Protist*, 150: 229-233.
- FOISSNER, W. (1999). 'Protist diversity: estimates of the near-imponderable'. *Protist*, 150: 363-368.
- FUHRMAN, J. A.; MCCALLUM, K.; DAVIS, A. A. (1993). 'Phylogenetic diversity of subsurface marine microbial communities from the Atlantic and Pacific Oceans'. *Appl. Environ. Microbiol.*, 59: 1294-1302.
- GIOVANNONI, S. J.; BRITSCCHI, T. B.; MOYER, C. L.; FIELD, K. G. (1990a). 'Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton'. *Nature*, 345: 60-63.
- GONZÁLEZ, J. M.; SIMÓ, R.; MASSANA, R.; COVERT, J. S.; CASAMAYOR, E. O.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; MORAN, M. A. *Bacterial community structure associated with a dmsp producing North Atlantic algal bloom*.

- HALVORSON, H. O.; PRAMER, D.; ROGUL, M. [eds.] (1985). 'Engineered organisms in the environment: scientific issues'. *Amer. Soc. Microbiol.* Washington, DC.
- HOLT, J. G.; KRIEG, N. R.; SNEATH, P. H. A.; STALEY, J. T.; WILLIAMS, S. T. [eds.] (1994). *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. 9th ed. Baltimore: Williams and Wilkins: 787.
- JANNASCH, H. W.; JONES, G. E. (1959). 'Bacterial populations in sea water as determined by different methods of enumeration'. *Limnol. Oceanogr.*, 4: 128-139.
- LEE, J. J.; HUNTER, S. H.; BOVEE, E. C. [eds.] (1985). 'An illustrated guide to the Protozoa'. *Soc. Protozoologists*. Kansas.
- MAGURRAN, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Barcelona: Omega.
- (1994). 'Diversity and biodiversity: Their possible meaning in relation with the wish for sustainable development'. *An. Acad. bras. Ci.*, 66 [supl. 1]: 3-14.
- MARGULIS, L.; CORLISS, J. O.; MELKONIAN, M.; CHAPMAN, D. J. [eds.] (1989). *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones and Bartlett.
- MASSANA, R.; DELONG, E. F.; PEDRÓS-ALIÓ, C. (2000). 'A few cosmopolitan phylotypes dominate planktonic archaeal assemblages in widely different oceanic provinces'. *Appl. Environ. Microbiol.*, 66: 1777-1787.
- MAY, R. M. (1981). 'Patterns in multi-species communities'. In: May, R. M. [eds.]. *Theoretical ecology. Principles and applications*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Ass. Inc., pp. 197-227.
- (1986). 'The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats'. *Ecology*, 67: 1115-1126.
- (1988). 'How many species are there on Earth?'. *Science*, 241: 1441-1449.
- MEDLIN, L. K. (1995). 'New avenues in understanding oceanic biodiversity (the molecular way)'. In: HEMPEL, G. [ed.]. *The ocean and the poles. Grand challenges for European cooperation*. Jena: Gustav Fischer, pp. 229-243.
- MEDLIN, L. K.; LABGE, M.; BAUMANN, M. E. M. (1994). 'Genetic differentiation among three colony-forming species of *Phaeocystis*: further evidence for the phylogeny of the Prymnesiophyta'. *Phycologia*, 33: 199-212.
- MOON-VAN DER STAAY, S. Y.; VAN DER STAAY, G. W. M.; GUILLOU, L.; VAULOT, D. (2000). 'Abundance and diversity of prymnesiophytes in the picoplankton community from the equatorial Pacific Ocean inferred from 18S rDNA sequences'. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 98-109.
- MULLINS, T. D.; BRITSCHGI, T. B.; KREST, R. L.; GIOVANNONI, S. J. (1995). 'Genetic comparisons reveal the same unknown bacterial lineages in Atlantic and Pacific communities'. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 148-158.
- NATURE INSIGHT (2000). 'Biodiversity'. *Nature*, 405: 207-253.
- PARKES, R. J.; CRAGG, B. A.; BALE, S. J.; GETLIFF, J. M.; GOODMAN, K.; ROCHELLE, P. A.; FRY, J. C.; WEIGHTMAN, A. J.; HARVEY, S. M. (1994). 'Deep bacterial biosphere in Pacific Ocean sediments'. *Nature*, 371: 410-413.



- PATRICK, R. (1967). 'The effect of invasion rate, species pool, and size of area on the structure of the diatom community'. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 58: 1335-1342.
- (1975). 'Stream communities'. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. [eds.]. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Belknap Press, Harvard University, pp. 445-459.
- PEDRÓS-ALIÓ, C. (1993). 'Bacterioplankton diversity'. *Trend Ecol. Evol.*, 8: 86-90.
- ROSSELLÓ-MORA, R.; AMMAN, R. *The species concept for prokaryotes*.
- SMETACEK, V. (1995). 'Biodiversity and production in the water mass'. In: HEMPEL, G. [ed.]. *The ocean and the poles. Grand challenges for European cooperation*. Jena: Gustav Fischer, pp. 207-216.
- STACKEBRANDT, E.; GOEBEL, B. M. (1994). 'Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology'. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 44: 846-849.
- STALEY, J. T. (1997). 'Biodiversity: are microbial species threatened?'. *Curr. Opinion Biotechnol.*, 8: 340-345.
- STALEY, J. T.; GOSINK, J. J. (1999). 'Poles apart: biodiversity and biogeography of sea ice bacteria'. *Annu. Rev. Microbiol.*, 53: 189-215.
- STUART CHAPIN III, F.; ZAVALETA, E. S.; EVINER, V. T.; NAYLOR, R. L.; VITOUSEK, P. M.; REYNOLDS, H. L.; HOOPER, D. U.; LAVOREL, S.; SALA, O. E.; HOBBIIE, S. H.; MACK, M. C.; DÍAZ, S. (2000). 'Consequences of changing biodiversity'. *Nature*, 405: 234-242.
- SUGIHARA, G. (1980). 'Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns'. *Amer. Nat.*, 116: 770-787.
- SUSSMAN, M.; COLLINS, C. H.; SKINNER, F. A.; STEWART-TULL, D. E. [eds.] (1988). *The release of genetically-engineered microorganisms*. London: Academic Press.
- WARD, D. M.; WELLER, R.; BATESON M. M. (1990). '16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in a natural community'. *Nature*, 345: 63-65.
- WAYNE, L. G.; BRENNER, D. J.; COLWELL, R. R.; GRIMONT, P. A. D.; KANDLER, O.; KRICHEVSKY, M. I.; MOORE, L. H.; MOORE, W. E. C.; MURRAY, R. G. E.; STACKEBRANDT, E.; STARR, M. P.; TRÜPER, H. G. (1987). 'Report of the ad hoc committee on reconciliation of approaches to bacterial systematics'. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 37: 463-464.
- WHITMAN, W. B.; COLEMAN, D. C.; WIEBE, W. J. (1998). 'Prokaryotes: The unseen majority'. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 95: 6578-6583.
- WOESE, C. R.; KANDLER, O.; WHEELIS, M. L. (1990). 'Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya'. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 87: 4576-4579.



## 1. Introduction

There is growing concern about the global loss of biological diversity, completely unexpected until a short while ago. It may well be that we are facing an acceleration in the rate of extinction of species previously unseen in the geological history of the planet. It is the dramatic consequence of the progressive destruction of habitats and the growing facilitation of biological invasions among the biogeographical domains of the Earth. In sizing up the problem, stress must be laid on the rate of loss of species through the deforestation of tropical zones, where projections for the next fifty years point to extinction rates amounting to the reduction by half of all species worldwide.

In this deconstruction process of the Earth (McCann, 2000), the habitats of a large part of the temperate latitudes, and the Mediterranean region in particular, are now in an advanced stage of transformation, with historical cycles of occupation and transformation of soil cover, extinction regime, and redistribution of plant and animal species. The result is a mosaic of humanized habitats, maybe almost reinvented, sometimes miniaturized, with distinct local characteristics but where a satisfactory genuine biological wealth is still recognized (Myers *et al.*, 2000). One suggestive outlook is to contemplate them as experiments held in a time and space otherwise unattainable, where the study of ecological patterns that have emerged could in some way be relevant, if we bear in mind the type of problem involved in the search for long term mechanisms to sustain biological diversity.

A good contextual reference can be found within the macroecological viewpoint (Brown, 1995), intended to use a statistical base to combine geographical and historical patterns with the local processes where ecological interaction occurs in a review of the common ecological, biogeographical and evolutionary sources. It is thus justifiable to measure biodiversity as the wealth of species, understood not as a reference number of which simplistic use must be avoided for social interlocutors (Purvis and Hector, 2000), but rather as a magnitude that is operative on different spatial scales, the root of which can give rise to meaningful patterns. The wealth of species is of

particular value in wide ranging biodiversity studies intended to compile a listing of regional wealth and study its extensive spatial properties. Suitable inventories of presence/absence, such as the Gathering Curve (Pielou, 1977), allow statistical inferences and extrapolative methods that are useful for what is proposed here (Chao, 1984; Colwell and Coddington, 1995).

It is necessary, however, to recognize that by reducing the ecological notion of biodiversity to the concept of the wealth of species, we pass over a great many aspects of ecological theory associating diversity with the functionality of ecosystems. It is in this context that diversity indexes have traditionally been prepared, their intention being to highlight the numerical differences between common species and to minimize the importance of the rarer ones, very often interpreted as a kind of biological noise with little functional meaning. Indexes such as the Simpson or the Shannon belong to a family of measurements responding to the same general notion of biological diversity (Hill, 1973) associated with information (Margalef, 1957). As they are values taken locally, they translate into less meaningful ecological signals than if they are analyzed together from serial measurements in a spatial context. In this sense, the use of indexes referred to as descriptors of the ecological mosaics is a precedent in the attempt to detect specific components on the scale of diversity, such as those defined on the local level (alpha diversity), mosaic (beta diversity), or regional (gamma diversity; Whittaker, 1967; Blondel and Aronson, 1999).

## 2. Observation scales and controls of biodiversity

Indeed, an essential aspect in the debate on mechanisms and controls in ecology is to acknowledge that the spatial scale where we locate the measuring systems will be determining when identifying the dominant processes that determine the observable ecological patterns (Peterson *et al.*, 1998). In particular, it would be useful to organize the problem of biodiversity in different settings, and to suggest the specific scale mechanisms that should be kept for each one. Firstly and most broadly, we find the geographical distribution of the species and patterns such as vicariance associated with time processes that are located on the geological timescale. The most important of these processes is the speciation rate, as a result of phenomena of adaptive radiation on an evolutionary scale, which counteracts the extinction rate in the *overall* balance of biodiversity. Palaeontology, the phylogenetic system or historical biogeography try to establish the main patterns that are observed on these scales; whether the rates of species change are regular and gradual or discontinuous. The main geographical patterns of the wealth of species are also observed in the continental setting, with the latitudinal gradient of biodiversity, which highlights the importance of the tropical habitats in housing the greatest concentration of the planet's wealth.

On a lower scale, we can also study what the biodiversity balance is like. Today, the spatial boundaries of regions under study are normally restricted to smaller surface areas than the distribution range of the species. Therefore, this cannot be put forward as a balance between speciation and the extinction of others, but rather as a balance between *colonization* and *local*

extinction. This kind of extinction is caused by different mechanisms to those involved in the definitive extinction of a species, and particularly by local stochasticity derived from more probable biases hinging more around demographic balances and local disturbances, quite unpredictable on the local level, but which are of greater regional periodicity. It is not always the case, as we might suppose, that a species, prior to actually becoming extinct, becomes rare locally, that is, it is first reduced to a scattered number of local populations. On the one hand, some species are rare but not actually endangered, and live in quite a stable fashion (Rosenzweig and Lomolino, 1997). On the other, we have numerical simulations of spatially explicit processes of competition between species indicating the greater tendency to extinction of the more common, competitive species faced with the progressive destruction of their habitats. In this case, this is the result of imposing of inverse properties between the competing abilities and the dispersive capacity of the species (Tilman *et al.*, 1997).

The competitive interaction between species occurs as a result of the real coexistence inherent on the local scale. Interactions within the community have an influence on populations' expectations of persistence. Without competitive interaction, regional biodiversity would be represented proportionally on the local scale, solely in accordance with random restraints. If we look at this simple relationship, we would find ourselves looking at a series of unsaturated biological scenarios. However, situations with a strong community control component would give rise to saturated asymptotic settings, with a limit to the accumulation of the wealth of species. It is accepted that in the vast majority of cases studied, non saturation is the dominant situation (Caley and Schluter, 1997; Cornell and Karlson, 1997). The outlook that these associations point towards is relatively simple: the local diversity of the inventories is understood as a consequence of the regional mechanisms, which do not take into account the complex interactions of traditional ecology, but are rather the sum of the processes acting on each of the species individually. It is therefore necessary to stress the understanding of non-interactive regional biodiversity, that is, biodiversity based on the autoecology of individuals, the types of spatial aggregates of populations, and the kinds of states and phenology of the life cycles, which mark the dispersive potentialities of the species in the system of habitats within the territorial matrix.

Ecological mechanisms intervene on a determined spatial scale, the frequency of which also determines the corresponding associated time scale. However, the connection between them is not trivial, and basically depends on the geographical isolation of the studied region. What takes on significance here is the endemism of the biota, which reflects the time scale of the dominant mechanisms. These considerations allow further exploration of the explicative potential of the numerous associations found to date between the number of species and the geographical area, well-consolidated empirical regularities in ecology and biogeography (Rosenzweig, 1995). From the linear layout of these ordinates, we achieve an exponent or characteristic parameter, the value of which is between 0 and 1. Given that the graph is shown with logarithmic axes, it actually provides an easy presentation of the combined observations made on all spatial or geographical scales where it is possible to study the relationships between species and area. Let us first look at

the largest overall scale, the Earth as a whole. The geographical units are now the biogeographical provinces on a continental scale, with the corresponding time scale of millions of years. Tectonic movements are responsible for the modification of the area of the provinces. The characteristic exponents of the species/area ratio for these scales are the highest possible. If we suppose, for the sake of simplification, that this value is 1, the ratio would be linear, and by adding up the continental areas we would have the quantity of species, as in this ideal case, none would be common to both continents. The origin of their species would be entirely evolutionary speciation and never colonization from one to the other, and we would be dealing with areas of 100% endemism. In reality, however, the characteristic values lie below the unit. There are reasons to suppose that the exponent of the species/area ratio between provinces is close to 0.8, which is enough to estimate that the provincialisation of the Earth in five continents would cause an increase of 38% in the global biodiversity of the planet (Rosenzweig, 1995). On the other hand, the appearance of the Panama isthmus two million years ago joined the Nearctic and Neotropical provinces and thus facilitated the dispersion of fauna initially secluded to the two American subcontinents. This deprovincialisation may have been responsible for the extinction of 24% of mammal families. Similar or greater effects might also have been responsible for the changes in the biological wealth of the oceans, however, these deprovincialisation mechanisms are not important enough in themselves to explain the massive extinction of marine species marking the main transitions we use to define the geological era.

Beneath the continental scale, the species/area ratio marks the time scale that we could use to locate the mechanisms responsible. If the highest exponents are between the provinces, these are followed by the exponents of the series of islands comprising the remote ocean archipelagos and by archipelagos increasingly closer to the continents, ending up with the ratios between inland areas within a continental fragment (Rosenzweig, 1995). Thus, for the area considered, the degree of isolation also determines the time scale of the processes, that is, the frequency of the mechanisms of migration with respect to that of speciation. If the dispersion processes are so unusual that they cause rates which are equivalent to or below the local evolutionary differentiation rate of the species, we have highly significant barrier effects, and this happens between both biogeographical provinces and continents and remote oceanic islands. The result is the prevalence of endemism in the respective biota, regardless of the geographic extension. The Hawaiian islands have more than 90% endemic species, according to taxa, as do many other oceanic sets, like New Zealand (81%) or New Caledonia (76%; Huston, 1994). Similar intensities of differentiation are likewise known for the aquatic biota of ancient lakes such as the Baikal. Obviously, the exponent of the species/area ratio shows how improbable dispersion is between the geographical units being studied. The greater the connectivity, the lower the exponent. Islands close to the continents receive a moderate flow of propagules that slow down the possibilities of local differentiation and, complementarily, increase the species richness. There is an even larger frequency in the dispersion between fragments of continental habitats. Here we find the lowest exponents, and naturally the lowest indices of endemism; so much so that on this scale, the

species/area ratio attributable to the frequency of the dispersion processes does not differentiate in any way from other explanatory hypotheses based on the random distribution of the species in a continuous sample space, a fact that caused reasonable dispute between defenders of the null models and those who proposed mechanisms differentiated from simple chance. As a corollary to the ecology of the landscape, dealing with this lower order of colonization and extinction processes, we shall see that the influence of fragmentation, if not accompanied by a loss of habitat, will be even more beneficial for the local species richness than the equivalent provincialisation effect on the global species richness of the Earth. The problem lies in the fact that the fragmentation of habitats is a process correlative to its prior destruction, or reduction of the total area, and also to the growing difficulty of dispersion between sub-areas owing to the hostility of the passing habitats excessively anthropomorphised. Lastly, the insufficient sizes of local habitats could also cause alterations in the environmental factors characterizing them, given that they could become highly incapable of sustaining of the biological cycles of the species.

In this context it is also right to take into account the place occupied by biological invasions induced by man. The invasions will be ever more harmful with more intense natural barriers in the invaded area, regardless of whether we are dealing with continental areas or insular areas of remote archipelagos, all with high exponents of the species/area ratio. In this sense, man is a new agent that introduces an unusual frequency of dispersion into the scales where differentiation was usually paramount. It acts in the sense of transforming the planet towards a single-scale, intra-provincial model, or that of an island close to the continent. It is easy to see that, on the one hand, the biological invasions by anthropochory of the oceanic islands and isolated continental spaces (Australia), of limnics or highly differentiated marine spaces and, on the other, the destruction and fragmentation of the continental habitats (deforestation, desertification), can be seen as extreme poles of one and the same process of simplification of an initially multi-scale world, towards a model tending to organize itself on a single scale and in a single series of dominant mechanisms that will influence local biodiversity. The ocean islands and continental biogeographical provinces come closer together when invasions are favored, whereas continental habitats separate owing to the destruction and fragmentation of the primeval habitats, which become insularized and unsaturated in local species. The landscape, rather than being a scale in its own right, seems to be destined to being a model where nature repeatedly turns to reply to the impact of mankind.

### 3. Spatial ecology

In previous sections, we have focused on the regional component of the wealth of species, which contemplates local extinctions as an active part of the conservation of biodiversity. In particular, this local dynamics suggests the need for a new line of thought on the part of conservation strategies. The idea is not so much to place such importance on guaranteeing that particular habitats are concentrated on a certain proportion of biodiversity, but rather to preserve

the decentralized intermeshing of the system of habitats in a mosaic encompassing the territory and maintaining proximity relations, characteristic sizes and frontiers which determine their quality as temporal habitats for the natural population. From this, we see that ecology has picked up on the inexact, yet suggestive, terminology of *landscape*, by which it identifies this system of interrelations between habitats, through which the regional diversity penetrates the local scales. On the one hand, landscape ecology tries to establish good methods for typifying the potential connections between habitat patches, while on the other, population ecology is just coming out of a phase centered on the demographic balances of equilibrium in an homogenous space, and has successfully made the leap to the modeling of a system of local subpopulations, which could be ephemeral, and which recolonise in a space with real geographical coordinates where habitats are understood as being an isolated system interconnected by migration. With the name of spatial ecology, the overall grouping of these spatially realistic approximations is identified, the aim of which is to fit adequately to specific cases of distributions observed in real landscapes. Based on spatial ecology, there is the hope that in the future, ways may be expressed of synthesizing towards the modeling of the wealth of species of the landscape, and that planning strategies can be derived for the territory as a whole, acknowledging the spatial configuration of the different sectors of the habitat as a relevant property in its own right to guaranteeing species permanence.

In all events, we can not expect to find a simple relationship between the fundamental niche of a species and its distribution in the landscape. On the one hand, a metapopulation occupies the space in a dynamic fashion, and the absence of the species in a sector of the landscape is not a sufficiently definite element as to allow us to conclude that that segment is not necessary for the long-term persistence of the population. Secondly, metapopulations that are organized in source and sink habitats (Pulliam, 1988), with net positive and negative demographic rates, respectively, generate an asymmetric population flow between the fragments of habitats in mosaic, and some localities do not become extinct by the salvage effect or the ongoing maintenance of a subpopulation in decline by the steady arrival of propagules that do not become demographically stabilized. Consequently, the spatial distribution observed at any given time and scattered over the different habitats, could reflect apparent or realized niches even larger than the fundamental niches of the population, something that gives false expectations of its survival. The very same asymmetry of the population flux, as the asymmetry of the genic flux, would avoid adaptational improvements of the subpopulation of the secondary habitats. These maladaptive effects of the minority habitats have been detected in the synchronization of the egg-laying time of birds such as the blue tit (*Parus caeruleus*), with the moment of maximum availability of caterpillars, which determines the success rate of chick raising. The genetically isolated populations of the Provence and Corsica regions have their breeding time displaced four weeks in a locally adaptive way with respect to the productive phase of caterpillars in the dominant habitats. Quite the opposite occurs with populations of less frequent habitats, which follow the same process as in the main habitats of each region, and in that case, develop maladaptive responses as shown by the deficient rates of demographic renewal (Blondel and Aronson, 1999).



In short, considerable progress has been made on the possibilities of the application of single species population models for the conservation of biodiversity of target species (Hanski 1999). However, if we consider the Mediterranean region or other environments with high biodiversity, where threats are very often widely spread over taxonomic settings rich in species, it then becomes difficult to think about the metapopulational approximation as the sole possible working route. For reasons both practical and for the sake of urgency, it is reasonable to resort to complementary approximations that try to lead to and achieve a more extensive knowledge of the importance of the mosaic structure in the conservation of species collectives. This, in fact, brings up the problem of how to achieve knowledge beforehand, if not alternatively, focused directly on the biodiversity inventory rather than on the area of a single or target species. The idea of an incidence function for a species (Diamond, 1975; Gilpin and Diamond, 1982) suggests ways of regionalising biological diversity on a geographical scale in accordance with the territorial domains where planning is being carried out. The incidence is the probability of finding a species in a place from knowledge of its spatial attributes, such as the area of the habitat or the heterogeneity of habitats of a window around the point. If we stick with a taxonomic collective, the wealth of species at that point would not be anything other than the sum of the probabilities derived from modeling each species separately in the regional pool. The way in which the territory of habitats in mosaic divides up the probabilities of finding the different species, will give an idea of the local behavior of biodiversity. This conceptual domain includes the assessment of each fragment of the habitat in supporting each species, and defining what has been called the metapopulational capacity of a fragmented landscape (Hanski and Ovaskainen, 2000). For select cases where the parameters of the models have been defined and simulations have been run to eliminate or reduce parts of the habitat, such as that of the metapopulation of the butterfly *Melitaea cinxia* of the Åland Islands, we can quantitatively assess the importance of each future action on that territory; for example, it can be clearly appreciated how the progressive reduction of the areas of the habitat fragments has non-linear effects of a more dramatic threshold type than the loss of whole, but isolated, elements of the occupiable mosaic.

#### *Genetic diversity and spatial connectivity*

The reduction and fragmentation of habitats has repercussions on the degree of genetic isolation of the populations, in such a way that the infra-species level of biodiversity can also be damaged. The consequent reduction of the members of a population cohabiting in reduced fragments of the landscape segment imposes bottlenecks and additional difficulties of a stochastic nature leading to a genetic weakening by random fixation of alleles, homozygosity and the greater expression of deleterious genes in a combined syndrome under the concept of endogamic depression. This loss has the sense of reducing the range of future adaptive responses in front of changes in environmental conditions. Genetic diversity is also a veiled property of biodiversity, by the fact that we cannot assess it from the phenotypic, directly observable diversity.

The isolation by distance of a continuous, unfragmented population is the basic reference used to show up the degrees of demographic fragmentation of populations. Wright's fixation indices measure the reduction of the demic heterozygosity of the metapopulation by genetic drift from a possible maximum. They will show if the apparent fragmentation of habitats affect the demographic segregation, or whether, on the contrary, the dispersion capabilities of individuals will tolerate a certain degree of fragmentation. The effects of isolation on the loss of genetic diversity can be appreciated in populations of micro-geographic endemisms or in insular populations (Affre *et al.*, 1997; Viard *et al.*, 1997; Widmer *et al.*, 1998; Barrowclough *et al.*, 1999; Castro *et al.*, 1999; Lynch *et al.*, 1999). Non-linear responses have been found in the measurements of percolation through primeval continuous habitats that become speckled by progressive occupation of the soil (Bascompte and Solé, 1996). They suggest that the demographic flux or connectivity is broken more suddenly than would normally be expected in a process of habitat fragmentation that is supposedly gradual. These theoretical thresholds lead us to suspect that there must be sudden, unexpected, disproportionate extinctions on the occurrence of small, new aggressions in the environment, or due to the delay in the response to past aggressions, an expectation known as the 'debt of extinction'. Given that the selection of adaptive traits can be rapid when faced with new environments, it could be speculated that if fragmentation as a future scenario were to favor the selection of traits related to dispersion (Leimar *et al.*, 1997), the invasive aptitudes of the species would increase, a tendency like the one that normally arises with species indigenous to isolated habitats, as is the case of the organisms found in aquatic environments, which represent excellent study models (Nürnberg, 1996; Nürnberg and Harrison, 1995; Weider and Hobaek, 1997).

#### 4. Regionalisation of biodiversity

Of the classic approximations to the problem of estimating the species richness and the search for alternative measures of biological diversity, it is necessary to remember the attempts to analyze the regularities in the distribution of individuals in species. In particular, worthy of mention is the work of Frank W. Preston (1948, 1962) on the potentialities of the lognormal distribution (Pielou, 1975; Palmer, 1990; 1991). Despite the fact that Rosenzweig (1995) speaks of an abuse of Prestonism in reference to the extension of his ideas to the theories of the diversity/productivity binome, Lawton (1999), in some conclusions on the main landmarks of the ecology of communities and populations, admits truncated lognormal distribution in the first instance. However, it is in the times of Preston that the possibilities of inferring the quantity of species in a locality began to take on weight, adducing the ecological or statistical reasons that explain this. Despite the ubiquity of the lognormal distributions, some authors did not take in the idea that this had to be the basis for the principle of a randomly-based distribution. In particular, the taxonomic identity of the species that are rare and those that are commonly found are simply

not interchangeable, and it was in fact found that the ordering of abundance followed taxonomic patterns similar to clearly differentiated ecological situations (Rosenzweig and Lomolino, 1997).

The transcendence of the lognormal curve comes from the fact that with it was also possible to unify the problem of the distribution of individuals in species with the species/area relationships, and paved the way for the subsequent elaboration of the dynamic balance models based on rates of colonization and extinction (MacArthur and Wilson, 1967). Something that also took place at the time was that Richard Levins, focusing on the problem of applied entomology and concerned by the effect of the variability and particularly by the temporal covariation of environments in extinction (Levins, 1969), defined the first metapopulation model. All in all, the ecology of communities and the biology of populations were basically set out in common demographic terms, but were much more timid in spatial terms. The intellectual appeal of the equilibrium models of the time, in fact, implicitly supposed excessive assumptions and suggested unrealistic situations, based, among other things, on the infinitude and complete mixing or lack of spatial ascription of the habitats in question.

Preston (1948) compares the task of the ecologist who has a partially veiled knowledge of the sampled universe (because of the difficulty of precisely defining the rare species) with that of the geologist who is probing a mineral vein from which he needs sampling information in order to gain an exact knowledge that cannot be deduced simply on sight. The analogy is appropriate because then Sichel (1947, 1949) also described the distribution of gold wealth in samplings from South African mines for the first time, and derived the lognormal distribution from this (Davis, 1973; Isaaks and Srivastava, 1989; Samper and Carrera, 1990). And it was precisely in the field of mining where the branch of statistics arose that deals with the behavior of spatially referenced variables, as were formulated by the mine engineers Krige (1951) and Matheron (1961). The objective of geostatistics, which has a foundation akin to the analysis of time series or signal analysis, is to understand the spatial complicity relationships of the variables, and attempts to predict the value of a point based on its spatial co-ordinates, once the behavior of the variable is known in random samplings of known positions spread over the area under study. This is how it connects the regional and local scales in the study of a spatially referenced variable. A spatial variable has to be understood as if it were contributed by a regionally deterministic process, plus an unpredictable local component. This regional component is manifested on a larger spatial scale, and will be the tool used to regionalise the most relevant spatial pattern. A secondary peculiarity is the possibility of designing the sampling sites *a posteriori* that have to allow as much information as possible to be retained on the time variability of the variable with the minimum logistic effort. If we consider the problem of the environmental follow-up of biological variables that are difficult to automate and have a high cost, it is easy to see that its use is widespread (Legendre and Fortin, 1989; Bourgault *et al.*, 1992; Liebhold *et al.*, 1993; Pearson and Carroll, 1999).

## *Regional species richness*

The task of geostatistics is to model spatially dependent observations, and is based on the concept of spatial autocorrelation. The basic tool is the variogram. This is the calculation of the variance of the data by subgroups of pairs of points at different distance classes. It is to be expected that, when dealing with simple distributions, the nearby classes are more homogenous and have less variance, but a characteristic distance is reached whereupon the variance stabilizes. The variogram has been used to describe or typify the complexity of the distributions of abundances within the geographic range of passeriforms, as a way of understanding the demographic fragmentation of a species (Maurer, 1994). This space-dependence is due to mechanisms associated with the expansive properties of populations, but also with the very self-correlation of the habitats on which they depend. The variogram explores the deterministic components of the regional spatial distribution of a variable. The residual variation is random and is associated with the purely local component of variability. This type of noise makes the interpolation of new points unviable as a simple rule of three with the distance of the closest measured points that circumscribe it. In order to carry out the process of outlining, the information from the variogram has to be used to obtain realistic mappings with the kriging technique. By contrast, using polynomial adjustments such as the now classic analysis of surface tendencies, the regional patterns emerge on the largest scale admitted by the data, at the opposite end of an ever increasing number of possibilities for alternative applications of smoothing and interpolation. Beyond these outlining procedures, perhaps the applications of geostatistical concepts with greater ranging projection or relevance in ecology in recent years are those from the field of inference or hypothesis testing. The fact that two independent variables each have a separate self-dependence generates an illusion or mutual dependence that is in fact non-existent. The simple accompaniment does not explain the correlation on which we base discussions. In these cases, it is extremely useful to consider the spatial coordinates of the sampling points as new independent reference variables by extracting the residual variation we are interested in testing. Thus, the dependence structures of the relations between species and ecological factors are considerably purged and clarified (Legendre and Troussellier, 1988; Borcard *et al.*, 1992; Dutilleul, 1998).

There are other ways of studying regional biodiversity, which more specifically try to define the extent to which the protective measures taken for spaces fit in with the distribution of the protected species. These biodiversity mappings are based on the correlation of the distribution of the species with the main habitats based on the typology of the vegetation (GAP analysis, with 100 ha as the study unit, Scott *et al.*, 1991). In the main, they do not take into account anything other than the supposition of simple static relationships without strict considerations of spatial dependence in the distribution of the species by categories of habitat (Conroy and Noon, 1996). Despite this, the GAP analysis techniques are justified by their practical mission of recognizing gaps in the protection of the territory (Scott *et al.*, 1993), and they operate on very large geographic areas and at coarse spatial resolutions on which cartographic information is available, such as those from the supervised classification of satellite images, that is, based on reference information on the terrain itself.

The geostatistical-based regional information on the spatial behavior of variables such as species richness or on the estimate of connectivity between the populations with genetic markers, provides results in the spatial continuum which particularly highlight the variation in gradients, which can be steep in some cases, but do not take into account the physical discontinuities of the environment. They provide a reconstruction at the landscape level that is always corrected in comparison with the perceptible observations, marked by the existence of notable discontinuities in the environment (Lobo *et al.*, 1998). A complementary procedure consists of the modelisation of the distribution of the species in relation to indices describing the structural component of the landscape on different spatial scales. The incorporation of Gauss bell response curves for a species dealing with the quantitative environmental trait, as opposed to the linear model of classic regression, allows the incorporation of much larger ecological gradients (Birks, 1998), more in accord with the exercise of geographical regionalisation described above. For data covering the presence/absence of species, the generalized linear models, such as logistic regression, make it feasible to calculate the probabilities of finding the species at a given point, knowing the environmental characteristics. Many expectations are raised with the use of the new non-parametric correction techniques of the response curves (Yee and Mitchell, 1991; Bio *et al.*, 1998). To a certain extent, the flexibilisation of the statistical techniques will necessarily tend to bring the modeling task closer to the intuition of the naturalist. For example, the probabilistic concept of incidence described above, may be generalized to measurements of structure of the landscape mosaic (Lauga and Joachim, 1992). If we have good information on the terrain, for example, information that can be derived from high resolution and spatially extensive images, such those from a satellite, it is then feasible to extrapolate and regionalise biological variables, both with regard to the species (Hepinstall and Sader, 1997) and the species richness (Jørgensen and Nøhr, 1996). All of this must enable the future incorporation of a time dimension in the problem of regional biodiversity, in dynamic terms, as we increase our knowledge of the sensitivity of the spatial structures derived from the mosaic habitats to the climatic and anthropic constraints that model the territory.

## Acknowledgement

To Guillem Chust, Miquel Truyol and Rita Marquès, for their help and collaboration.

## References

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*, 84(4): 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*, 53(3): 919-931.
- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R.V. (1996). 'Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models'. *Journal of Animal Ecology*, 65: 465-473.
- BIO, A. M. F.; ALKEMANDE, R.; BARENDREGT, A. (1998). 'Determining alternative models for vegetation response analysis: a non-parametric approach'. *J. Veg. Sc.*, 9: 5-16.
- BIRKS, H. J. (1998). 'Numerical tools in palaeolimnology –Progress, potentialities, and problems'. *Journal of Paleolimnology*, 20: 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*, 73: 1045-1055.
- BOURGAULT, G.; MARCOTTE, D.; LEGENDRE, P. (1992). 'The multivariate (co)variogram as a spatial weighting function in classification methods'. *Mathematical Geology*, 24(5): 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*, 78: 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*, 83: 271-279.
- CHAO, A. (1984). 'Non-parametric estimation of the number of classes in a population'. *Scand. Journal of Statistics*, 11: 265-270.
- COLWELL, R. K.; CODDINGTON, J. A. (1995). 'Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation'. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 345: 101-118.
- CONROY, M. J.; NOON, B. R. (1996). 'Mapping of wealth of species for conservation of biological diversity: conceptual and methodological issues'. *Ecological Applications*, 6(3): 763-773.
- CORNELL, H. V.; KARLSON, R. H. (1997). 'Local and regional processes as controls of wealth of species'. In: TILMAN, D.; KAREIVA, P. [eds.]. *Spatial ecology, the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. [Princeton:] Princeton University Press, pp. 250-268.
- DAVIS, J. C. (1973). *Statistics and data analysis in geology*. New York: John Wiley & Sons.
- DIAMOND, J. M. (1975). 'The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves'. *Biol. Cons.*, 7: 129-146.
- DUTILLEUL, P. (1998). 'Incorporating scale in ecological experiments: data analysis'. In: PETERSON, D. L.; PARKER, V. T. [eds.]. *Ecological scale, theory and applications*. New York: Columbia University Press, pp. 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*, 78: 392-396.

- HANSKI, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- HANSKI, I.; OVASKAINEN, O. (2000). 'The metapopulation capacity of a fragmented landscape'. *Nature*, 404: 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*, 63(10): 1231-1237.
- HILL, M. O. (1973). 'Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences'. *Ecology*, 54 (2): 427-432.
- HUSTON, M. (1994). *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge.
- 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*, 17(1): 91-109.
- KRIGE, D. G. (1951). *A statistical approach to some mine valuation and allied problems on the Witwatersrand*. Johannesburg: University of Johannesburg. [Master's thesis Sc. Eng.]
- LAUGA, J.; JOACHIM, J. (1992). 'Modeling the effects of forest fragmentation on certain species of forest-breeding birds'. *Landscape ecology*, 6(3): 183-193.
- LAWTON, J. H. (1999). 'Are there general laws in ecology?'. *Oikos*, 84: 177-192.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. (1989). 'Spatial pattern and ecological analysis'. *Vegetation*, 80: 107-138.
- LEIMAR, O.; NORBERG, U. (1997). 'Metapopulation extinction and genetic variation in dispersal-related traits'. *Oikos*, 80: 448-458.
- LEVINS, R. (1969) 'The effect of aleatory variation of different types on a population growth'. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 62: 1061-1065.
- LIEBHOLD, A. M.; ROSSI, R. E.; KEMP, W. P. (1993). 'Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology'. *Ann. Rev. Entomol.*, 38: 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*, 13: 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*, 53(1): 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*, 32(13): 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*, 405: 228-233.

- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA G. A. B.; KENT, J. (2000). 'Biodiversity hotspots for conservation priorities'. *Nature*, 403: 853-858.
- NÜRNBERGER, B. (1996). 'Local dynamics and dispersal in a structured population of the whirligig beetle *Dineutus assimilis*'. *Oecology*, 106: 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*, 49(2): 266-275.
- PALMER, M. W. (1990). 'The estimation of wealth of species by extrapolation'. *Ecology*, 71(3): 1195-1198.
- (1991). 'Estimating wealth of species: the second-order jackknife reconsidered'. *Ecology*, 72: 1512-1513.
- PEARSON, D. L.; CARROLL, S. S. (1999). 'The influence of spatial scale on cross-taxon congruence patterns and prediction accuracy of wealth of species'. *Journal of Biogeography*, 26: 1079-1090.
- PETERSON, D.; PARKER, V. T. [eds.] (1998). *Ecological scale. Theory and applications*. New York: Columbia University Press.
- PIELOU, E. C. (1977). *Mathematical ecology*. New York: John Wiley & Sons.
- PRESTON, F. W. (1948). 'The commonness and rarity of species'. *Ecology*, 29: 254-283.
- (1962). 'The canonical distribution of commonness and rarity'. *Ecology*, 43: 185-215 (part i) and 410-432 (part ii).
- PULLIAM, H. R. (1988). 'Sources, sinks, and population regulation'. *Am. Nat.*, 132: 652-661.
- PURVIS, A.; HECTOR, A. (2000). 'Getting the measure of biodiversity'. *Nature*, 405: 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?'. In: KUNIN, W. E.; GASTON, K. J. [eds.]. *The biology of rarity. Causes and consequences of rare-common differences*. London: Chapman & Hall, pp. 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'. In: HUDSON, W. E. [ed.]. *Landscape linkages and biodiversity, defenders of wildlife*. Washington: Island Press, pp. 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.*, 56: 403-473.
- (1949). *Mine valuation and maximum likelihood*. Johannesburg: University of Witwatersrand. [Master's thesis]
- TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; YIN, C. (1997). 'Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities'. *American Naturalist*, 149: 407-435.



- VIARD, F.; JUSTY, F.; JARNE, P. (1997). 'Population dynamics inferred from time variation in microsatellite loci in the selfing snail *Bulinus truncates*'. *Genetics*, 146: 973-982.
- WEIDER, L. J.; HOBAEK, A. (1997). 'Postglacial dispersal, glacial refugia, and clonal structure in Russian/Siberian populations of the arctic *Daphnia pulex* complex'. *Heredity*, 78: 363-372.
- WHITTAKER, R. H. (1967). 'Gradient analysis of vegetation'. *Biological Reviews*, 42: 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*, 81: 563-572.
- YEE, T. W.; MITCHELL, N. D. (1991). 'Generalized additive models in plant ecology'. *Journal of Vegetation Science*, 2: 587-602.



## 1. May islanders stand up, please

Islands are an essential element and model for research on biodiversity. Their geographic and biological traits make them a constellation of the biosphere's small odds and ends, where evolution proceeds along peculiar paths (Nunn, 1994; Alcover and Altaba, 1995). As a consequence, islands are relevant for three main reasons: they are natural laboratories useful for the study of biodiversity; they account for a major chunk of the Earth's living species; and they provide a critical paradigm for conservation biology.

Islands are naturally limited areas allowing an accurate analysis of their biota's composition. These biotas are generally not affected by occasional or wandering species. They are also considerably less diverse than would be expected in areas of comparable extension on continents. Therefore, it is feasible to produce exhaustive inventories with precise evaluations of population density. Such numerical poverty makes it possible to grasp the dynamics of the assembled communities (Figure 1). Indeed, interactions in insular ecosystems are amenable to study by virtue of the reduced number of participants and of the relative simplicity of the board on which they play (Simberloff and Connor, 1981; Grant, 1986; Schoener and Spiller, 1987; Mueller-Dombois, 1992). With regard to the origin of these ecosystems, island taxa are frequently amenable to thorough cladistic analyses, many times with the help of highly informative fossil sites. The interpretation of such phylogenies may lead to the reconstruction of colonization pathways, as well as to an understanding of the mode of differentiation followed by the species found in them (Roughgarden and Pacala, 1989; Otte, 1989).

Insular biotas comprise an astonishing amount of endemisms, i.e., taxa that are to be found nowhere else. As a result, a very important portion of global biodiversity exists on islands. This is true in quantitative terms, because many taxa probably include an ample fraction of island dwellers (Figure 2). It is also true qualitatively, because evolution in isolation has resulted in unique and surprising characteristics. Precisely such unusual traits, often linked to reduced or unknown predation, are responsible for the fact that a majority of the species known to have

become extinct through human intervention lived on islands (Gentry, 1986; Mueller-Dombois and Loope, 1990; WCMC, 1992; Milberg and Tyrberg, 1993; Alcover and McMinn, 1994; Simberloff, 1995; Steadman, 1995; Alcover *et al.*, 1998; Primack, 1998; Wilcove *et al.*, 1998).

Beyond their intrinsic value, islands can make a paramount contribution to the conservation of global biodiversity. Indeed, it must be stressed that the lessons derived from the study of true islands can be extrapolated to other contexts, i.e., where biologically meaningful borders confine particular ecosystems in isolation, and especially to the design and management of any protected areas, which tend to become islands themselves amidst a human-ruled ocean subject to a tsunami of extinctions (Vitousek, 1988).

## 2. Why the Balearic Islands?

The Balearic Islands stand out, among all possible cases to take into account, as an ideal example to raise these issues. They are the most isolated archipelago in the Mediterranean, which is one of the world's areas with the highest concentration of species and proportion of restricted-range endemisms (Cody, 1986; Mooney, 1988; Oosterbroek, 1994; Greuter, 1995). The Balearic Islands, known worldwide as an emporium of the tourism industry, are considerably more than nice scenery for publicity images.

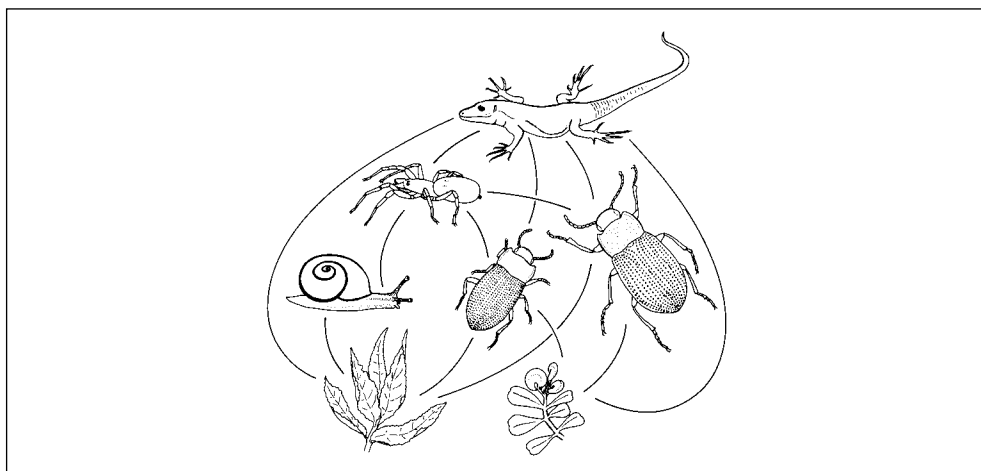


FIGURE 1. The simplicity and endemism of insular ecosystems make it possible to analyze their composition and dynamics. All macroscopic taxa living permanently on the tiny Illa de ses Bledes are shown here, together with their trophic relationships. From top to bottom, and left to right, they include a local subspecies of Balearic lizard (*Podarcis lilfordi nigerrima*), a widespread spider (*Dysdera crocata*), a land snail showing incipient differentiation (*Iberellus minoricensis*), two endemic ground beetles (*Phylan nitidicollis* and *Nesotes viridicollis*), and two exceedingly rare plants found only on a few islets (*Beta vulgaris* var. *marcosii*, and *Medicago citrina* subsp. *arborea*).

SOURCE: data from various sources in Alcover *et al.*, 1993.

The origin of the native biota dates back to the late Oligocene, when the land mass that would become the Balearic archipelago broke away from Sardinia and then adjacent lands (Cardona, 1979; Altaba, 1998). The only connection with the surrounding continents occurred briefly during the middle Miocene, when the formation of the Gibraltar Arc involved this land mass, shaping it to a large extent, and allowing the arrival of a few terrestrial vertebrates (Altaba, 1997a). The late Miocene desiccation of the Mediterranean, if it really occurred, appears to have had little or no effect on the Balearic flora and fauna (in spite of it having been invoked to explain all kinds of biogeographic patterns in the area (Altaba, 1998). Instead, and later on, an important episode occurred in the lower Pleistocene: a mass extinction, perhaps caused by the eruption of a submarine volcano, reduced the number of terrestrial species, greatly so in the Pytiusics (Paul and Altaba, 1992; Alcover *et al.*, 1994). Finally, climatic and sea-level fluctuations throughout the Quaternary provided widespread opportunities for the evolution of a remarkable biota, including many instances of endemism to exceedingly small areas, such as tiny islets, mountaintops, isolated wetlands, caves and remote cliffs (Bellés, 1987; Rosselló *et al.*, 1993; Altaba *et al.*, 1995; Alomar *et al.*, 1997; Sáez and Vicens, 1997; Altaba, 1999).

The human settlement of the Balearic Islands, roughly 5,000 years ago (Guerrero, 1996),

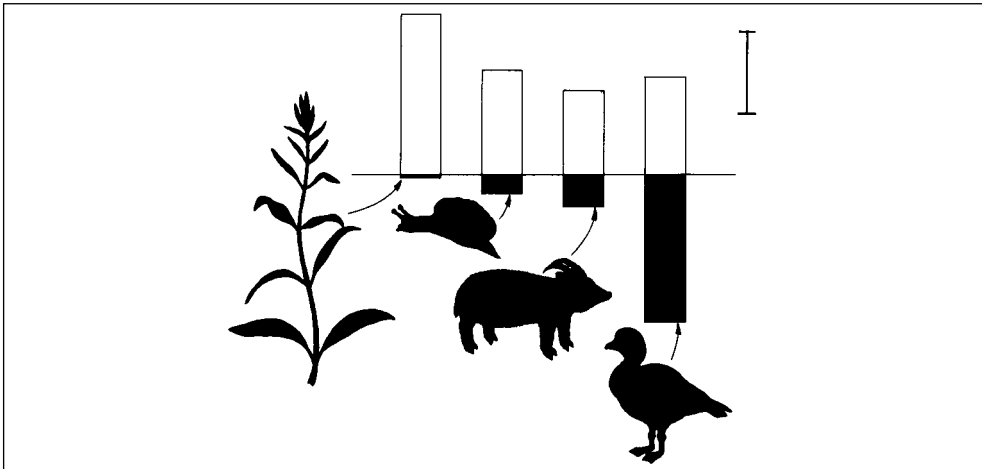


FIGURE 2. All islands located out of continental shelves account for less than 2% of the Earth's land surface, yet they host an enormous amount of endemic species. Many of these are now extinct, and many, perhaps most others are threatened. The scale bar represents 10% of all Holocene species known for each group, the white bar stands for the extant insular endemics, and the black bar shows the amount of those which are extinct. Vascular plants are represented by *Lysimachia minoricensis*, a Minorcan endemic that survives only in cultivation; land snails are illustrated by the Eivissan endemic *Trochoidea canae*; terrestrial mammals are shown by *Myotragus balearicus*; and birds are depicted by a species of goose discovered some years ago in Eivissa and still undescribed (*Anser sp.*). The variations in the estimated proportions across taxa reflect differences in sensitivity to invasion by humans and accompanying pests, ability to survive as tiny relict populations, and difficulty in assessing complete extinction. See text for references.

triggered huge changes in vegetation (Yll *et al.*, 1994, 1997). As on other islands worldwide (Williamson, 1996), these changes involved the establishment of an impressive array of invading species (Altaba, 1999). Most of these exotics were probably brought along an 'invasion corridor' from the area around Sicily, from where Greek and Carthaginian merchants departed to trade with the Balearic aborigines (Altaba, 2000*b*). As a result, the native biota has been altered in a quite profound manner. In fact, all extant terrestrial mammals are newcomers (Alcover, 1979; Schüle, 1993): all the Balearic endemic species (Figure 3), and the vast majority of those living on all Mediterranean islands, were rapidly decimated by humans (Alcover *et al.*, 1991; Palombo, 1996; McPhee, 1999). Birds probably underwent an equivalent wreck, although there are still many unresolved issues in the taxonomy of pre-human species in the region (Alcover *et al.*, 1992).

By contrast, the large number of introduced species appears to be associated with no extinctions among the land snails of the Balearic Islands (Gasull, 1966; Altaba, 1993, 1996). Snails and plants have comparable patterns of endemism, but only the former leave a good fossil record. Yet it is also true that no extinctions are known among endemic plants (one species has disappeared from the wild, but that occurred well into the 20th century). The profusion of thorns and poisons among plants endemic to Mediterranean islands suggests that they were selected under intense herbivory pressure by endemic ungulates, which were virtually free of predators. Thus native plants had undergone a previous extinction filter (Balmford, 1996), and were able to withstand the introduction of goats and other domestic animals. There is no evidence pointing to unrecorded extinctions (as suggested by Greuter, 1994), and much supporting the possibility that plants, just like snails, remained unaffected by traditional land uses. Such resilience by some taxa to human impact is in stark contrast with what happened on all oceanic islands. In common, however, is the sad fact that current changes are unprecedented and too fast, pushing now a large part of Mediterranean plants close to extinction (Cowling *et al.*, 1996).

A major part of the unique heritage of the Balearic Islands is now threatened (Durrell, 1986; Alomar *et al.*, 1997; Altaba, 1999). Indeed, in Minorca most of the endemics survive where there is less diversity and less turnover of aliens (Pretus, 2001). The biological richness they host deserves to be protected with exquisite dedication, for solid scientific reasons as well as for profound ethical motivations. Also, an economy based on the two pillars of entertainment and information is enough reason not to spare any efforts (Mayol and Machado, 1992). Their current economic might makes these islands a foretaste of human impact everywhere (with exceedingly high and growing energy consumption, and an accelerated and unbalanced occupation of territory, they lie years ahead of what is to happen elsewhere). The human footprint, deep and ancient, enables us to comprehend what kind of impacts our own species' activities have, as well as to predict what effects our attitudes may have in different scenarios. Therefore, the lessons we may extract from the Balearic Islands case appear helpful towards understanding and preserving biodiversity worldwide.

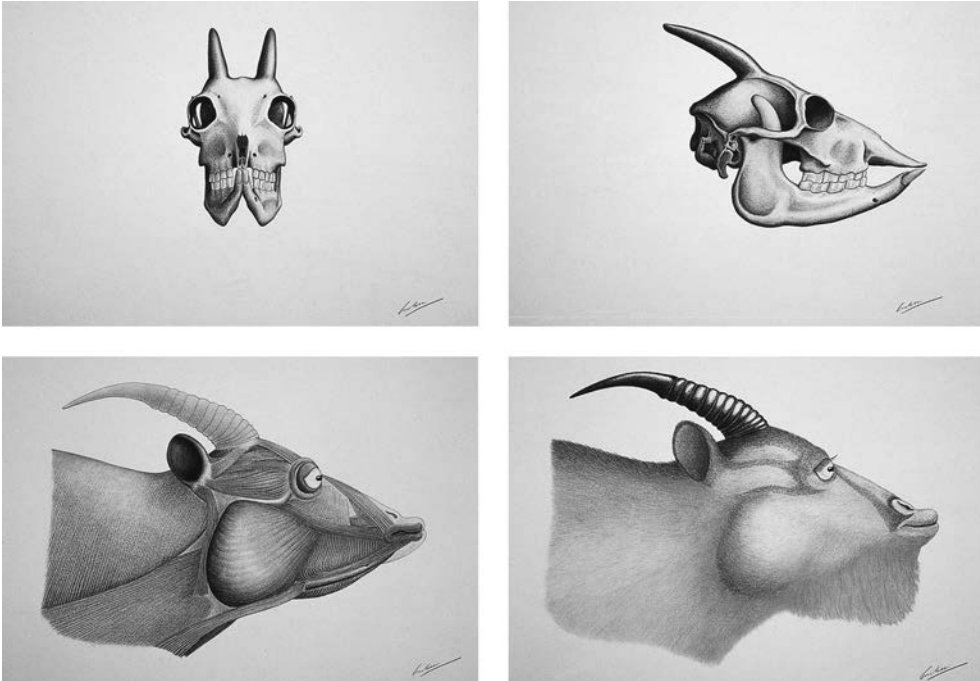


FIGURE 3. The largest terrestrial mammal living in the Balearic Islands until the arrival of humans was the caprine *Myotragus balearicus*. Some of the most striking traits of this animal were its binocular vision and continuously growing incisives. The reconstruction shown here is based on careful comparison of bone structures with those found in extant caprines.

### 3. A dose of islander's skepticism

It has been pointed out that the number of extant species is one of the major parameters of the universe remaining to be assessed, at least within an order of magnitude (May, 1990a; Wilson, 1992). We are all familiar with graphs and calculations about the taxonomic grouping of the myriads of living species (possibly as many as 100 million) (e.g., WCMC, 1992; Wilson, 1992; Pimm *et al.*, 1995; Gaston, 1996). Yet such estimates are exceedingly crude, due to three main reasons, affecting the praxis, the legacy, and the future of taxonomy. Examples from the Balearic Islands may help in unraveling these problems.

In the first place, there is no reasonably complete register of all species described to date. Even if we had a compilation of all the binomial names published in the last two and a half centuries, the usefulness of such a list would be fairly low. The problem lies indeed at the very core of taxonomy, in the existence of various criteria to determine just what constitutes a species. Fortunately, some of these criteria are now obsolete. Among these are the strictly typological one, or the hyper-splitting 'nouvelle école' of 19th century French malacologists (Altaba and

Traveset, 1985). However, vastly different traditions have resulted in different agreements among experts as to what a species is within a particular higher taxon.

Consider the small archipelago of Cabrera, a National Park located to the south-east of Mallorca. In virtually every islet there are particular varieties of lizards, snails and flightless beetles. These populations have no chance whatsoever of genetic exchange among themselves, and have been isolated since the final rise of the sea level at the end of the last glaciation (Petitpierre *et al.*, 1987; Traveset and Altaba, 1993; Altaba, 2001a). Some of the beetles are taken as distinct species, but size differences among islets are not granted recognition as subspecies (Español, 1954, 1972; Palmer and Petitpierre, 1993). Instead, most of the lizard populations are indeed considered as subspecies endemic to one or two islets (Mayol, 1985; Salvador, 1993). In contrast, the snails are rather poorly known (Figure 4) because they have generally been deemed undeserving of any nomenclatural recognition, even in cases of striking morphological distinctiveness (Gasull, 1964; Altaba, 1993).

If we extend this overview to plants, more surprising anomalies emerge. For example, the vine *Rubia angustifolia* is endemic to the Balearic Islands, and is present in Cabrera. On this island another plant exists which is similar but grows instead as a herb, and only in a quite small area swept by storms. No hybrids are known between the two forms, nor do their different morphologies appear to be affected by cultivation side by side in gardens. Surprisingly, adherence to botanical tradition causes the latter to be currently considered as at most a local 'subspecies', *Rubia angustifolia* subsp. *caespitosa* (Mus *et al.*, 1993; Alomar *et al.*, 1997; Altaba, 1999).

So it is clear that the taxonomic treatment of comparable differentiation is uneven across taxa. Even within a taxon, it is unclear what amount of differences are sufficient to assume that two populations have reached species status. This is not simply a problem of how many words to put on a label. It is a question about whether those two taxa have undergone the process of speciation (Longino, 1993). The Pythagorean dream of numerical taxonomy notwithstanding, it is now clear that there is no simple relationship between observable differences and phylogenetic divergence (Scott-Ram, 1990). Indeed, it is often the case that much museum, field and lab work is needed to assess species status with any confidence. Unfortunately, such research has been undertaken for only a minute fraction of the recorded species. Perhaps this kind of bias is partly responsible for the very uneven pie charts depicting estimates of global biodiversity, where the Coleoptera far outnumber mollusks, and vascular plants account for just a minor portion.

#### 4. A taxonomist's nightmare

A second obstacle on the road to biodiversity quantification is provided by the burden of synonyms, i.e., the names given at different times to the same species. Even when using the same species concept, workers unaware of others' publications have often given alternative names to species that were already described. Taxonomic revisions are the tool that puts order in this



chaos (Longino, 1993). However, this kind of work requires time and expertise, two assets that are nowadays in serious decline for systematics (May, 1990b).

In order to circumvent the tedious task of taxonomic revisions, it has been proposed that the percentage of synonyms should be fairly equal across taxa. If this was the case, then one could easily and accurately calculate how many valid species exist in any group. Unfortunately, the proportion of names that turn out to be synonyms differs enormously among taxa. For example, groundwater hydrobiid snails have at most 5% of synonyms, while European freshwater mussels may reach beyond 99%. It appears that synonyms affect large, conspicuous, widespread organisms more than those which are minute, uninteresting and endemic to small areas (Altaba, 1996a).

The field of systematics cannot be reduced to the fashionable 'storage and retrieval system' of comparative biology. On one hand, it really deals with discovering the immensity of life on Earth, and tracing the marvelous ways that have led to the unfolding of so much diversity. On the other, nobody with an inquiring spirit will enter a career disparaged as the tedious keeping of dusty archives and stuffed corpses, just to provide a service to more attractive areas of research. The urgency of applications from systematics into conservation biology must not divert attention from the need to do careful, reliable and challenging taxonomic research. Instead of trying to sell short the usefulness of systematics, it appears more legitimate and fruitful to defend its intellectual worth and consistency (Renner and Ricklefs, 1994). As for the grand counts of species numbers, it may be more sensible at this stage to stop asking taxonomy a question it simply

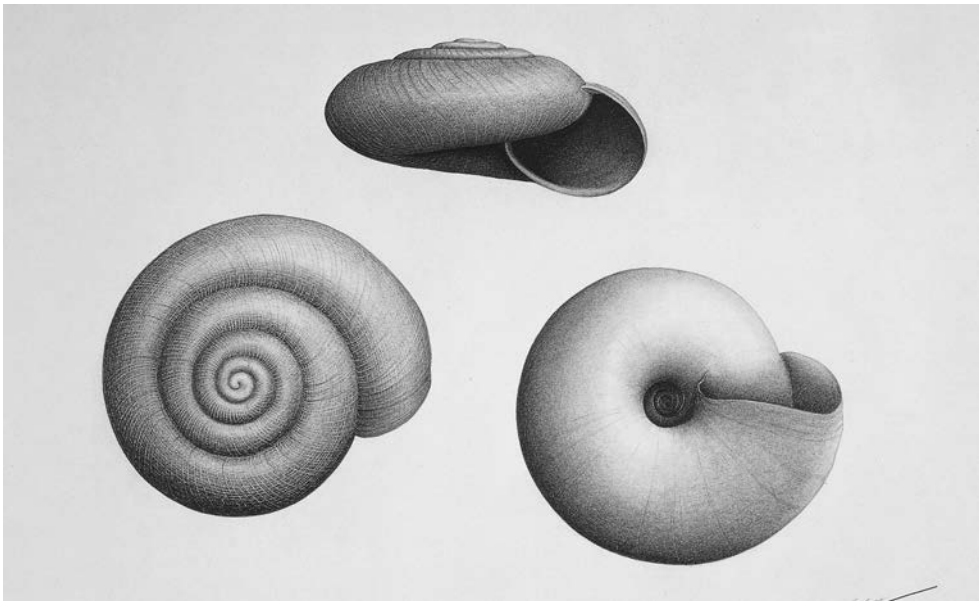


FIGURE 4. This land snail, belonging to the genus *Oxychilus*, belongs to an undescribed species found only in s'Albufera Natural Park in northern Mallorca.

cannot answer, and instead sharpen our insights into how to tackle the issue using ecological and biogeographic models.

## 5. Ornithology upside down

All the above problems with evaluating species numbers are pervasive, affecting all groups of organisms. Even birds, which are probably the most exhaustively known higher taxon, are subject to them (Sibley, 1990). Although a few hitherto unknown birds are still being discovered in remote regions, the major question here is where to draw the line between separate species when the populations under scrutiny are allopatric (Davidson and Bridle, 1996). Genetic distances based on DNA-DNA hybridization would be an elegant solution, but only if these distances were directly related to the degree of genetic incompatibility. Alternatively, it has been proposed that cladogenesis is a valid criterion, and thus the 'phylogenetic species concept' recognizes as distinct species any and all populations having experienced divergence (Cracraft, 1989), even when it is unknown whether mating among them is still viable.

As a result, we simply cannot tell how many bird species there are: counts range from around 8,000 to well beyond 20,000. As a case in point, no less than 350 uncertainties have been detected in the check-list of Western Palearctic birds alone (Gutiérrez and de Juana, 2000). The most serious situations involve insular birds, which suffer from a strong tradition which considers them as subspecies of their continental relatives (Mayr, 1970). Resolving every one of these cases will require considerably more than armchair theory and bird-watchers' committee meetings.

In some instances at least, it is clear that those insular taxa deserve species status, because they have a long evolutionary history in isolation, and have not interbred with continental taxa for an extended period (Hazevoet, 1996, 1997). For example, the Balearic shearwater (*Puffinus mauretanicus*, Figure 5), the Balearic crossbill (*Loxia balearica*) and the Balearic warbler (*Sylvia balearica*) ought to be considered valid species (not by application of a particular species concept, nor due solely to striking morphological differences, but after careful research of their range, behavior and fossil record (Alcover, 1989; Walker *et al.*, 1990; Altaba, 1994, 1999, 2001*b*; Gargallo, 2001).

These taxonomic changes are more than a nuisance for readers of check-lists. Indeed, the world ranking of Endemic Bird Areas (ICBP, 1992) should now include the Balearic Islands, which turn out to be the only such conservation-priority area in Western Europe. If this happens in a well-studied region, and without even entering the battle as to what species concept to apply, then what can be expected from detailed analyses of bird faunas elsewhere, especially in the tropics? And how unfathomable may our ignorance of all other taxa be?

## 6. How far can one get endemic?

The preceding question leads us to acknowledge the third problem faced by those interested in measuring biodiversity. In order to make an accurate count of species, we would need to know what precision will be required for the sampling. As a calibration standard, all areas of endemism should be taken into account (Platnick, 1992; Pimm *et al.*, 1995; Dobson *et al.*, 1997). The variety and sheer number of islands provide a paradigm for this endeavor. Consider, for example, the astonishing number of endemic species among the land snails of Madeira (Cameron and Cook, 1992), the crickets of Hawaii (Otte, 1989), or the birds of the Solomons (ICBP, 1992). Indeed, documenting biodiversity must proceed down to species identifications, to avoid missing the many evolutionary radiations in insular environments (Altaba, 1997*b*).

Insular endemics can be classified according to the extension of their ranges: from those species found in several island groups, to those that are exclusive to a single island, and then to others living only within a part of it. In the Balearic Islands, the whole range exists across a variety of taxa (Figure 6). It is unclear whether any existing ecological or biogeographic theory could predict (not just explain) the sheer number of such endemics. It is also quite unclear whether any of the endemics can be ecologically replaced by any other species (Naeem, 1998, 2001). Many of these restricted-range species (and subspecies) still await formal description (and many others surely have never been collected).

All the evidence points in the same direction: much remains to be discovered and revised before any credible assessment of global biodiversity can be elaborated (Novacek, 1992). Likewise, current estimates of extinction rates are certainly inaccurate, although probably so because they underestimate the extent of extinction among endemics, most notably among insular taxa. It appears that islands represent an important portion of the problems hampering evaluations of the magnitude and current loss of biodiversity. However, at the same time their study can be a relevant part of the solution.

## 7. Extinction rates: from sad records to dim prediction

The recorded extinctions caused by humans, either directly (e.g., hunting and habitat destruction) or indirectly (through the translocation of alien species), are an appalling measure of the care with which nature has been treated. Ugly as they are, lists of recently extinct species include but a tiny fraction of what has been lost, due to three main reasons. First, the usual 'post-1640' criterion is quite arbitrary and ignores the massive extinctions that took place on many island biotas as soon as people set foot there, often centuries before the Modern Age (Milberg and Tyrberg, 1993; Alcover *et al.*, 1998; McPhee, 1999).

A second problem comes from deciding what criteria should be applied to declare a species extinct. The 'no sightings in 50 years' rule proved not to be a good idea, because it fails on both

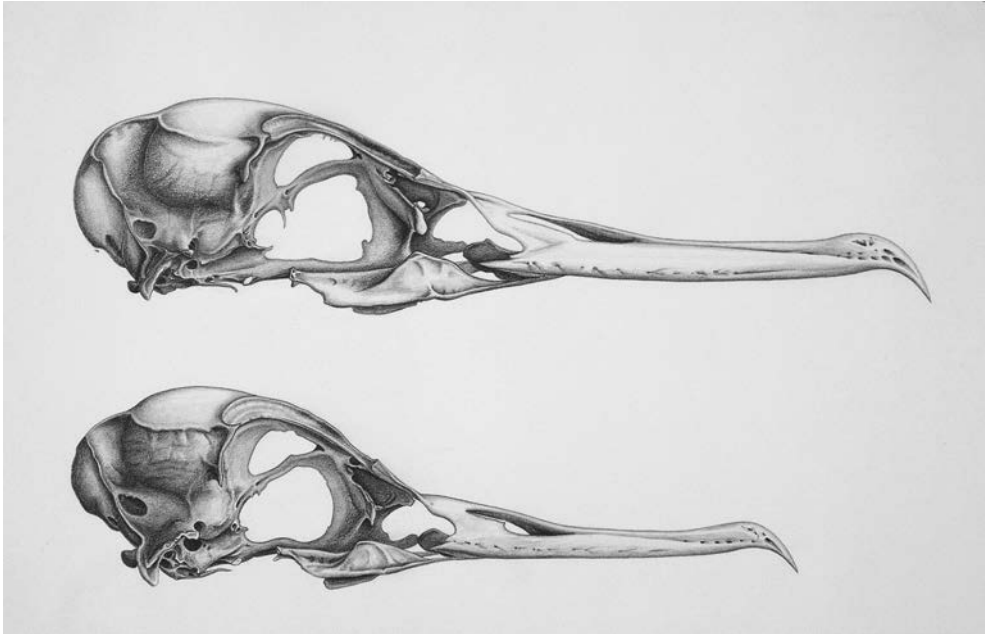


FIGURE 5. Skulls of the Balearic shearwater (*Puffinus mauretanicus*, top), an endangered endemic, and the yelkouan shearwater (*Puffinus yelkouan*, bottom), widespread and abundant in the Central and Eastern Mediterranean.

sides: some species are undoubtedly extinct the day the last (often captive) specimen dies, and many others may remain unrecorded for much longer, due only to the absence of adequate sampling in the right areas. Consider the giant pearl-mussel (*Margaritifera auricularia*), which once lived throughout Western Europe. This freshwater bivalve grows up to nearly 18 cm, and was actively looked for by scientists and collectors alike, although with no results during almost 70 years (only to be rediscovered in the Ebro river, where it is certainly endangered, yet alive and ready to be saved (Altaba, 1990, 2000a; Primack, 1998).

Among insular species, the existence of such unexpected refugia, even offering only marginally adequate habitats, has in several instances prevented the complete demise of devastated biotas. This is the case of the New Zealand tuatara (Daugherty *et al.*, 1990), and the native flora of Guadalupe (Moran, 1996) which still hang on on satellite islets. It is also the situation of native lizards (Mayol, 1985) and some plants (Mus *et al.*, 1993) in the Balearic Islands. Another striking example is provided by the Mallorcan midwife toad (*Alytes muletensis*, Figure 7), which was first described from Holocene remains, only for it to be discovered later on that it survives in a few remote mountain gorges. It even turned out that locals knew this amphibian well, and called it *ferretet* (meaning 'little smith') in reference to its anvil-like song. This name also belongs to several (previously unexplained) geographic features. Initially it was thought that the cold, clear waters of its last refuges could explain its current range. Now it is clear that this animal can thrive

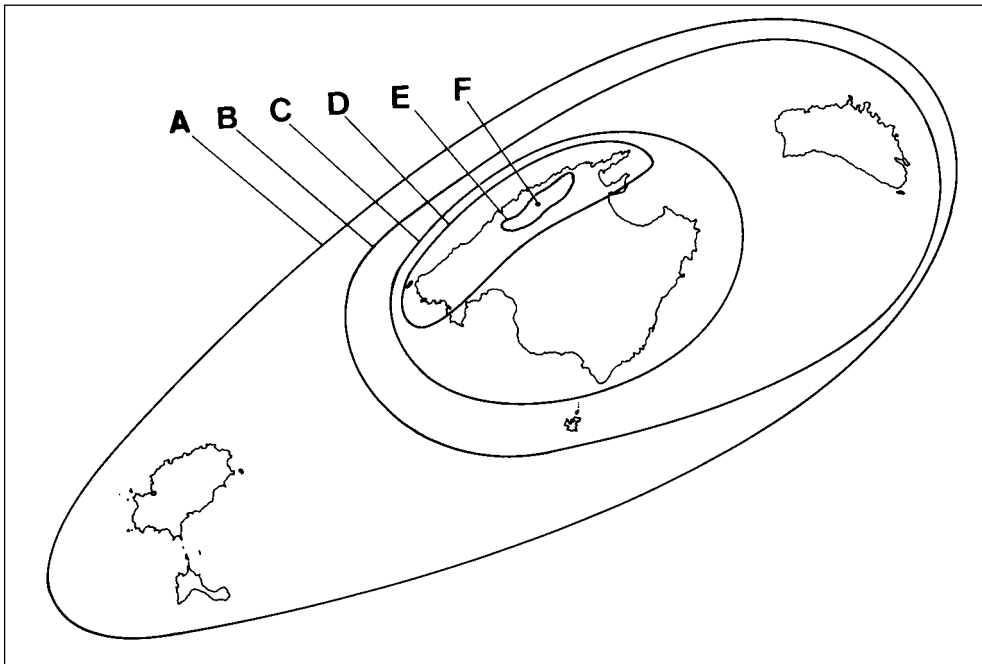


FIGURE 6. Endemism in the Balearic Islands spans across a wide range of spatial scales. This is shown here with examples selected from among the endemic flowering plants: A = *Ophrys balearica*, endemic to the Balearic archipelago; B = *Astragalus balearicus*; endemic to the northern islands, or Gymnesics; C = *Teucrium marum* subsp. *occidentale*, endemic to the island of Mallorca; D = *Genista cinerea* subsp. *leptoclada*, endemic to Mallorca's northern mountain range; E = *Lonicera pyrenaica* subsp. *majoricensis*, endemic to the high mountain area; F = *Euphorbia fontqueriana*, endemic to a very small area.

SOURCE: data from Alomar *et al.*, 1996.

in much warmer places — even in murky pools filled with soaked goat droppings! Yet it survives only in places that introduced predators (especially the water snake, *Natrix maura*) have not been able to reach (Hemmer and Alcover, 1994; Mayol, 1985).

Finally, there can be no doubt that many other species are becoming extinct without ever having been described. This has promoted a variety of approaches to estimating the extent of the current global mass extinction, which may reasonably be as much as 10,000 times faster than would be expected without our species (WCMC, 1992; Wilson, 1992; Pimm *et al.*, 1992). From an insular point of view, two comments ought to be made about these estimates. On one hand, most are based on the rates of tropical deforestation, which are open to some controversy, particularly affecting the role of secondary forests (Lugo, 1988). Yet taking into account other areas, such as the austral temperate regions (Platnick, 1992) and especially all islands (Vitousek, 1988), might push the figures even higher. On the other, an accurate review yielded the hypothesis that random extinction is sufficient to predict the disproportionate contribution of small endemic-rich areas to

the total number of extinctions (Pimm *et al.*, 1995). Nevertheless, island biotas are indeed intrinsically more sensitive than those on continents. This makes the random model inadequate, for it underestimates the impact of humans on insular ecosystems.

## 8. An insular viewpoint

In spite of the wide margin of uncertainty, even the most conservative estimates of the present extinction rate are alarming and unacceptable. The contribution of islands to that rate is surely very important. This means that we are fast losing the richness, uniqueness and research opportunities provided by those small territories.

Unfortunately, no quick solutions are in sight. However, some conclusions from the preceding discussion may prove useful. Systematics, paleontology, ecology and biogeography must be integrated to understand the local biological history. This may help to predict whether and how the native species will be affected by different human activities and their consequences. Put in perspective, even tourism, with its unprecedented dimensions and peculiarities, can be profitably seen as one more stage of a long sequence of impacts (Altaba and Ponsell, 2001).

At a very basic level, the area's biodiversity should be recorded as much as possible. Nevertheless, local inventories may have little use beyond the scope of the project they resulted from (e.g., Altaba *et al.*, 1995), and valuable compilations of published information may not always be accurate (e.g., Pons and Palmer, 1996). Instead, a precise, updatable and reliable biodiversity project might be far richer in content and applications (Glasspool, 2000). From here, or in parallel, a sound course of action appears to be the careful and tailored development of a biodiversity strategy (Germain, 2001).

Implementing such a strategy is a different matter. Programs aimed at single species conservation may be an adequate choice in many cases (Simberloff, 1998), and appear particularly suitable for species-poor but endemic-rich island biotas. It is also clear that major efforts should be made to prevent the arrival and establishment of exotics (Ruesnik, 1995). No matter how expensive these undertakings may appear, on islands it is often quite true that protecting biodiversity is a solid investment to preserve the sustainability of local economies (Bishop, 1993; Edwards and Abivardi, 1998). This will only be achieved through education about biodiversity and the implication of wide sectors in its conservation (Boulton and Knight, 1996; Primack, 1998, 2001; Bestard *et al.*, 2000). In the Balearic Islands at least, we have come a long way towards accepting this and starting to reverse the trend of history.

## 9. Acknowledgements

My wife Catalina Ponsell and our daughter Laia helped in many ways during the preparation of this work. Further stimulus was provided by fruitful discussions with Marcos del Castillo, Josep

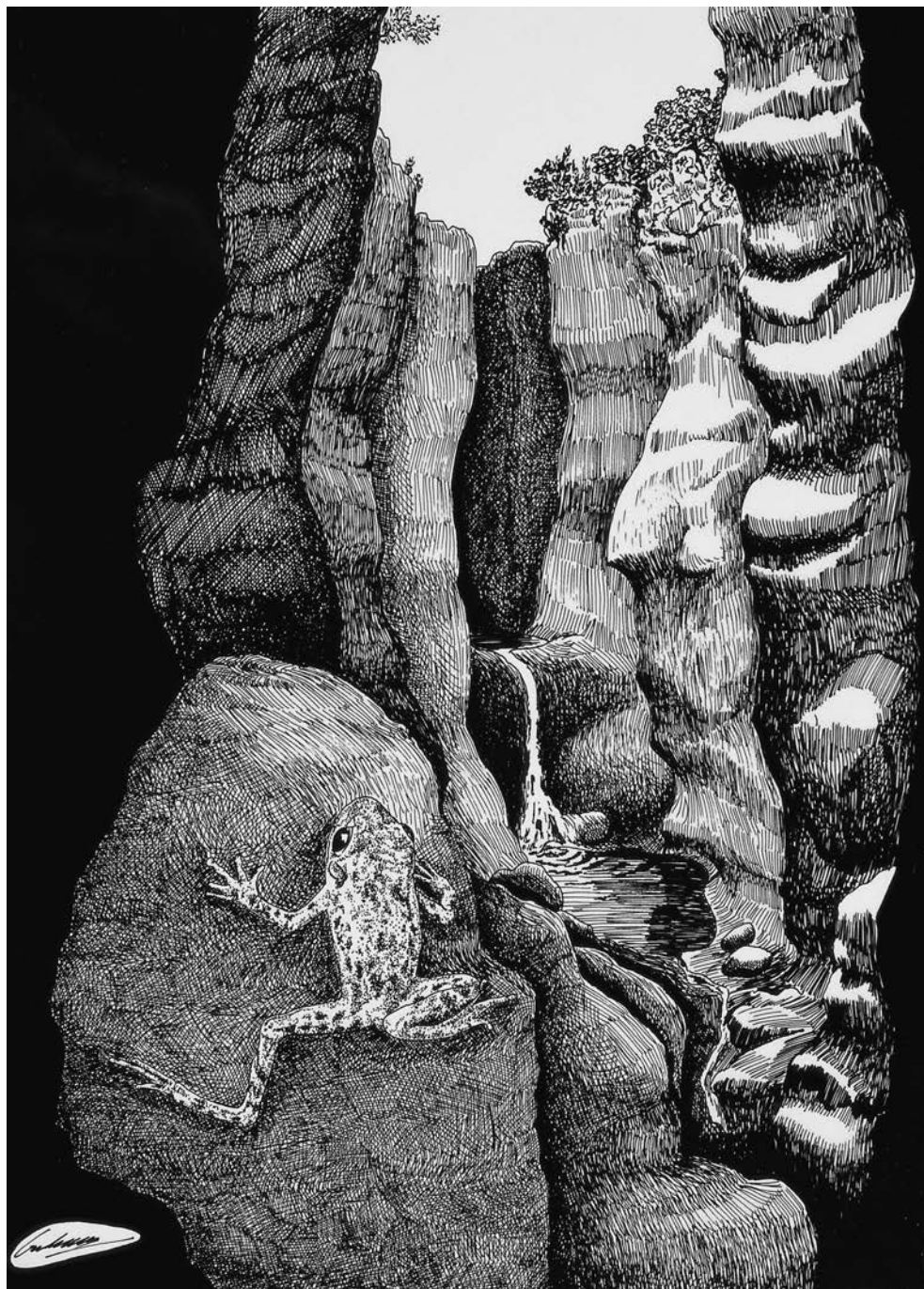


FIGURE 7. The Mallorcan midwife toad or ferreret (*Alytes muletensis*) is an insular endemic that has survived in the marginal refugia provided by inaccessible, cold canyon pools.

Antoni Alcover, Damià Jaume, Miquel Palmer, Llorenç Sáez, Joan Mayol, Joan Lluís Pretus, Josep Antoni Rosselló, John Cortes and Richard Primack. I am grateful to Ferran Rodà, Montserrat Vilà and Joandomènec Ros for inviting me to present this paper.

## 10. References

- ALCOVER, J. A. (1979). *Els mamífers de les Balears*. Palma de Mallorca: Moll.
- (1989). 'Les aus fòssils de la Cova de Ca Na Reia'. *Endins*, 14-15: 95-100.
- ALCOVER, J. A.; ALTABA, C. R. (1995). 'Terres isolades: les illes'. In: FOLCH, R. [ed.]. *Biosfera*. Vol. 9: *Tundra i insularitat*. Barcelona: Enciclopèdia Catalana, pp. 338-353 i 368.
- ALCOVER, J. A.; FLORIT, F.; MOURER-CHAUVIRÉ, C.; WEESIE, P. D. M. (1992). 'The avifaunas of the isolated Mediterranean islands during the Middle and Late Pleistocene'. In: CAMPBELL, K. E. Jr. [ed.]. 'Papers in Avian Paleontology — Honoring Pierce Brodkorb'. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sc. Ser.*, 36: 273-283.
- ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [eds.] (1993). *Història natural de l'Arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll; CSIC.
- ALCOVER, J. A.; McMINN, M. (1994). 'Predators of vertebrates on islands'. *Bioscience*, 44: 12-18.
- ALCOVER, J. A.; McMINN, M.; ALTABA, C. R. (1994). 'Eivissa: A pleistocene ocean-like island in the Mediterranean'. *National Geographic Research and Exploration*, 10 (2): 236-248.
- ALCOVER, J. A.; MOYÀ-SOLÀ, S.; PONS-MOYÀ, J. (1981). *Les quimeres del passat: Els vertebrats fòssils del plio-quatnari de les Balears i Pitiüses*. Palma de Mallorca: Moll.
- ALCOVER, J. A.; SANS, A.; PALMER, M. (1998). 'The extent of extinctions of mammals on islands'. *J. Biogeogr.*, 25: 913-918.
- ALOMAR, G; MUS, M.; ROSSELLÓ, J. A. (1997). *Flora endèmica de les Balears*. Palma de Mallorca: Consell Insular de Mallorca (FODESMA).
- ALTABA, C. R. (1990). 'The last known population of *Margaritifera auricularia* (Bivalvia, Unionoida): A conservation priority'. *Biol. Cons.*, 52: 271-286.
- (1993). 'Els caragols i llimacs terrestres (Mollusca: Gastropoda)'. In: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [eds.]. *Història natural de l'Arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, pp. 409-426
- (1994). 'La sistemàtica i la conservació de la biodiversitat: el cas de les baldrítges (Procellariiformes: Puffinus)'. *An. Ornitol. Balears*, 8 (1993): 3-14.
- (1996a). 'Counting species names». *Nature*, 380: 488-489.
- (1996b). 'Presence of *Discus rotundatus* (Müller, 1774) (Gastropoda: Endodontidae) on the island of Mallorca». *Misc. Zool.*, 19 (1): 51-54.
- (1997a). 'Phylogeny and biogeography of midwife toads (*Alytes*, Discoglossidae): a reappraisal'. *Contr. Zool.*, 66 (4): 257-262.



- (1997b). 'Documenting biodiversity: the need for species identifications'. *Trends Ecol. Evol.*, 12 (9): 358-359.
- (1998). 'Testing vicariance: melanopsid snails and Neogene tectonics in the Western Mediterranean'. *J. Biogeogr.*, 25: 541-551.
- (1999). *La diversitat biològica: Una perspectiva des de Mallorca*. Palma de Mallorca: Moll.
- (2000a). 'La última oportunidad de *Margaritifera auricularia*'. *Quercus*, 170: 16-23.
- (2000b). 'Are all mass invasions alike?'. *Trends Ecol. Evol.*, 15 (6): 248.
- (2001a). 'Invertebrados terrestres'. In: *Parque Nacional Archipiélago de Cabrera*. Talavera de la Reina: Esfagnos.
- (2001b). 'Un endemisme ornitològic ignorat: el trencapinyons balear (*Loxia curvirostra*)'. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*
- ALTABA, C. R.; PONSELL, C. (2001). 'Tourism and biodiversity: the Balearic experience'. In: CORTES, J. [ed.]. *Calpe (2000): Linking the fragments of paradise*. Gibraltar: Gibraltar Ornithological & Natural History Society.
- ALTABA, C. R.; SÁEZ, LL.; ALOMAR, G. (1995). *Inventari de biodiversitat de les finques públiques de la serra de Tramuntana (Mallorca)*. Palma de Mallorca: Conselleria d'Agricultura i Pesca del Govern Balear. Vol. 1, pp. 1-165; vol. 2, pp. 1-205; vol. 3, pp. 1-211.
- ALTABA, C. R.; TRAVESET, A. (1985). 'La malacologia als Països Catalans'. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 50: 155171.
- BALMFORD, A. (1996). 'Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology'. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 193-196.
- BELLÉS, X. (1987). *Fauna cavernícola i intersticial de la península Ibèrica i les Illes Balears*. Palma de Mallorca: CSIC: Moll.
- BESTARD, I.; BOBADILLA, I.; CATALÁN, A.; PONSELL, L. (2000). *La pèrdua de biodiversitat*. Palma de Mallorca: Ferran Sintès.
- BISHOP, R. C. (1993). 'Economic efficiency, sustainability, and biodiversity'. *Ambio*, 22: 69-73.
- BOULTON, M. N.; KNIGHT, D. (1996). 'Conservation education'. In: SPELLERBERG, I. F. [ed.]. *Conservation biology*. Singapur: Longman, pp. 69-79.
- CAMERON, R. A. D.; COOK, L. M. (1992). 'The development of diversity in the land snail fauna of the Madeiran archipelago'. *Biol. J. Linn. Soc.*, 46: 105-114.
- CARDONA, M. A. (1979). 'Consideracions sobre l'endemisme i l'origen de la flora de les Illes Balears'. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 44: 7-15.
- CODY, M. L. (1986). 'Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions'. In: SOULÉ, M. E. [ed.]. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, pp. 122-152.
- CRACRAFT, J. (1989). 'Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation'. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. [eds.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, pp. 28-59.

- DAUGHERTY, C. H.; CREE, A.; HAY, J. M.; THOMPSON, M. B. (1990). 'Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*)'. *Nature*, 347: 177-179.
- DAVISON, A.; BRIDLE, J. R. (1996). 'Exploding bird diversity brings biological species into question'. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 509.
- DOBSON, A. P.; RODRIGUEZ, J. P.; ROBERTS, W. M.; WILCOVE, D. S. (1997). 'Geographic distribution of endangered species in the United States'. *Science*, 275: 550-553.
- DURRELL, L. (1986). *State of the Ark*. New York: Doubleday.
- EDWARDS, P. J.; ABIVARDI, C. (1998). 'The value of biodiversity: where ecology and economy blend'. *Biol. Cons.*, 83: 239-246.
- ESPAÑOL, F. (1954). 'Los tenebriónidos (col.) de las Baleares'. *Trab. Mus. Zool. Barcelona, N. S. Zool.*, 1 (5): 1-93.
- (1972). 'Los coleópteros del archipiélago de Cabrera (Islas Baleares)'. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 21 (3): 97-99.
- GARGALLO, G. (2001). *The old world warblers (Sylviidae)*.
- GASTON, K. [ed.] (1996). *Biodiversity: a biology of numbers and differences*. London: Blackwell.
- GASULL, L. (1964). 'Las *Helicella (Xeroplexa)* de Baleares (Gasteropoda Pulmonata)'. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleres*, 10: 3-70, lamina I-IX.
- (1966). 'La insularidad de las islas Baleares desde el punto de vista de la malacología terrestre'. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 12: 149-156.
- GENTRY, A. H. (1986). 'Endemism in tropical versus temperate plant communities'. In: SOULÉ, M. E. [ed.]. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*. Sunderland: Sinauer Associates, pp. 153-181.
- GERMAIN OTZET, J. (2004). 'Objectives and action proposals for conservation and sustainable use of biological diversity in Catalonia'. [This volume]
- GLASSPOOL, A. (2000). *Bermuda Biodiversity Project*. Bermuda: Bermuda Aquarium and Zoological Society.
- GRANT, P. R. (1986). *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press.
- GREUTER, W. (1994). 'Extinctions in Mediterranean areas'. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, 344: 41-46.
- (1995). 'Origin and peculiarities of Mediterranean island floras'. *Ecol. Medit.*, 21: 1-10.
- GUERRERO, V. (1996). 'El poblamiento inicial de la isla de Mallorca'. *Complutum Extra*, 6: 83-104.
- GUTIÉRREZ, R.; JUANA, E. de (2000). '¿Cuántas especies de aves hay en España?'. *Quercus*, 173: 18-21.
- HAZEVOET, C. J. (1996). 'Conservation and species lists: taxonomic neglect promotes the extinction of endemic birds, as exemplified by taxa from eastern Atlantic islands'. *Bird Conserv. Intl.*, 6: 181-196.
- (1997). 'Notes on distribution, conservation, and taxonomy of birds from the Cape Verde Islands, including records of six species new to the archipelago'. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*, 15: 89-100.

- HEMMER, H.; ALCOVER, J. A. [eds.] (1984). *Història biològica del ferreret*. Palma de Mallorca: Moll.
- ICBP (1992). *Putting biodiversity on the map: Priority areas for global conservation*. Cambridge: International Council for Bird Preservation.
- LONGINO, J. T. (1993). 'Scientific naming'. *Nat. Geogr. Res. Expl.*, 9: 80-85.
- LUGO, A. E. (1988). 'Estimating reductions in the diversity of tropical forest species'. In: WILSON, E. O. [ed.]. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press, p. 58-70.
- MAY, R. M. (1990a). 'How many species?'. *Phil. Trans. Linn. Soc. London, B*, 330: 293-304.
- (1990b). 'Taxonomy as destiny'. *Nature*, 347: 129-130.
- MAYOL, J. (1985). *Rèptils i amfibis de les Balears*. Palma de Mallorca: Moll.
- MAYOL, J.; MACHADO, A. (1992). *Medi ambient, ecologia i turisme a les Illes Balears*. Palma de Mallorca: Moll.
- MAYR, E. (1970). *Populations, species, and evolution*. Cambridge: Belknap.
- MCPHEE, R. [ed.] (1999). *Extinctions in near time. Causes, contexts, and consequences*. New York: Kluwer Academic and Plenum.
- MILBERG, P.; TYRBERG, T. (1993). 'Naïve birds and noble savages: A review of man-caused prehistoric extinctions of island birds'. *Ecography*, 16: 229-250.
- MOONEY, H. A. (1988). 'Lessons from Mediterranean-climate regions'. In: WILSON, E. O. [ed.]. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press, pp. 157-165.
- MORAN, R. (1996). 'The flora of Guadalupe Island, Mexico'. *Mem. Calif. Acad. Sc.*, 19: I-VII, 1-190.
- MUELLER-DOMBOIS, D. (1992). 'The formation of island ecosystems'. *GeoJournal*, 28: 293-296.
- MUELLER-DOMBOIS, D.; LOOPE, L. L. (1990). 'Some unique ecological aspects of oceanic island ecosystems'. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 32: 21-27.
- MUS, M.; ROSSELLÓ, J. A.; MAYOL, M. (1993). 'L'endemisme vegetal'. In: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [eds.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, pp. 257-268.
- NAEEM, S. (1998). 'Species redundancy and ecosystem reliability'. *Cons. Biol.*, 12: 39-45.
- (2004). 'The functional role of biodiversity'. [This volume]
- NOVACEK, M. J. (1992). 'The meaning of systematics and the biodiversity crisis'. In: ELDRIDGE, N. [ed.]. *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis*. New York: Cambridge University Press, pp. 101-108.
- NUNN, P. D. (1994). *Oceanic islands*. Oxford: Blackwell.
- OOSTERBROEK, P. (1994). 'Biodiversity of the Mediterranean region'. In: FOREY, P. I.; HUMPHRIES, C. J.; VANE-WRIGHT, R. I. [eds.]. *Systematics and conservation evaluation*. Systematics Association, 50: 289-307. [Special volume]
- OTTE, D. (1989). 'Speciation in Hawaiian crickets'. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. [eds.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, pp. 482-526.
- PALMER, M.; PETITPIERRE, E. (1993). 'Els coleòpters de Cabrera: llista faunística i perspectives d'estudi'. In: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [eds.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, pp. 383-407.

- PALOMBO, M. R. (1996). 'Large Pleistocene mammals of the Mediterranean islands'. *Vie Milieu*, 46: 365-374.
- PAUL, C. R. C.; ALTABA, C. R. (1992). 'Els mol·luscs terrestres fòssils de les illes Pitiüses'. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 34: 141-170.
- PETITPIERRE, E.; ARRANZ, M. J.; TERRASA, B.; RAMON, M. (1987). 'Population genetics of Western Mediterranean insular lizards'. *Genét. Ibér.*, 39: 453-471.
- PIMM, S. L.; RUSSELL, G. J.; GITTLEMAN, J. L.; BROOKS, T. M. (1995). 'The future of biodiversity'. *Science*, 269: 347-350.
- PLATNICK, N. I. (1992). 'Patterns of biodiversity'. In: ELDRIDGE, N. [ed.]. *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis*. New York: Cambridge University Press, pp. 15-24.
- PONS, G. X.; PALMER, M. (1996). *Fauna endèmica de les Illes Balears*. Palma de Mallorca: Institut d'Estudis Baleàrics: Direcció General de Medi Ambient: Societat d'Història Natural de les Balears.
- PRETUS, J. L. (2004). 'The landscape and the research for extensive properties of biodiversity'. [This volume]
- PRIMACK, R. (1998). *Essentials of conservation biology*. 2nd ed. Sunderland: Sinauer.
- (2004). 'Conservation biology'. [This volume]
- RENNER, S. S.; RICKLEFS, R. E. (1994). 'Systematics and biodiversity'. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 78.
- ROSSELLÓ, J. A.; MUS, M.; SOLER, J. X. (1993). '*Limonium ejulabilis*, a new endangered endemic species from Majorca (Balearic Islands, Spain)'. *An. R. Jard. Bot. Madrid*, 51: 199-204.
- ROUGHGARDEN, J.; PACALA, S. (1989). 'Taxon cycle among *Anolis* lizard populations: Review of evidence'. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. [eds.]. *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, pp. 403-432.
- SÁEZ I GOÑALONS, LL.; VICENS I FANDOS, J. (1997). *Plantes vasculares del quadrat UTM 31S DE80, Puig Major (Mallorca)*. Pp. 1-75. (ORCA: Catàlegs Florístics Locals; 8)
- SALVADOR, A. (1993). 'Els rèptils'. In: ALCOVER, J. A.; FORNÓS, J.; BALLESTEROS, E. [eds.]. *Història natural de l'arxipèlag de Cabrera*. Palma de Mallorca: Moll: CSIC, pp. 427-437.
- SCHOENER, T. W.; SPILLER, D. (1987). 'Effect of lizards on spider populations: Manipulative reconstructions of a natural experiment'. *Science*, 236: 1353-1355.
- SCHÜLE, W. (1993). 'Mammals, vegetation and the initial settlement of the Mediterranean islands: a plaeoecological approach'. *J. Biogeogr.*, 20: 399-412.
- SCOTT-RAM, N. R. (1990). *Transformed cladistics, taxonomy and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- SIBLEY, C. G. (1990). *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven: Yale University Press.
- SIMBERLOFF, D. (1995). 'Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas?'. *Pacific Sc.*, 49: 87-97.
- (1998). 'Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?'. *Biol. Cons.*, 83: 247-257.

- SIMBERLOFF, D.; CONNOR, E. F. (1981). 'Missing species combinations'. *Am. Nat.*, 118: 215-239.
- STEADMAN, D. W. (1995). 'Prehistoric extinctions of Pacific island birds: biodiversity meets zooarchaeology'. *Science*, 267: 1123-1131.
- TRAVERSE, A.; ALTABA, C. R. (1993). 'La biodiversidad terrestre del Parque Nacional de Cabrera'. *Quercus*, 83: 30-33.
- VITOUSEK, P. M. (1988). 'Diversity and biological invasions of oceanic islands'. In: WILSON, E. O. [ed.]. *Biodiversity*. Washington: National Academy Press, pp. 181-189.
- WALKER, C. A.; WRAGG, C. M.; HARRISON, C. J. O. (1990). 'A new shearwater from the Pleistocene of the Canary Islands and its bearing on the evolution of certain *Puffinus* shearwaters'. *Hist. Biol.*, 3: 203-224.
- WCMC [WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE] (1992). *Global biodiversity: Status of the Earth's living resources*. London: Chapman and Hall.
- WILCOVE, D. S.; ROTHSTEIN, D.; DUBOW, J.; PHILLIPS, A.; LOSOS, E. (1998). 'Quantifying threats to imperiled species in the United States'. *Bioscience*, 48: 607-615.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological invasions*. London: Chapman and Hall.
- WILSON, E. O. (1992). *The diversity of life*. New York: Norton.
- YLL, E. I.; PÉREZ-OBOL, R.; JULIÀ, R. (1994). 'Vegetational change in the Balearic Islands (Spain) during the Holocene'. *Hist. Biol.*, 9: 83-89.
- YLL, E.-I.; PÉREZ-OBOL, R.; PANTALEÓN-CANO, J.; ROURE, J. M. (1997). 'Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands)'. *Quat. Res.*, 48: 339-347.



### Introduction

Biological diversity exists at many different levels: genetic diversity within local populations of a species, genetic diversity between geographically distinct populations of the same species, from species diversity all the way up to phylum diversity and finally diversity between communities, ecosystems or landscapes (Ramade, 1994). The diversity of ecosystems or landscapes is sometimes called ecodiversity.

The history of life on Earth, spanning the past 3,850 million years (Ma) and especially since the Cambrian explosion in the diversity of multicellular organisms, is one of broadly increasing diversity, albeit with many fluctuations and punctuated by episodes of mass extinction (Benton, 1995). The average lifespan of a species, based on the fossil records, from its origin to extinction, is a few million years, about 1 to 10 Ma (May, 1999). Considering both this average lifespan and the steady average growth in species diversity since the Cambrian, it is possible that today's species represent 5-10% of those ever to have graced our planet (May, 1999).

Species diversity can be divided into alpha, beta and gamma diversity (Whittaker, 1965, 1972; Ricklefs and Schuller, 1993). Alpha diversity measures the number of species within a habitat or ecosystem. Beta diversity measures the species turnover between adjacent habitats or sections of coastline. The Wilson and Shmida (1984) index quantifies species turnover (beta diversity): a value of 0 represents no change, and 1 represents complete species turnover between adjacent communities or coastline sections. Finally, gamma diversity measures the number of species harbored by a region, either defined on a political, geographical or biogeographical basis. There is no general relation between alpha, beta and gamma diversity: alpha diversity may be high whereas beta and gamma are low, or vice versa (see examples in Bolton, 1996).

## How many species?

Today the total number of living species named and recorded has been estimated to be between 1.5 million (May, 1999) and 1.6-1.8 million (Hammond, 1995). This number is uncertain to within around 10%, mainly because of uncertainties about synonymies (May, 1999).

Bird and mammal species are comparatively well documented even though 3-5 new bird and around 10 new mammal species are found each year. In contrast, some groups (e.g. invertebrates, fungi and bacteria) and some places (e.g. deep sea benthos) are poorly known (Grassle and Maciolek, 1992; May, 1992; Desbruyères, 1995; Heip, 1998). The number of parasitic invertebrate species may be of the same order of magnitude as the cumulative number of all other vertebrate and invertebrate species (May, 1997). Many species currently considered as cosmopolitan, i.e. with a worldwide distribution, may be artifacts resulting from overly conservative systematics and must be split into several cryptic species (Hooper and Lévi, 1994). For example, molecular (allozyme) studies of specimens of the sponge *Chondrilla nucula* collected over 10,000 km of its range revealed five distinct genetic forms (Klautau *et al.*, 1999). Different strains of what was classified as a single bacterial species, *Legionella pneumophila*, have nucleotide sequence homologies (as revealed by DNA hybridization) of less than 50%; this is as large as the characteristic genetic distance between mammals and fishes (Selander, 1985). In addition, taxonomists are not evenly distributed among vertebrates, plants and invertebrates: the average vertebrate species receives 10 times more taxonomic effort than the average vascular plant species, and 100 times more than the average invertebrate (Gaston and May, 1992). As suggested by May (1999), this is a bad way to run a business. Overall, and taking into consideration current rates of resolving synonymies, 10,000 new species are currently named each year (Hammond, 1995).

Estimates of known marine species diversity range between 150,000 and 245,000 species, of which only 20,000 species are plants (Hartog, 1970, 1980; Fredj *et al.*, 1992; Winston, 1992; Norton *et al.*, 1996; Heip, 1998; among others). Generally speaking, of all the species currently named and recorded, fewer than 15% are to be found in the oceans (May, 1992). Is this an artifact attributable to a more limited knowledge of the marine environment?

A technical reason for this disequilibrium is that more than half (roughly 56%) of all named species are insects, which are only terrestrial (May, 1988).

An ecological reason may be that most benthic marine invertebrates develop by means of free-living, dispersive larval stages. Thorson (1966) estimated that 55 to 85% of these produce long-lived (spending weeks to months in the plankton) planktotrophic (feeding in their planktonic stage) larvae, 5% produce short-lived (spending hours to days in the plankton) planktotrophic larvae, and about 10% produce lecithotrophic larvae (non-feeding). The presumed advantages of such planktonic larvae include the avoidance of competition for resources with adults, decreased likelihood of inbreeding in the next generation, and increased ability to withstand local extinctions. However, possible disadvantages include dispersal away from favorable habitats, difficulty in fine-tuning adaptation to local conditions, mismatches between larval and juvenile physiological tolerance,



greater susceptibility to predation, and various costs which may be associated with metamorphosis. The direction of evolutionary changes appears generally biased towards the loss of planktotrophic larvae in many clades, implying that such larvae are somewhat disadvantageous. The present preponderance of planktotrophic larvae in the life histories of benthic marine invertebrates may simply reflect insufficient time for species to lose larval stages since the last extinction event, 65 Ma ago (Pechenik, 1999). Evidence from the fossil records supports the contention that species with high dispersal potential persist longer in geological time than do those with lower dispersal potential. For example, within the gastropod genus *Nassarius*, no species that lacked planktotrophic larvae persisted longer than about 5 Ma; in contrast, many species with long-lived larvae persisted 15 or even 20 Ma (Gili and Martinell, 1994; Pechenik, 1999). Whatever the reasons for the strategy of remote larval dispersion of most marine species, it is clear that it does not favor either genetic isolation or speciation (but see Victor and Wellington, 2000, for contrasting results).

Finally, the paradigm of low marine species diversity, with the oceans seen as a vast desert, may be due to a taxonomic effort that is even poorer than in the continental realm. Not only is the number of systematists studying marine organisms one or two orders of magnitude lower than that of 'terrestrial' systematists, but exploration of the sea is reliant on more expansive, time consuming and/or fairly inefficient techniques, such as grabs, dredges, trawls, scuba diving and submarines (Winston, 1988, 1992). The following examples of recent discoveries illustrate *a contrario* the huge gap in our knowledge. The large planktonophagous shark *Megachasma pelagios*, the length and weight of which can reach 5 m and 700-900 kg respectively, was only discovered in 1976. The deep-sea hydrothermal vents, which represent oases of luxuriant life that harbor hundreds of previously unknown species, were discovered in 1977. For the first time, an ecosystem totally based on primary production achieved by chemosynthetic bacteria, was evidenced (Corliss *et al.*, 1979; Prieur *et al.*, 1995; Chevaldonné *et al.*, 1997; Desbruyères *et al.*, 1998; among others). The blue green alga *Prochlorococcus marinus* (Cyanobacteria), discovered in 1988, is present at high cell densities ( $10^4$  to  $10^5$  cells per ml) in most temperate to tropical seas of the world (Chisholm *et al.*, 1988, 1992; Scanlan *et al.*, 1996). In this way, it may represent the Earth's most abundant photosynthetic organism. In addition, it may account for a large proportion of phytoplanktonic primary production and biomass: for example 30-40% in the central Pacific (Campbell *et al.*, 1994). The so-called carnivorous sponge, a sponge with an unexpected carnivorous behavior, was recently discovered living in a sea-cave only a few kilometers from Marseilles, French Riviera (Vacelet and Boury-Esnault, 1995, 1996; Vacelet, 1996). Finally, a previously undescribed giant sulfur bacterium, *Thiomargarita namibiensis*, with cells large enough to be visible to the naked eye (up to 0.75 mm in diameter), was discovered in 1999 off Namibia in sediments at water depths of ~100 m (Schultz *et al.*, 1999).

Samples from the Atlantic floor at depths of 1500 to 2500 m, along a 176-km transect off the New Jersey and Delaware coastline showed that, of the 798 collected species, 460 species (58%) had not been previously described (Grassle and Maciolek, 1992). Using a 'rarefaction curve', i.e. the curve showing the rate at which new species turn up as more and more individuals are

sampled, and estimates of species change along spatial gradients, Grassle and Maciolek (1992) scaled an estimate of the total number of benthic species (mainly mollusks, crustaceans and polychaete worms) back to 10 million or so. Subsequently, their method of calculation was criticized and their estimate considered as largely overestimated (May, 1992, 1993; but see Poore and Wilson, 1993). However, whether the overall total number of worm, crustacean and mollusk species living in deep-sea sediments is more than 10 million or less than half a million, Grassle and Maciolek's work is a reminder of how little is known about the two-thirds of the Earth's surface that lie below the deep oceans (May, 1992).

The actual total of extant species living on our planet, as opposed to those we have named and recorded, is hugely uncertain. Recent estimates are in the order of 7 million species in total (terrestrial and marine), with a plausible range of 5 to 15 million, but estimates as low as 3 million, or as high as 100 million or more, can be defended (Wilson and Peters, 1988; Hammond, 1995; May, 1998, 1999). As far as the marine realm is concerned, Winston's (1992) estimate of one million or more species seems rather conservative.

### **How many phyla?**

Nearly all of the fifty or so plant and animal phyla are present in the marine realm. A third of them are specific to this environment (e.g. Ctenophores, Gastrotrichs, Kinorhynchs, Cyclophora, Brachiopods, Pogonophora, Loricifera, Vestimentifera, Chaetognaths and Echinoderms). In contrast, very few phyla are strictly continental (for example: Onychophora). Marine phylum diversity is therefore higher than terrestrial phylum diversity. In addition, if one considers the fundamental level of diversity based on basic body plan, more than 80% of this diversity is found only in the sea. This is consistent with the marine origin of Life and the much longer time it developed below the sea surface than outside the sea (May, 1992; Winston, 1992; Norse, 1993; Heip, 1998; Helfman *et al.*, 1997).

### **Patterns for marine biodiversity**

Most known marine species are benthic, either hard bottom or soft bottom dwellers (64% and 27% respectively). In contrast, pelagic species represent only 9% of marine organisms (Heip, 1998; Helfman *et al.*, 1997).

Latitudinal, longitudinal and regional patterns may clearly be artifacts resulting from the limited knowledge of certain phyla, ecosystems or geographic areas. In addition, diversity increases as the surface area considered is enlarged (a classical matter of species-area curve). For these reasons, only well established results are presented here: when a flora or a fauna is considered richer than another, this implies that differences in diversity cannot be explained by differences in either 'systematists pressure' or surface area of the region considered.

According to Rohde (1992), almost all groups of organisms, either continental or marine, have more species in tropical than in higher latitudes, and such latitudinal gradients are among the most universal features of nature. They have been shown to occur in habitats as diverse as the open oceans, sublittoral communities, rainforests, deserts, rivers and lakes. Indeed, in the marine environment, the species diversity of coastal fishes, either alpha or gamma diversity, and the ordinal and family diversity of demosponges follow this pattern (Rohde, 1992; Soest, 1994; Helfman *et al.*, 1997; Harmelin-Vivien, 2000). In the same way, bivalves, gastropods and isopods from Atlantic deep (500-4000 m) soft sediments show a highly significant latitudinal gradient of species alpha diversity, from an elevated tropical diversity to a depressed diversity in the Norwegian Sea. The same gradient occurs in the South Atlantic, though it is weaker than that in the North Atlantic (Rex *et al.*, 1993). The evolutionary forces which have caused almost all groups of organisms to have a higher species diversity in the tropics may include (i) the increase in environmentally available energy and (ii) a greater 'effective' evolutionary time due to an increase in evolutionary speed (Huston, 1979; Currie, 1991; Rohde, 1992). However, the congruity of diversity patterns between surface and deep-sea biotas is surprising, as the above mentioned explanations may be ineffective in deep-sea conditions. This congruity may result from ecological coupling through the water column, via the sink of organic matter from the surface, or from historical factors via regional colonization patterns from shallow to deep habitats (Rex *et al.*, 1993, 1997).

Seaweed diversity, however, only partially follows the general pattern. Global comparisons between documented seaweed floras of large geographical regions (gamma diversity) reveal major differences: very rich floras (900-1100 species) in warm temperate regions, rich floras (600-700 species) and poor floras (300-400 species) in cold temperate and tropical regions, and very poor floras (around 200 species) in polar regions (Hoek, 1984; Lüning, 1990; Bolton, 1994). The tropical Philippine flora, with 900 species, constitutes an anomaly (Silva *et al.*, 1987, Bolton 1994). Hypotheses which may explain these unusual patterns are: (i) Competition for space by corals. It could be said that corals, with their symbiotic microalgae, are 'functional plants' and have, in many tropical regions, occupied the niche of macroalgae (Lüning, 1990). (ii) The massive increase in herbivory by fish in tropical regions (Gaines and Lubchenco, 1982; Meekan and Choat, 1997). In order for this hypothesis to be correct, it must be assumed that the grazers are fairly indiscriminate, as high levels of prey-specific herbivory have been considered to increase rather than decrease diversity (Begon *et al.*, 1990; Bolton, 1994). (iii) The lack of environmental stability over long periods in geological times, with a narrow extent of tropical conditions in some periods (Lüning, 1990). However, this instability hypothesis is not supported by the very high species diversity in the Mediterranean, which dried up repeatedly between 5 and 6 million years ago (Bolton, 1994).

Finally, the gamma species diversity of demosponges does not correspond to the classical gradient of increasing richness from higher to tropical latitudes. Both very rich (e.g. Indonesia,

New Caledonia) and very poor (e.g. East Pacific) faunas occur in tropical waters (Soest, 1994; Hooper and Lévi, 1994).

Another kind of latitudinal pattern is the one exhibited by the seaweeds. The ratio between the number of red algae (Rhodophyta) and brown algae (Fucophyceae) species increases steadily from cold to tropical waters (about 1 to 4) (Feldmann, 1938).

Latitudinal patterns in trophic diversity may also be observed in some phyla. Among marine fishes, a decreasing gradient in the diversity of feeding behaviors and trophic categories occurs from low to high latitudes (Harmelin-Vivien, 2000). The diversity of fish diets is high in the tropics, with a huge number of herbivores, omnivores, sessile invertebrate browsers and planktivores, along with carnivores and piscivores, whereas most (if not all) fish species from high latitudes are carnivores and/or piscivores (Helfman *et al.*, 1997).

### *Biodiversity and depth*

If the total species diversity of marine organisms is higher in shallow than in deep waters, the pattern of distribution with depth differs among taxa. Photosynthetic macroalgae are of course restricted to the upper levels, from the eulittoral (intertidal zone) down to the circalittoral, with a peak of diversity in the sublittoral. The deepest macroalgae were collected in the tropical West Atlantic (e.g. the green alga *Rhipiliopsis profunda* down to 153 m and crustose corallines down to 268 m), and near Hawaii (e.g. the brown alga *Sargassum hawaiiensis* at a depth of about 200 m) (Doty *et al.*, 1974; Littler *et al.*, 1985; Norris and Olsen, 1991). However, the old paradigm of algal zonation, with green, brown and red algae dominant in upper, middle and lower levels respectively, has long been abandoned. Many of the deepest algae are brown and green algae. Fish exhibit a depth pattern similar to that of algae, with a sharp decrease in diversity with depth (Table 1; Helfman *et al.*, 1997). In the Mediterranean, for example, 368 species are present between the sea-level and 150 m depths, whereas only 59 occur from 150 to 2000 m (Fredj and Maurin, 1987). Sponges show their highest gamma species diversity in the circalittoral zone and a decline in the bathyal zone. For example, around the Kerguelen Islands, there are 22 species at depths between 0 and 50 m, 66 species from 50 to 300 m and 23 species from 300 to 1000 m (Boury-Esnault and Van Beveren, 1982).

According to Sanders (1968), Grassle and Maciolek (1992) and Rex *et al.* (1997), the deep-sea invertebrate fauna of sedimentary habitats have a high species diversity when compared to that of estuarine and shallow coastal areas (see above). However, a critical examination of their data, together with new sets of data, shows that the species diversity (mainly alpha diversity) of shallow sedimentary habitats is as high as, if not higher than, that of deep-sea habitats, so that no general pattern can be currently drawn (Gray, 1994; Gray *et al.*, 1997).

If the total diversity in a phylum often displays a decreasing gradient with increasing depth, the opposite pattern can occur when looking at a particular class, order or family. Within sponges,

the class Calcarea has its peak of species diversity on the continental shelf (257 species above 200 m and 133 below) (Vacelet, 1988). Lithistid demosponges, possessing a predominant siliceous skeleton, are most abundant on the continental slope between 200 and 700 m in depth. On the other hand, demosponges with a well developed spongin skeleton are rarely found below 100 m. Dictyonin hexactinellids have a predominantly bathyal distribution (500 to 1500 m) and may reach the abyssal zone (Vacelet, 1988; Tabachnick, 1994). The species diversity of fishes at a given depth is generally due to the presence of particular families, as only a few fish families are found along the entire depth gradient (Helfman *et al.*, 1997). The pomacentrids, labrids and gobiids, for example, are among the most diverse fish families in shallow waters, whereas most families which compose the bulk of species diversity in deep-sea habitats (ceratioids, saccopharyngiids, notacanthids, macrourids, and many others) are absent from shallow waters.

### *Hot spots for marine biodiversity*

Hot spots are regions with a high biodiversity (generally gamma species diversity) which cannot be explained, or can be only partially explained, by the above-mentioned latitude and/or depth patterns. Longitudinal gradients in biodiversity can be steeper than latitudinal ones (Briggs, 1996; Ormond and Roberts, 1997). A sharp gradient of decreasing species diversity of coral reef fishes occurs from west to east across the Pacific. Over 2500 inshore fish species are recorded from the Philippines, 1200 from the Caroline Islands, 800 from French Polynesia and only 600 in the tropical east Pacific.

Some regions constitute a hot spot for most taxonomical groups. This is the case for the East Indian Triangle, lying between Australia and Asia, in the tropics (including Indonesia) and for the Mediterranean in warm temperate regions (Hoek, 1984; Bolton, 1994; Briggs, 1996; Helfman *et al.*, 1997). Although the latter sea is a part of the Atlanto-Mediterranean province, its flora and fauna are considerably richer than those of the Atlantic coasts. Other regions represent hot spots for only one or a few groups of marine organisms. As far as red algal genera are concerned, the richest regions are the tropical indo-west Pacific, the tropical west Atlantic, the warm temperate NW Pacific and the warm temperate NE Atlantic (Hoek, 1984). The richest regions in brown algal species seem to be by far the Mediterranean and the Southern Australian coast, with 255 and 231

TABLE 1. *Species diversity of marine fishes, as a function of habitat and depth*

<i>Marine habitats</i>	<i>Depth</i>	<i>Number of species</i>	<i>Percentage of total fish species</i>
Epipelagic fishes	0-200 m	325	1%
Deep pelagic fishes	> 200 m	1250	5%
Littoral or continental shelf fishes	0-200 m	11250	45%
Deep benthic fishes	> 200 m	1500	6%

SOURCE: Helfman *et al.*, 1997.

species, respectively (Womerley, 1987; Ribera *et al.*, 1992). For demosponges, the richest regions are Indonesia, the Western Indian ocean and the West Indies (Caribbean), with 965, 683 and 640 species, respectively (Soest, 1994). For fishes, the richest region is the Indo-West Pacific, which contains one-third of shallow marine fishes (about 3000 species) (Helfman *et al.*, 1997).

### *Hot spots for marine endemism*

The level of endemism varies conspicuously between regions and groups. In the Mediterranean, it averages 27% for the fauna, with values of 18% for fishes and decapod crustaceans, 24% for echinoderms, 27% for hydraria, 46% for sponges and 50% for ascidians, and 25% for the flora, with values of 20% for seagrasses and 39% for brown algae (Pérès and Picard, 1964; Giaccone, 1974; Vacelet, 1981; Sarà, 1985; Fredj and Maurin, 1987; Pansini, 1990; Fredj *et al.*, 1992; Boudouresque, unpublished data). Within the Mediterranean, the western basin appears as the major center for endemism, as exemplified by both the red algal Corallinaceae family and the brown algae. Overall, 49% of Mediterranean endemic species are exclusive to the western basin, versus only 5% for the eastern one (Fredj, 1974; Bressan and Babbini-Benussi, 1996; Boudouresque, unpublished data). Briggs (1974) suggests that the Mediterranean has probably functioned as a primary center for speciation. According to this hypothesis, a large contingent of Atlantic species must have come from the Mediterranean. Conversely, the Mediterranean may have played a role of refuge for many Atlantic species which found suitable conditions for their survival only in this sea. Along with the Mediterranean, California and Southern Australia are also centers for brown algal endemism, whereas endemism is lower in southwestern Africa and in Chile (Bolton, 1996). New Zealand, South Africa and Indonesia are centers for Hexactinellid sponge endemism (Tabachnick, 1994). For coral reef fishes, endemism reaches 15% in the Red Sea, 25% in Easter Island and 30% in Hawaii, whereas the central Indo-Pacific, with higher levels of species richness, has low levels of endemism (Ormond and Roberts, 1997).

It is worth noting, however, that the level of endemism in a region can entirely change with improvement in knowledge. For example, in New Caledonia the percentage of endemic sponge species was estimated at 20% in 1979, when only 195 species were recorded, and at 44% and 72% in littoral and deep habitats respectively in 1994, when the number of recorded species increased to 365 (Hooper and Lévi, 1994).

### **Erosion of marine biodiversity**

Species are classified into eight categories, as follows (IUCN 1994, Anonymous 1999): extinct (EX), extinct in the wild (EW), critically endangered (CR), endangered (EN), vulnerable (VU), lower risk (LR), data deficient (DD) and non-evaluated (NE).

## Extinct species

Modern day extinctions (here called neoextinctions) are for the most part due to human impact, as opposed to geological 'natural' extinctions (paleoextinctions) (Carlton, 1993). A taxon is considered to be extinct when there is no reasonable doubt that the last individual has died, i.e. when individuals have not been located in the wild over a period of 50 years (McNeely *et al.*, 1990; IUCN, 1994).

Recent extinction rates in well documented groups (mammals and birds) are one hundred to one thousand times faster than the average background rates (Balmford, 1996; May, 1999). Looking towards the immediate future, likely extinction rates of a factor of ten thousand above background can be expected. This represents a sixth great wave of extinction, fully comparable with the five major mass extinctions (the 'Big Five') of the geological past: late Ordovician, late Devonian, late Permian, late Triassic and end-Cretaceous. However, it is different in that it results from the activities of a single other species, rather than from external environment changes (Benton, 1994, 1995; May, 1999).

In general, the species most likely to become extinct are those possessing a small geographic range, limited dispersal potential, and limited tolerance to environmental stress, both biological and physical (Table 2) (Carlton *et al.*, 1991; Roberts and Hawkins, 1999). As far as marine organisms are concerned, many scientists still share the views of Hugo Grotius, expressed in 1609, or of Lamarck, in the early 19<sup>th</sup> century, that state that although we might be able to deplete populations of marine species, we cannot cause their extinction and therefore they do not need protection (Suchanek, 1994; Roberts and Hawkins, 1999). The perception of their invulnerability arises from the observation that most of them have very large ranges, extending along thousands of kilometers of coastline or across oceans. In addition, most have planktonic dispersal stages. However, the eelgrass limpet *Lottia alveus*, which became extinct in the 1920s, was a species exhibiting a broad range, from Labrador to Cape Cod (Vermeij, 1993). Furthermore, many marine species with broad ranges actually encompass a set of cryptic species with narrower distributions (Boury-Esnault *et al.*, 1992; Muricy *et al.*, 1996a, 1996b; Boury-Esnault *et al.*, 1999; Klautau *et al.*, 1999). Finally, the dispersion of planktonic larvae sometimes appears to be far more restricted than current velocities would tend to suggest.

The two major causes of modern species extinction are the loss of habitat and the introduction of alien species. The deliberate or inadvertent introduction of exotic species has often led to ecological disasters, sometimes on a large scale (Clout, 1995; Williamson, 1996; see also Sala *et al.*, 2000). Australian ecosystems provide a number of sobering examples of the effects of exotic organisms. However, in the marine environment, their impact has been less documented.

In contrast with terrestrial environments, very few marine species are definitely regarded as being extinct. Examples are the eelgrass limpet *Lottia alveus*, the rocky shore limpet *Colisella edmitchelli*, the periwinkle *Littoraria flammea*, the horn snail *Cerithidea fuscata*, the Galapagos damselfish *Azurina eupalama*, the Steller's sea cow *Hydrodamalis gigas* and the Caribbean monk seal *Monachus tropicalis* (Busch, 1985; Carlton, 1993; Groombridge, 1993; Marion and Sylvestre, 1993;

Roberts and Hawkins, 1999). A tropical Pacific hydrocoral from Panama, *Millepora boshmai*, reported as extinct by Glynn and De Weerd (1991) was subsequently discovered to be alive (Glynn and Feingold, 1992).

However, it is of interest to note that, if the definition of extinct species is applied (species that have not been located in the wild over a 50 year period), there may be hundreds of species of invertebrates or algae that have not been recorded since the 19<sup>th</sup> century or the early 20<sup>th</sup> century. Are these species extinct, or is it simply an artifact due to the poor knowledge of many groups of marine organisms? We may have lost many more species than we suspect, and the expected extinction of the systematists will not make it easy to answer this question. As foretold by Carlton (1993), “the future historians of science may well find that a crisis that was upon us at the end of the 20<sup>th</sup> century was the extinction of the systematist, the extinction of the naturalist, the extinction of the biogeographer — those who would tell the tales of the potential demise of global marine diversity.”

### *Critically endangered species*

Had Lamarck known of the totoaba *Totoaba macdonaldi*, a large fish from the Gulf of California, he would probably have classed it among the species whose abundance and fecundity were such that its elimination would be impossible. Despite this, it lies at the brink of extinction (Roberts and Hawkins, 1999). The white abalone *Haliotis sorenseni* in southern California, the emerald seaslug *Phyllaplysia smaragda* in Florida, the barndoor skate *Raja laevis* in the northern Atlantic, the Banggai cardinalfish *Pterapogon kauderni* in Indonesia, among others, are faced with the same situation (Tegner *et al.*, 1996; Roberts and Hawkins, 1999). The huge sponge, called ‘Neptune goblet’ (*Spherospongia (Poterion) patera*), mostly found in Japanese waters and which is present in most of the Natural History museums of the world, has not been collected since Annandale (1915) and could be an example of an extinct or endangered sponge species.

The Mediterranean monk seal *Monachus monachus* is one of the twelve most critically endangered species in the world. Fewer than 500 individuals (a very optimistic estimate) survive, confined to refuges in remote cliffbound coasts and islets, mainly in Turkey, Greece, Madeira and Cap Blanc (Southern Morocco). Despite public awareness and conservation efforts, population estimates are steadily declining, with the exception of the small Madeira population which is increasing (Marchessaux, 1989; Duguy and Marchessaux, 1992; Antolovic, 1998; among others).

### *Vulnerable species*

Many species, though not yet either on the brink of extinction or endangered, have suffered a dramatic reduction in their population numbers over the past decades, and this over either their entire geographic range or part of their range. Elasmobranchs (sharks and rays) and long-



TABLE 2. *Characteristics that render marine species vulnerable to extirpation and extinction*

<i>Characteristics</i>	<i>Vulnerability</i>	
	<i>High</i>	<i>Low</i>
<i>Population turnover</i>		
Longevity	Long	Short
Growth rate	Slow	Fast
Natural mortality rate	Low	High
Production biomass	Low	High
<i>Reproduction</i>		
Reproductive effort	Low	High
Age or size at sexual maturity	Old or large	Young or small
Sex change	Occurs (e.g. protandry <sup>a</sup> )	Does not occur
Spawning	In aggregations in predictable locations	Not in aggregations
Allee effects <sup>b</sup>	Strong	Weak
<i>Capacity for recovery</i>		
Regeneration from fragments	Does not occur	Occur
Dispersal	Short distance	Long distance
Competitive ability	Poor	Good
Colonizing ability	Poor	Good
Adult mobility	Low	High
Recruitment by larval settlement	Irregular and/or low level	Frequent and intense
<i>Range and distribution</i>		
Horizontal distribution	Near-shore	Offshore
Vertical depth range	Narrow	Broad
Geographic range	Small	Large
Patchiness of population	High	Low
Habitat specificity	High	Low
Habitat vulnerability to destruction by man	High	Low
Commonness and/or rarity	Rare	Abundant
Trophic level	High	Low

<sup>a</sup> Protandry is when an organism has a functional male stage followed by a functional female stage.

<sup>b</sup> Allee effects occur when a reduction in population density has significant impacts on reproduction.

SOURCE: adapted from Roberts and Hawkins, 1999.

lived teleosts such as groupers and snappers, are among the most vulnerable exploited fish species (Coleman *et al.*, 1999). A good example is the dusky grouper *Epinephelus marginatus*, one of the most popular fishes along the Mediterranean coasts (Zabala *et al.*, 1997a, 1997b). In Spain, annual commercial catches were over 200 metric tons in the 1970s, but decreased to almost nothing in the 1990s. This may be due to overexploitation by spear fishermen.

The *Posidonia oceanica* meadow constitutes a key ecosystem in the sublittoral zone (0-40 m depth) of the Mediterranean. In addition, it harbors a very high species diversity. *Posidonia oceanica* beds are very sensitive to disturbances caused by human activity (e.g. coastal development, pollution, turbidity, anchoring, etc.) and their loss has been observed in a number of regions (Meinesz *et al.*, 1991; Boudouresque *et al.*, 1994).

### Introduction of non-native species

Introduced species are defined as species the expansion of which to a remote geographical area (not marginal area) is linked directly or indirectly to human activity, and which are naturalized, in the sense that they are able to reproduce *in situ* without human assistance (Ribera and Boudouresque, 1995; Boudouresque, 1999b).

Biological isolation has been a major factor in the evolution of biodiversity on Earth. Until a few millennia ago, the faunas and floras of different parts of the world mixed only through slow spread and occasional long-distance colonization through natural barriers. Human activities have changed these slow processes. We are starting to realize the magnitude of the changes that people have unleashed through the deliberate or unwitting spread of thousands of alien species around the planet, into regions and ecosystems where they do not occur naturally (Carlton, 1989; Clout, 1998). For example, nearly 75 species of plants and 330 species of animals can be considered as having been probably introduced to the Mediterranean Sea. This represents 4-5% of its known flora and fauna. Since the beginning of the 20<sup>th</sup> century, the number of introduced species has nearly doubled every 20 years (Ribera and Boudouresque, 1995; Boudouresque, 1999b). In the marine realm, the main vectors of species introduction include fouling and clinging (transportation on ship hulls), ballast waters (seawater transported by ships from one ocean to another), escape of aquaculture species, accidental introduction of species accompanying aquaculture species and aquaria. An additional route, specific to the Mediterranean, concerns the so-called 'Lessepsian aliens', i.e. species entering this sea through the Suez canal (Por, 1978; Carlton and Geller, 1993; Ribera and Boudouresque, 1995; Boudouresque, 1999a, 1999b).

Introduced species can cause the irretrievable loss of native alpha and gamma diversity. In addition, they can cause a decrease in beta diversity and ecodiversity, due to the homogenization of assemblages and landscapes, as exemplified by the tropical green alga *Caulerpa taxifolia*, introduced to the Mediterranean Sea (Meinesz and Hesse, 1991; Boudouresque *et al.*, 1995). It has been suggested that, as a result of the widespread homogenization of floras and faunas through biological invasions, the Earth is now entering a new era: the Homogocene (Clout, 1998).

## References

- ANNANDALE, N. (1915). 'Indian boring sponges of the family Clionidae'. *Records Indian Museum*, 11: 1-26.
- ANONYMOUS (1999). 'IUCN red list criteria review provisional report: draft of the proposed changes and recommendations'. *Species*, 31-32: 43-57.
- ANTOLOVIC, J. (1998). 'Mediterranean monk seal (*Monachus monachus*) habitat in Vis Archipelago, the Adriatic Sea'. *The Monachus Guardian*, 1: 42-43.
- BALMFORD, A. (1996). 'Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology'. *Trends Ecol. Evol.*, 11 (5): 193-196.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities*. 2nd ed. Boston: Blackwell Scientific.
- BENTON, M. J. (1994). 'Palaeontological data and identifying mass extinctions'. *Trends Ecol. Evol.*, 9 (5): 181-185.
- (1995). 'Diversification and extinction in the history of life'. *Science*, 268: 52-58.
- BOLTON, J. J. (1994). 'Global seaweed diversity: patterns and anomalies'. *Botanica marina*, 37: 241-245.
- (1996). 'Patterns of species diversity and endemism in comparable temperate brown algal floras'. *Hydrobiologia*, 326-327: 173-178.
- BOUDOURESQUE, C. F. (1999a). 'The Red Sea: Mediterranean link: unwanted effects of canals'. In: SANDLUND, O. T.; SCHEI, P. J.; VIKEN, A. [eds.]. *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer Academic publ., pp. 213-228.
- (1999b). 'Introduced species in the Mediterranean: routes, kinetics and consequences'. In: *Proceedings of the workshop on invasive Caulerpa in the Mediterranean. Heraklion, Crete, Greece, 18-20 March (1998)*. Athenes: UNEP publ., pp. 51-72.
- BOUDOURESQUE, C. F.; GRAVEZ, V.; MEINESZ, A.; MOLENAAR, H.; PERGENT, G.; VITIELLO, P. (1994). 'L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée: protection légale et gestion'. In: *Pour qui la Méditerranée au 21<sup>e</sup> siècle? Villes des rivages et environnement littoral en Méditerranée*. Montpellier, pp. 209-220.
- BOUDOURESQUE, C. F.; MEINESZ, A.; RIBERA, M. A.; BALLESTEROS, E. (1995). 'Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: possible consequences of a major ecological event'. *Scientia marina*, 59 (supl. 1): 21-29.
- BOURY-ESNAULT, N.; KLAUTAU, M.; BÉZAC, C.; WULFF, J.; SOLÉ-CAVA, A. M. (1999). 'Comparative study of putative conspecific sponge populations from both sides of the Isthmus of Panama'. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 79: 39-59.
- BOURY-ESNAULT, N.; SOLÉ-CAVA, A. M.; THORPE, J. P. (1992). 'Genetic and cytological divergence between colour morphs of the Mediterranean sponge *Oscarella lobularis* Schmidt (Porifera, Demospongiae, Oscarellidae)'. *J. Nat. Hist.*, 26: 271-284.
- BOURY-ESNAULT N., VAN BEVEREN M. (1982). 'Les Démosponges du plateau continental de Kerguelen-Heard'. *Com. nat. fr. Rech. antarct.*, 52: 1-175.

- BRESSAN, G.; BABBINI-BENUSSI, L. (1996). 'Chorological observations on endemic Mediterranean coralline algae: climatic influence'. *Rend. fis. Acc. Lincei Ital.*, 9 (7): 303-313.
- BRIGGS, J. C. (1974). *Marine zoogeography*. New York: McGraw-Hill.
- (1996). *Global biogeography. Developments in Paleontology and Stratigraphy*, 14. Amsterdam: Elsevier.
- BUSCH, B. C. (1985). *The war against the seals: A history of the north American seal fishery*. Kingston; Montreal: McGill-Queen's University Press, p. 1-374.
- CAMPBELL, L.; NOLLA, H. A.; VAULOT, D. (1994). 'The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean'. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 954-961.
- CARLTON, J. T. (1989). 'Man's role in changing the face of the ocean. Biological invasions and implications for conservation of near-shore environment'. *Conservation Biology*, 3 (3): 265-273.
- (1994). 'Neoextinctions of marine invertebrates'. *Amer. Zool.*, 33: 499-509.
- CARLTON, J. T.; GELLER, J. B. (1994). 'Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms'. *Science*, 261: 78-82.
- CARLTON, J. T.; VERMEIJ, G. J.; LINBERG, D. R.; CARLTON, D. A.; DUDLEY, E. C. (1991). 'The first historical extinction of a marine invertebrate in an ocean basin: the demise of the eelgrass limpet *Lottia alveus*'. *Biol. Bull.*, 190: 72-80.
- CHEVALDONNÉ, P.; JOLLIVET, D.; VANGRIESCHEIM, A.; DESBRUYÈRES, D. (1997). 'Hydrothermal-vent alvinellid polychaetes in the eastern Pacific. I. Influence of vent site distribution, bottom currents and biological patterns'. *Limnol. Oceanogr.*, 42 (1): 67-80.
- CHISHOLM, S. W.; FRANKEL, S. L.; GOERICKE, R.; OLSON, R. J.; PALENIK, B.; WATERBURY, J. B.; WEST-JOHNSTON, L.; ZETTLER, E. R. (1992). '*Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*'. *Arch. Microbiol.*, 157: 297-300.
- CHISHOLM, S. W.; OLSON, R. J.; ZETTLER, E. R.; WATERBURY, J.; GOERICKE, R.; WELSCHMEYER, R. (1988). 'A novel free-living prochlorophyte occurs at high cell concentrations in the oceanic euphotic zone'. *Nature*, 334: 340-343.
- CLOUT, M. (1995). 'Introduced species: the greatest threat to global biodiversity?'. *Species*, 24: 34-36.
- (1998). 'And now, the Homogocene'. *World Conservation*, 97 (4), 98 (1): 3.
- COLEMAN, F. C.; KOENIG, C. C.; EKLUND, A. M.; GRIMES, C. (1999). 'Management and conservation of temperate reef fishes in the grouper-snapper complex of the southeastern United States'. In: MUSICK, J. A. [ed.]. *Life in the slow-lane: Ecology and conservation of long-lived marine animals. American Fisheries Society Symposium*, 23: 233-242.
- CORLISS, J. B.; DYMOND, J.; GORDON, L. I.; EDMOND, J. M.; VON HERZEN, R. P.; BALLARD, R. D.; GREEN, K.; WILLIAMS, D.; BAINBRIDGE, A.; CRANE, K.; VAN ANDEL, T. H. (1979). 'Submarine thermal springs on the Galapagos rift'. *Science*, 203: 1073-1083.
- CURRIE, D. J. (1991). 'Energy and large-scale patterns of animal — and plant-species richness'. *Amer. Nat.*, 137: 27-49.

- DESBRUYÈRES, D. (1995). 'Les voisins d'en dessous'. *Recherches marines*, Fr., 12: 4-5.
- DESBRUYÈRES, D.; CHEVALDONNÉ, P.; ALAYSE, A. M.; JOLLIVET, D.; LALLIER, F. H.; JOUIN-TOULMOND, C.; ZAL, F.; SARRADIN, P. M.; COSSON, R.; CAPRAIS, J. C.; ARNDT, C.; O'BRIEN, J.; GUÉZENNEC, J.; HOURDEZ, S.; RISO, R.; GAILL, F.; LAUBIER, L.; TOULMOND, A. (1998). 'Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana* Desbruyères and Laubier), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: a synthesis of current knowledge and recent developments'. *Deep-Sea Res. II*, 45: 383-422.
- DOTY, M. S.; GILBERT, W. J.; ABBOTT, I. A. (1974). 'Hawaiian marine algae from seaward of the algal ridge'. *Phycologia*, 13 (4): 345-357.
- DUGUY, R.; MARCHESSAUX, D. (1992). '*Monachus monachus* (Hermann, 1779) Möncherobbe'. *Handbuch der Säugetiere Europas*, AULA publ., Wiesbaden, Germ.: 250-267.
- FELDMANN, J. (1938). 'Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée: la côte des Albères'. *Rev. algol.*, 10 (1-4): 1-340.
- FREDJ, G. (1974). 'Stockage et exploitation des données en écologie marine. C. Considérations biogéographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée'. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 7: 1-88.
- FREDJ, G.; BELLAN-SANTINI, D.; MEINARDI, M. (1992). 'Etat des connaissances sur la faune marine méditerranéenne'. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*. Special No 9: 133-145.
- FREDJ, G.; MAURIN, C. (1987). 'Les poissons dans la banque de données Médifaune. Application à l'étude des caractéristiques de la faune ichthyologique méditerranéenne'. *Cybiurn*, 11 (3): 218-299.
- GAINES, S. A.; LUBCHENCO, J. (1982). 'A unified approach to marine plant-herbivore interactions. 3. Biogeography'. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 111-138.
- GASTON, K. J.; MAY, R. M. (1992). 'The taxonomy of taxonomists'. *Nature*, 356: 281-282.
- GIACCONE, G. (1974). 'Tipologia delle comunità fitobentoniche del Mediterraneo'. *Mem. Biol. Mar. Oceanograf.*, N.S., Ital., 4 (4-6): 149-168.
- GILI, C.; MARTINELL, J. (1994). 'Relationship between species longevity and larval ecology in nassariid gastropods'. *Lethaia*, 27: 291-299.
- GLYNN, P. W.; FEINGOLD, J. S. (1992). 'Hydrocoral species not extinct'. *Science*, 257: 1845.
- GLYNN, P. W.; WEERDT, W. H. (1991). 'Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982-83 El Niño warming event'. *Science*, 253: 69-71.
- GRASSLE, J. F.; MACIOLEK, N. J. (1992). 'Deep-sea richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples'. *Amer. Nat.*, 139: 313-341.
- GRAY, J. N. (1994). 'Is deep-sea species diversity really so high? Species diversity of the Norwegian continental shelf'. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 112: 205-209.
- GRAY, J. S.; POORE, G. C. B.; UGLAND, K. I.; WILSON, R. S.; OLSGARD, F.; JOHANNESSEN, Ø. (1997). 'Coastal and deep-sea benthic diversities compared'. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 159: 97-103.
- GROOMBRIDGE, B. [ed.] (1994). *1994 IUCN red list of threatened animals*. Gland; Cambridge: UICN, pp. I-LVI, 1-286.

- HAMMOND, P. M. (1995). 'The current magnitude of biodiversity'. In: HEYWOOD, V. H. [ed.]. *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 113-128.
- HARMELIN-VIVIEN, M. L. (2000). 'Energetics and the origin and maintenance of fish diversity on coral reefs'. In: SALE, P. F. [ed.]. *Advances in ecology of fishes on coral reefs*. San Diego: Academic Press.
- HARTOG, C. Den (1970). *The sea-grasses of the world*. Amsterdam: North Holland Publ. Co, 1-275, 63.
- (1980). 'Prologue' In: PHILLIPS, R. C.; McROY, C. P. [eds.]. *Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective*. New York: Garland STPM Press publ, pp. IX-XIII
- HEIP, C. (1998). 'Un océan de diversité'. *Biofutur*, 179: 12-17.
- HELFMAN, G. S.; COLLETTE, B. B.; FACEY, D. E. (1997). *The diversity of fishes*. Malden: Blackwell Science.
- HOEK, C. Van Den (1984). 'World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophyten genera'. *Helgolander Meeresunters.*, 38: 227-257.
- HOOPER, J. N. A.; LÉVI, C. (1994). 'Biogeography of indo-west Pacific sponges: Microcionidae, Raspailiidae, Axinellidae'. In: SOEST Van; KEMPEN Van; BRAEKMAN [eds.]. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema, pp. 191-212.
- HUSTON, M. A. (1979). 'A general hypothesis of species diversity'. *American Naturalist*, 113: 39-59.
- IUCN (1994). *IUCN Red List categories*. Gland: IUCN, pp. 1-21. [Prepared by IUCN Species Survival Commission]
- KLAUTAU, M.; RUSSO, C. A. M.; LAZOSKI, C.; BOURY-ESNAULT, N.; THORPE, J. P.; SOLÉ-CAVA, A. M. (1999). 'Does cosmopolitanism result from overconservative systematics? A case study using the marine sponge *Chondrilla nucula*'. *Evolution*, 53 (5): 1414-1422.
- LITTLER, M. M.; LITTLER, D. S.; BLAIR, S. M.; NORRIS, J. N. (1985). 'Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount'. *Science*, 227: 57-59.
- LUNING, K. (1990). *Seaweeds: Their environment, biogeography and ecophysiology*. New York: John Wiley and Sons.
- MARCHESSAUX, D. (1989). 'Distribution et statut des populations du phoque moine *Monachus monachus* (Hermann, 1779)'. *Mammalia*, 53 (4): 621-642.
- MARION, R.; SYLVESTRE, J. P. (1994). *Guide des Otaries, Phoques et Siréniens*. Delachaux and Niestlé, pp. 1-159.
- MAY, R. M. (1988). 'How many species are there on Earth?'. *Science*, 241: 1441-1449.
- (1992). 'Bottoms up for the oceans'. *Nature*, 357: 278-279.
- (1994). 'Reply to Poore and Wilson'. *Nature*, 361: 598.
- (1997). 'L'inventaire des espèces vivantes'. *L'évolution*. Dossier Hors-série *Pour la Science*, Fr.: 40-47.
- (1998). 'The dimensions of life on Earth'. In: *Nature and human society*. Washington: National Academy of Science Press.

- (1999). 'What we do and do not know about the diversity of life on Earth'. In: FARINA, A. [ed.]. *Perspectives in Ecology*. Leiden: Backhuys, pp. 33-40.
- MCNEELY, J. A.; MILLER, K. R.; REID, W. V.; MITTERMEIER, R. A.; WERNER, T. B. (1990). *Conserving the world's biological diversity*. Gland: IUCN.
- MEEKAN, M. G.; CHOAT, J. H. (1997). 'Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: a comparison of temperate and tropical reefs'. *Marine Biology*, 128: 373-383.
- MEINESZ, A.; HESSE, B. (1991). 'Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale'. *Oceanologica Acta*, 14 (4): 415-426.
- MEINESZ, A.; LEFEVRE, J. R.; ASTIER, J. M. (1991). 'Impact of coastal development on the infralittoral zone along the southern Mediterranean shore of continental France'. *Mar. Poll. Bull.*, 23: 343-347.
- MURICY, G.; BOURY-ESNAULT, N.; BÉZAC, C.; VACELET, J. (1996a). 'Cytological evidence for cryptic speciation in Mediterranean *Oscarella* species (Porifera, Homoscleromorpha)'. *Can. J. Zool.*, 74: 881-896.
- MURICY, G.; SOLÉ-CAVA, A. M.; THORPE, J. P.; BOURY-ESNAULT, N. (1996b). 'Genetic evidence for extensive cryptic speciation in the subtidal sponge *Plakina trilopha* (Porifera: Demospongiae: Homoscleromorpha) from the Western Mediterranean'. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 138: 181-187.
- NORRIS, J. N.; OLSEN, J. L. (1991). 'Deep-water green algae from the Bahamas, including *Cladophora vandenhoekii* sp. nov. (Cladophorales)'. *Phycologia*, 30 (4): 315-328.
- NORSE, E. A. [ed.] (1994). *Global marine biological diversity*. Washington: Island Press.
- NORTON, T. A.; MELKONIAN, M.; ANDERSEN, R. A. (1996). 'Algal biodiversity'. *Phycologia*, 35 (4): 299-307.
- ORMOND, R. F. G.; ROBERTS, C. M. (1997). 'The biodiversity of coral reef fishes'. In: ORMOND, R. F. G.; GAGE, J. D.; ANGEL, M. V. [eds.]. *Marine biodiversity: patterns and processes*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 216-257.
- PANSINI, M. (1990). 'Mise à jour des données biogéographiques sur le peuplement de Spongiaires de la Méditerranée'. *Rapp. P. V. Réun. Commiss. internation. Explor. sci. Médit.* Monaco, 32 (1): 315.
- PECHENIK, J. A. (1999). 'On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles'. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 177: 269-297.
- PÉRÈS, J. M.; PICARD, J. (1964). 'Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée'. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, 31 (47): 3-137.
- POORE, G. C. B.; WILSON, G. D. F. (1994). 'Marine species richness'. *Nature*, 361: 597-598.
- POR, F. D. (1978). *Lessepsian migrations. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez canal*. Berlin: Springer, pp. i-viii, 1-228.
- PRIEUR, D.; ERAUSO, G.; JEANTHON, C. (1995). 'Hyperthermophilic life at deep-sea hydrothermal vents'. *Planet. Space Sci.*, 43 (1/2): 115-122.
- RAMADE, F. (1994). 'Qu'entend-on par Biodiversité et quels sont les problématiques et les problèmes inhérents à sa conservation?'. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 99 [special edition]: 7-18.

- REX, M. A.; ETTER, R. J.; STUART, C. T. (1997). 'Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos'. In: ORMOND, R. F. G.; GAGE, J. D.; ANGEL, M. V. [eds.]. *Marine biodiversity: patterns and processes*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 94-121.
- REX, M. A.; STUART, C. T.; HESSLER, R. R.; ALLEN, J. A.; SANDERS, H. L.; WILSON, G. D. F. (1994). 'Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos'. *Nature*, 365: 636-639.
- RIBERA, M. A.; BOUDOURESQUE, C. F. (1995). 'Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact'. In: ROUND, F. E.; CHAPMAN, D. J. [eds.]. *Progress in phycological Research*, 11. Biopress, pp. 187-268.
- RIBERA, M. A.; GOMEZ-GARRETA, A.; GALLARDO, T.; CORMACI, M.; FURNARI, G.; GIACCONE, G. (1992). 'Check-list of Mediterranean seaweeds. I. Fucophyceae (Warming, 1884)'. *Botanica marina*, 35 (2): 109-130.
- RICKLEFS, R. E.; SCHULTER, D. [eds.] (1994). *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. Chicago: University of Chicago Press.
- ROBERTS, C. M.; HAWKINS, J. P. (1999). 'Extinction risk in the sea'. *Trends Evol. Ecol.*, 14 (6): 241-246.
- ROHDE, K. (1992). "Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause". *Oikos*, 65: 514-527.
- SALA, O. E.; CHAPIN, F. S.; ARMESTO, J. J.; BERLOW, E.; BLOOMFIELD, J.; DIRZO, R.; HUBER-SANWALD, E.; HUENNEKE, L. F.; JACKSON, R. B.; KINZIG, A. [et al.] (2000). 'Global biodiversity scenarios for the year 2100'. *Science*, 287: 1770-1774.
- SANDERS, H. L. (1968). 'Marine benthic diversity: a comparative study'. *Amer. Nat.*, 102: 243-282.
- SARÀ, M. (1985). 'Ecological factors and their ecological consequences in the Mediterranean ecosystems'. A: MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, M.; KIORTSIS, V. [eds.]. *Mediterranean marine ecosystems*. New York: Plenum Press, pp. 1-17.
- SCANLAN, D. J.; HESS, W. R.; PARTENSKY, F.; NEWMAN, J.; VAULOT, D. (1996). 'High degree of genetic variation in *Prochlorococcus* (Prochlorophyta) revealed by RFLP analysis'. *Eur. J. Phycol.*, 31: 1-9.
- SCHULTZ, H. N.; BRINKHOFF, T.; FERDELMAN, T. G.; BARKER, B.; HERNANDEZ-MARINE, M.; TESKE, A.; JØRGENSEN, B. B. (1999). 'Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments'. *Science*, 284 (5413): 493-495.
- SELANDER, R. K. (1985). 'Protein polymorphism and the genetic structure of natural populations of bacteria'. In: OHYA, T.; AOKI, K. [eds.]. *Population genetics and molecular evolution*. Berlin: Springer Verlag, pp. 85-106.
- SILVA, P. C.; MENEZ, E. H.; MOE, R. L. (1987). 'Catalogue of the benthic algae of the Philippines'. *Smiths. Contrib. mar. Sci.*, 27: 1-179.
- SOEST, R. W. M. Van (1994). 'Demosponge distribution patterns'. In: SOEST, R. W. M. Van; KEMPEN Van; BRAEKMAN [eds.]. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema, pp. 213-223.



- SUCHANEK, T. H. (1994). 'Temperate coastal marine communities: biodiversity and threats'. *American Zoologist*, 34: 100-114.
- TABACHNICK, K. R. (1994). 'Distribution of recent Hexactinellida'. In: SOEST, R. W. M. Van; KEMPEN Van; BRAEKMAN [eds.]. *Sponges in time and space*. Rotterdam: Balkema, pp. 225-232.
- TEGNER, M. J.; BASCH, L. V.; DAYTON, P. K. (1996). 'Near extinction of an exploited marine invertebrate'. *Trends Evol. Ecol*, 11 (7): 278-280.
- THORSON, G. (1966). 'Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities'. *Neth. J. Sea Res.*, 3: 267-293.
- VACELET, J. (1981). 'Les affinités du peuplement de spongiaires de la Méditerranée'. *Journ. Et. Syst. Biogéogr.* Cagliari; Monaco: CIESM. 29-30.
- (1988). 'Indications de profondeur données par les Spongiaires dans les milieux benthiques actuels'. *Géol. médit.*, 15 (1): 13-26.
- (1996). 'Deep-sea sponges in a Mediterranean cave'. In: UIBLEIN, F.; OTT, J.; STACHOWISCH, M. [eds.]. *Deep-sea and extreme shallow-water habitats: affinities and adaptations. Biosystematics and Ecology Series*, 11: 299-312.
- VACELET, J.; BOURY-ESNAULT, N. (1995). 'Carnivorous sponges'. *Nature*, 373: 333-335.
- (1996). 'A new species of carnivorous sponge (Demospongiae: Cladorhizidae) from a Mediterranean cave'. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, 66 (suppl.): 109-115.
- VERMEIJ, G. J. (1994). 'Biogeography of recently extinct marine species: implications for conservation'. *Conservation Biology*, 7.
- VICTOR, B. C.; WELLINGTON, G. M. (2000). 'Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean'. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 205: 241-248.
- WHITTAKER, R. H. (1965). 'Dominance and diversity in land plant communities'. *Science*, USA, 147: 250-260.
- WHITTAKER, R. M. (1972). 'Evolution and measurement of species diversity'. *Taxon*, 21: 213-251.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological invasions*. London: Chapman and Hall.
- WILSON, E. O.; PETERS, F. M. [eds.] (1988). *Biodiversity*. Washington: Washington National Academic Press, pp. 1-521.
- WILSON, M. V.; SHMIDA, A. (1984). 'Measuring beta diversity with presence-absence data'. *J. Ecol.*, 72: 1055-1064.
- WINSTON, J. E. (1988). 'The systematists' perspective'. In: FAUTIN, D. [ed.]. *Biomedical importance of marine organisms*. San Francisco: California Academy of Sciences, pp. 1-6.
- (1992). 'Systematics and marine conservation'. In: ELREDGE; NILES [ed.]. *Systematics, ecology and the biodiversity crisis*. New York: Columbia University Press, pp. 144-168.
- WOMERSLEY, H. B. S. (1987). *The marine benthic flora of southern Australia. Part II*. Adelaide: South Australian Government Printing Division, pp. 1-484.
- ZABALA, M.; GARCIA-RUBIES, A.; LOUISY, P.; SALA, E. (1997a). 'Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae)

in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain)'. *Scientia Marina*, 61 (1): 65-77.

ZABALA, M.; LOUISY, P.; GARCIA-RUBIES, A.; GRACIA, V. (1997b). 'Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean, Spain)'. *Scientia Marina*, 61 (1): 79-89.

## Conclusions

Joandomènec Ros

Department of Ecology. University of Barcelona.

1. We are still at the starting post as to knowing what the relationships are between biodiversity and ecosystems functioning, but there are clear indications that there is a positive correlation between biodiversity and ecosystem stability.

2. We do not yet know the amount of biodiversity needed to drive the biosphere. Although specific parts of the biosphere work with scanty species endowments, in comparison with other more diverse areas, here we must be very cautious (precautionary principle).

3. Despite the above-mentioned and many other uncertainties, there are some aspects that research has clearly established: the insular biota and communities (of geographic or ecological islands) or insularized ones are fragile; the destruction and fragmentation of habitats is the basis for the loss of biodiversity; over-exploitation, the introduction of exotic species, the reduced variability at the infraspecific level of domestic animals and cultivated plants, the involuntary selection of weeds, of pest species, etc., are all factors of biotic impoverishment and genetic erosion.

4. Aside from the fact that there are reasons enough for concern, we should nonetheless take an optimistic view, both because this could actually encourage people and institutions to take action, and because the actual percentages of endangered species have an obvious counterpart in that generally, there is quite a high percentage of species (complementary to the above percentage) without problems, or without very important problems.

5. Genetic research opens up new perspectives. On the one hand, and particularly in land and continental aquatic areas, this research is discovering a much larger genetic variability than was previously known. On the other hand, particularly with reference to marine habitats, it is finding a much greater homogeneity. It is still too early to interpret these and other findings, but they will certainly change the current view of biodiversity.

6. It is necessary to act simultaneously in the four areas where biodiversity manifests itself and acts: the genetic, taxonomic, species and ecosystemic heritages. Up to now, only some species (mainly the most emblematic: furred and feathered animals) and communities (mainly the spaces that have to be protected) have been used as stimuli to bring any weight to bear with

regard to protecting biodiversity. We should not forget that genetic biodiversity and the ecosystem processes define the value of biodiversity better than the above-mentioned macroscopic players.

7. In fact, these players have changed through time and will continue to do so in the future, while their task, the role they represent in life and, rather than a specific function, the general plot of the play, is still essential for maintaining the ecosystemic activities necessary to the biosphere and to us.

8. When attempting to encourage citizens to take action to defend biodiversity, we have to stress all of the above-mentioned areas, and not just put our emphasis on emblematic species and natural spaces. We also have to work more decisively on everything that gives the public at large an understanding of how nature works, as well as mankind's role in it: we are one more species, with a notable idiosyncrasy and a high ability to alter the environment, but at the end of the day, just another organic species, subject to the same limitations and servitudes as the rest.

9. Therefore, the environmental aspects have to be very much at the forefront of the workings of human society, which today is driven more by economic, social and other stimuli that very often are completely unrelated to what is actually making the world work. It is peremptory to replace these values that ignore the working of the biosphere with others more respectful of the environment and biodiversity. In many cases, it is only necessary to apply the international treaties already signed (such as those derived from the Earth Summit), whereas new approaches are needed for others, and are also demanded from other areas, to enable the social and economic inequalities to be resolved that are largely the reasons why biodiversity is lost in the world.





**"SA NOSTRA"**  
Obra Social i Cultural