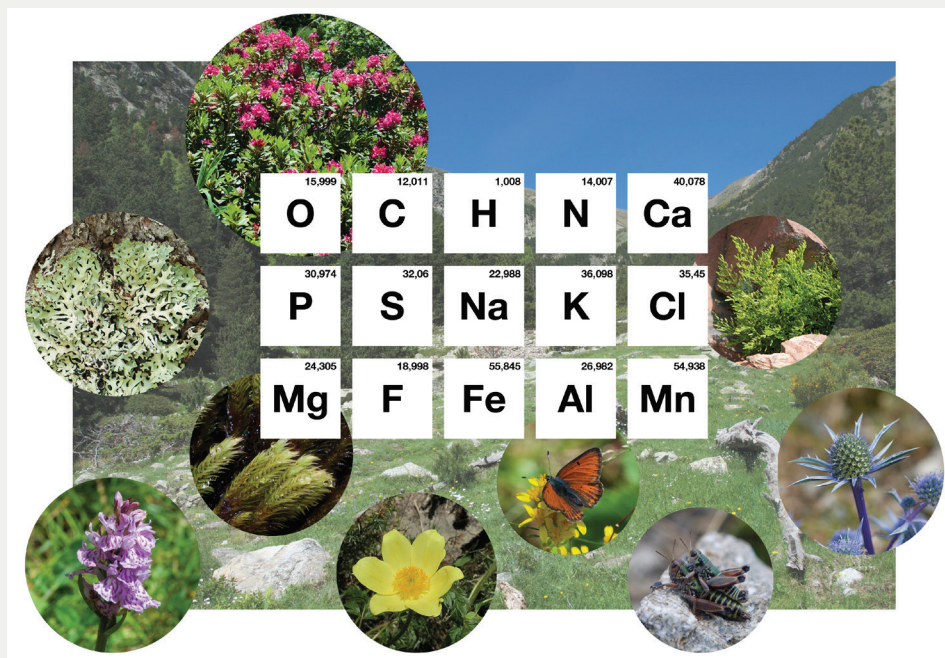


Diversitat elemental: cap a una ecologia basada en els elements

MARCOS FERNÁNDEZ MARTÍNEZ

Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques
Pius Font i Quer de Ciències de la Vida 2024



Diversitat elemental:
cap a una ecologia basada
en els elements

Diversitat elemental: cap a una ecologia basada en els elements

MARCOS FERNÁNDEZ MARTÍNEZ

Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques
Pius Font i Quer de Ciències de la Vida 2024

Barcelona, 2025



Institut
d'Estudis
Catalans

SECCIÓ
DE CIÈNCIES
BIOLÒGIQUES

Biblioteca de Catalunya. Dades CIP

Fernández Martínez, Marcos, autor

Diversitat elemental : cap a una ecologia basada en els elements. — Primera edició. — (Premis de la Secció de Ciències Biològiques ; 6)

Bibliografia. — Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques Pius Font i Quer de Ciències de la Vida 2024

ISBN 9788499658056

I. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques II. Títol III. Col·lecció: Premis de la Secció de Ciències Biològiques ; 6

1. Ecologia 2. Biodiversitat

574

502.211

© Marcos Fernández Martínez

© 2025, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: novembre de 2025

Disseny de la coberta: Azcunce | Ventura

Imatge de la coberta: Mostra de la biodiversitat d'un ecosistema subalpí de la vall de la capçalera del Ter, Ripollès. Es representen també els elements més abundants dels organismes vius.

Composició de Jordi Corbera.

Text revisat lingüísticament per la Unitat d'Edició del Servei Editorial de l'IEC

Compost per Fotoletra, SL.

Imprès a Arcángel Maggio

ISBN: 978-84-9965-805-6

Dipòsit legal: B 18132-2025

DOI: 10.2436/10.1500.24.1



Aquesta obra és d'ús lliure, però està sotmesa a les condicions de la llicència pública de Creative Commons. Es pot reproduir, distribuir i comunicar l'obra sempre que se'n reconegui l'autoria i l'entitat que la publica i no se'n faci un ús comercial ni cap obra derivada. Es pot trobar una còpia completa dels termes d'aquesta llicència a l'adreça: <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es/deed.ca>.

A proposta de la ponència formada per les senyores i els senyors Josefina Castro Fornieles, Marta Estrada i Miyares, Joan Jofre i Torroella, Juli Peretó i Magraner i Jaume Reventós Puigjaner, membres de la Secció de Ciències Biològiques, l'Institut d'Estudis Catalans, en sessió plenària tinguda el 20 de març de 2024, acordà de concedir el Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques Pius Font i Quer de Ciències de la Vida a Marcos Fernández Martínez pel projecte *Diversitat elemental: cap a una ecologia funcional basada en els elements*.

Així mateix, d'acord amb les bases del premi, la Secció de Ciències Biològiques publica el treball de revisió sobre el tema de la recerca guanyadora amb el títol *Diversitat elemental: cap a una ecologia basada en els elements*, editat a cura de la senyora M. Teresa Estrach i Panella, membre de l'Institut d'Estudis Catalans.

Taula

Pròleg	9
1. Sobre els fonaments d'una ecologia elemental	13
1.1. Orígens i evolució de la matèria	13
1.2. La composició elemental de la matèria i les seves propietats	15
1.3. Elementomes i funcionament dels sistemes biològics	16
1.4. Trets funcionals i elementomes	20
1.5. Plasticitat i homeòstasi dels elementomes	22
2. Diversitat elemental: la interacció entre els elements i la biodiversitat	25
2.1. Biodiversitat i funcionament dels ecosistemes	25
2.2. Diversitat elemental: entre àtoms i ecosistemes	29
2.3. A la recerca del conjunt òptim d'elements	40
3. Una breu conclusió	42
Dades, codi i reproducció de resultats	42
Referències bibliogràfiques	43

PRÒLEG

En trísticia e en languiment estava un home en estranya terra. Fortament meravellava de les gentes d'aquest món, com tan poc coneixien e amaven Déu, que aquest món ha creat e donat als hòmens en gran noblea e bonea, per tal que per ells fos molt amat e conegut. Aquest home plorava e planyia com Déus en est món ha tan pocs amadors e servidors e loadors.

Ramon LLULL, *Llibre de meravelles*, 1289.

I és ben bé com en Fèlix, del *Llibre de meravelles*, que molts científics ens trobem avui dia, per bé que si ens planyem és per una biosfera que es degrada a gran velocitat. De fet, he volgut introduir aquest petit llibre fent referència a Ramon Llull perquè, malgrat la distància temporal i de creences que ens separa, tenim més en comú sobre la nostra visió del món del que, *a priori*, es podria esperar. Igual que en Fèlix, jo també em planyo contínuament per la imperant inacció de governants i societats per evitar l'emissió de diòxid de carboni a l'atmosfera. I em desconhorta fora mida observar determinades actituds vers la natura, tant per part de les elits com del poble menut. De fet, és aquesta manera de veure i d'entendre el món que m'ha empès a seguir unes determinades línies de recerca durant la meva carrera científica, com la que ara descriuré en aquesta obra.

Primerament, em declaro seguidor del determinisme. Soc conscient que aquest és un debat secular, i que segurament no es resoldrà ni a curt ni a mitjà termini, però trobo que els arguments emprats per defensar el contrari són, per dir-ho d'alguna manera, poc convincts. És aquí el segon punt de contacte amb la doctrina de Llull: en el seu cas, tot passava per la voluntat i el poder de Déu. Jo soc

més del parer que tot el que succeeix té lloc seguint les lleis de la natura: tot passa d'una manera determinada perquè no pot passar de cap altra, donades unes determinades condicions. Així doncs, em poso al costat dels que afirmen que «Déu no juga als daus», malgrat que jo més aviat diria que és l'Univers, que no juga als daus, però que si hi jugués, ja sabria quins números sortrien abans de llançar-los. Segurament nosaltres, com a pobres mortals que som, no podrem saber mai quins números sortiran, degut a la gran dependència de les lleis de la natura a les condicions inicials del sistema (seguint la teoria del caos). Però el fet que no puguem predir quins números sortiran (o quin temps farà d'aquí a quaranta dies) no vol dir que aquests esdeveniments no estiguin determinats amb anterioritat, donades les condicions actuals de tot l'Univers. És a dir: accepto que la nostra experiència del món és indeterminista, però mantinc el convenciment que el motor subjacent de l'evolució de l'Univers és profundament determinista.

Una implicació directa de la *creença* en aquest determinisme és la negació del lliure albir, sota la definició que diu que *podem triar* entre diferents opcions. Si tota la matèria segueix les lleis de la física, *sense poder triar*, per què els nostres cervells no haurien de funcionar de la mateixa manera? El lliure albir és un concepte «indecidible», he sentit a dir a gent amb molta convicció. També he sentit a dir que el cervell té la capacitat de decidir degut a les propietats emergents dels sistemes complexos, o perquè les fluctuacions quàntiques semblen seguir un patró aleatori i n'hi poden ocórrer al cervell, trencant així amb el determinisme cognitiu. Potser sí que és possible, malgrat el debat existent sobre si aquestes fluctuacions realment poden passar al cervell, però tampoc no tenim evidències que indiquin que podem condicionar aquestes fluctuacions a la nostra voluntat, el que tornaria a negar el fet que decidim lliurement. Certament, els arguments actuals que donen suport a la nostra suposada llibertat de decidir em semblen de dubtosa qualitat, i sovint no gaire menys que la paradoxal defensa del lliure albir per part del mestre Ramon Llull, emergint a través de la nostra ànima malgrat el control total de Déu. Dit això, estic obert a canviar d'opinió si les evidències es fan clares. Però, de moment, sabem del cert que no podem decidir què oblidem. Sabem que petites quantitats de determinades substàncies en sang alteren completament la nostra capacitat de prendre decisions i el nostre comportament, i que qualsevol lesió al cervell pot tenir greus conseqüències sobre com processem i reaccionem als estímuls ambientals. Em fa la impressió que voler veure quelcom més que reaccions químiques en la naturalesa humana respon més a un crit de resistència de l'antropocentrisme secular, per intentar estar per sobre de la resta de la natura, que no pas a una visió objectiva de la matèria que ens conforma. És per això que concebo un món en què la matèria (sigui viva o no) es comporta d'una determinada manera perquè no ho pot fer de cap altra, que l'evolució de la ciència no és més que el producte de la matèria descobrint-se a si

mateixa, i que aquest llibre ja estava «escrit» abans que jo naixés, només era qüestió de temps.

És, amb aquest bagatge, que intento entendre com funcionen els sistemes biològics, per descomptat, amb més o menys encert segons a qui es preguntí. El que en aquest llibre anomeno *ecologia elemental* no és més que una aproximació, volgutament reduccionista, sobre l'encreuament de dues branques de l'ecologia que fins ara no s'havien trobat: d'una banda, l'ecologia estequiomètrica, centrada en com els balanços d'elements i d'energia influeixen en les interaccions dels organismes, i, de l'altra, el camp de les relacions entre biodiversitat i funcionament dels ecosistemes, centrat en com i per què la diversitat (*sensu lato*) afecta el funcionament dels ecosistemes o determinats processos ecosistèmics. Per tant, l'*ecologia elemental*, tal com la concebem al nostre grup de recerca, es basa en l'estudi de la relació entre la composició elemental dels organismes, el seu funcionament i el dels seus ecosistemes. En certa manera, es podria dir que és l'estudi de com els sistemes biològics *no poden escapar* de la cuirassa que suposa la seva composició química: no poden fer de més ni de menys que el que poden fer amb el que tenen disponible.

El terme *ecologia elemental*, però, va ser inicialment descrit el 1968 pel professor Bill Jackson, en la publicació *Fire, air, water and earth. An elemental ecology of Tasmania*. Només el títol deixa prou clares les diferències entre la seva concepció del terme i la nostra principal línia de recerca. Demano disculpes per fer servir el mateix terme amb un significat diferent. Tanmateix, trobo que el terme *ecologia elemental* sintetitza d'una manera molt clara el fet que treballem amb els constituents (gairebé) més petits de la matèria per estudiar els fonaments de les relacions ecològiques i les seves conseqüències; relacions i conseqüències que, tot s'ha de dir, intueixo que resten encara a les beceroles. És per això que aquesta publicació que aquí presento, molt probablement, tingui més interès per les preguntes que deixa enlaire que no pas per les respostes que pot oferir. Espero que això no sigui motiu de decepció per al lector, sinó, més aviat, una raó per interessar-se pel tema, ja que és molt el que ens queda per descobrir.

Per acabar aquest pròleg, voldria, primer, agrair als membres del jurat del Premi Pius Font i Quer de Ciències de la Vida haver-me considerat mereixedor d'aquest honor. Seguidament, voldria donar les gràcies a tots aquells que m'han acompanyat durant la meua carrera acadèmica i que m'han portat fins a on soc avui dia; en especial, el doctor Josep Maria Espelta, que és qui em va introduir al món de l'ecologia, i els meus supervisors durant les etapes doctoral i postdoctoral, els professors Josep Peñuelas, Sara Vicca i Ivan Janssens. Voldria agrair, igualment, l'acompanyament del doctor Jordi Sardans, que, juntament amb el professor Peñuelas, em van endinsar en el camp de l'ecologia estequiomètrica. Gràcies també a la doctora Catherine Preece per l'estima, per la paciència, per l'esforç de revi-

sar el contingut d'aquest llibre i per les llargues hores de conversa sobre ciència, abruptament estroncades en arribar la Núria i en Miquel, malgrat la immensa alegria que suposa veure completat el cicle de vida d'un mateix. Gràcies a la llarga llista de col·legues i col·laboradors, tant de prop com de lluny, que fan que la recerca sigui tan apassionant com divertida. Especialment, gràcies a l'incansable naturalista Jordi Corbera i al professor Francesc Sabater, amb qui vam començar junts l'aventura dels ecosistemes fontinals ja fa més d'una dècada i que ens ha portat tants bons moments de treball plegats. A l'últim, moltes gràcies també al meu equip de recerca, que fa que junts puguem fer volar la imaginació *elemental* per assolir nous descobriments (per ordre d'arribada): Alba Martín, Roger Grau-Andrés, Xin Song, Écio Diniz, Eladio Rodríguez, Filipe Andrade, Zhenhong Hu, Judith Solé i Zhijing Yu. Als abans esmentats desitjo, de tot cor, haver-los portat més alegries que decepcions amb les meves interaccions. Per la meua part, ha estat definitivament així.

Dono així per finalitzat aquest apartat de caràcter més personal per entrar en matèria, amb l'esperança que, quan aquest Fèlix ja no camini sobre la capa de la Terra, siguin molts els nous Fèlixs que puguin continuar meravellant-se de com funciona la natura, rellegir aquest llibre i seguir investigant, o bé desacreditant, la mica de coneixement que crec que aporten aquestes pàgines.

1. SOBRE ELS FONAMENTS D'UNA ECOLOGIA ELEMENTAL

1.1. *Orígens i evolució de la matèria*

El Big Bang és la teoria més acceptada que explica l'origen de la matèria. Segons aquesta teoria, l'Univers va començar la seva expansió fa aproximadament 13.700 milions d'anys. Just després de la gran explosió, l'Univers estava concentrat en un espai molt reduït, tenia unes densitats de matèria i d'energia molt elevades, i només estava format per partícules elementals (subatòmiques), com quarks, gluons i leptons. Menys d'un segon després, l'Univers es va expandir i refredar prou per permetre la formació dels primers nucleons: protons (formats per dos quarks *u*, un quark *d* i gluons) i neutrons (formats per un quark *u*, dos quarks *d* i gluons). Uns minuts després, el refredament de l'Univers permetria la *nucleogènesi primordial*, en què protons i neutrons es van combinar amb electrons per formar els primers àtoms d'hidrogen (H), heli (He), liti (Li) i isòtops de deuteri (^2H) (Anders i Grevesse, 1989).

La resta d'elements van ser creats, i continuen essent creats, a partir de diferents processos que han tingut lloc durant l'evolució de l'Univers, després que s'hi formessin les primeres estrelles i galàxies degut a l'atracció gravitacional. És a partir de llavors que la *nucleosíntesi estel·lar* comença a generar nous elements, i deixa una empremta en les abundàncies de cada element segons els mecanismes de la seva creació (figura 1). A les estrelles, el H es fusiona per crear He, però quan el H s'exhaureix, el He es fusiona per crear elements més pesants, com ara el carboni (C), el nitrogen (N) i l'oxigen (O). Depenent de la massa estel·lar, durant la mort o l'explosió de les estrelles que formen supernoves, la fusió nuclear pot continuar fins a crear elements de pes atòmic més elevat, com el rubidi (Rb), en el cas de l'explosió d'estrelles massives. A la creació d'elements de pes atòmic superior, fins al luteci (Lu), s'hi arriba a partir de la mort d'estrelles poc massives. I els elements més pesants, fins al plutoni (Pu), sorgeixen fruit de la col·lisió entre estrelles de neutrons (Anders i Grevesse, 1989).

Tot i que el berilli (Be) i el bor (B) també es varen crear durant la nucleosíntesi estel·lar, altres processos els van anar destruint, fent que la seva concentració a l'Univers sigui molt més baixa que l'esperada donats els seus nombres atòmics (figura 1). Aquests elements es formen mitjançant l'espallació per raigs còsmics, un procés pel qual partícules subatòmiques d'alta energia (per exemple, un protó) impacten contra nuclis atòmics, fent que se'n despreguin alguns dels seus constituents (és a dir, protons, neutrons o partícules alfa) i, per tant, creant isòtops que acaben decaient en Be o B. Aquest és el cas del ^{14}N , que, en ser impactat per un neutró a l'atmosfera terrestre, allibera un protó, una partícula alfa (dos protons i dos neutrons) i un ^{10}Be (radioactiu), que eventualment decau en ^{10}B i precipita a la superfície terrestre a través de la pluja.

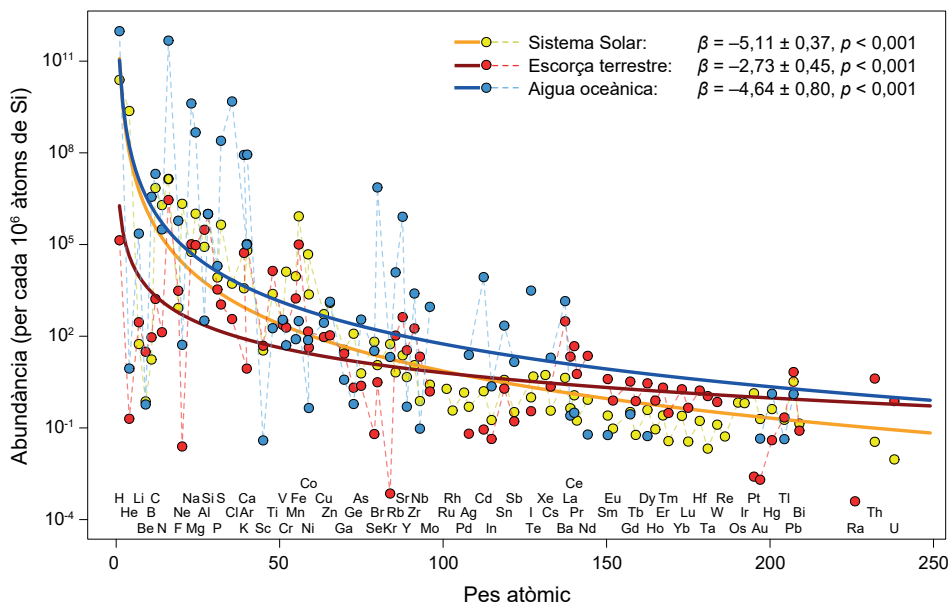


FIGURA 1. Relació entre l'abundància d'àtoms (per 10^6 àtoms de Si) i el pes atòmic dels elements al nostre Sistema Solar (groc), a l'escorça terrestre (vermell) i a l'aigua dels oceans (blau). Les línies contínues gruixudes indiquen la tendència general (els pendents, a la llegenda). Les línies discontinües mostren el canvi consecutiu entre elements per ajudar en la visualització de la regla d'Oddo-Harkins, per la qual els elements amb nombre atòmic parell tendeixen a ser més abundants que els de nombre atòmic imparell (vegeu que només s'acompleix per a determinats rangs del pes atòmic). FONT: Elaboració pròpia a partir de les dades de *CRC handbook of chemistry and physics* (Haynes, ed., 2014).

L'afinitat per acumular elements pesants, però, varia segons les diferents estructures inorgàniques que es puguin formar. A la figura 1 es pot veure com l'escorça terrestre té unes concentracions més elevades d'elements pesants que les observades al Sistema Solar (majoritàriament, la massa del Sol) o a l'aigua oceànica. A l'apartat següent veurem com es comporta la matèria orgànica en relació amb la seva acumulació d'elements pesants. Tanmateix, a ulls de l'ecòleg, no deixa de sorprendre el fet que els diferents elements químics tinguin propietats físiques tan contrastades, tenint present que tots estan formats per les mateixes partícules subatòmiques, i que aquestes només difereixen en la quantitat per formar els dits elements. Ben mirat, però, un mateix ecosistema pot funcionar de formes molt diverses si la biomassa de les diferents espècies varia. I de fet, les diferents espècies estan constituïdes pels mateixos àtoms, que sols difereixen en la quantitat de cadascun, i que aquests, a la vegada, només es distingeixen en el nombre de partícules subatòmiques. En definitiva, la natura sovint ens regala aquests tipus de pro-

cessos pseudofractals, en què les similituds semblen deixar intuir quelcom més que la pura coincidència.

1.2. La composició elemental de la matèria i les seves propietats

És ben sabut que la composició elemental de la matèria inorgànica determina les seves propietats físiques i químiques. D'exemples en trobaríem a plaer. Un de ben conegut és l'aliatge de metalls i la seva resistència elèctrica (Bunte *et al.*, 2015) o el seu punt de fusió: aquestes dues propietats poden variar considerablement depenent de les concentracions d'elements que formin aquests aliatges. El que resulta més interessant, però, és que petites variacions en les concentracions d'alguns elements poden tenir efectes molt grans, mentre que grans variacions en les concentracions d'altres elements poden tenir un impacte molt reduït. A la figura 2

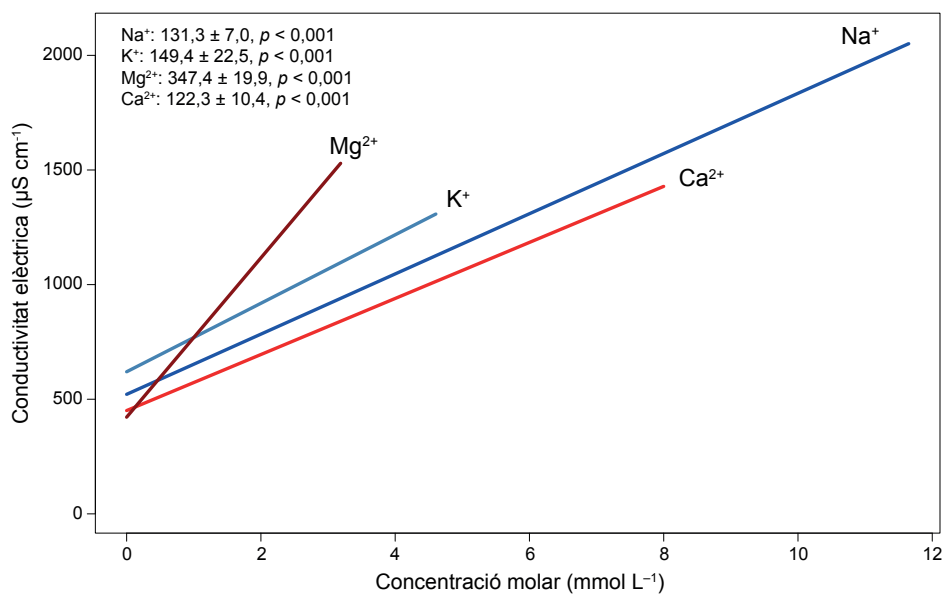


FIGURA 2. Relació entre la concentració molar dels quatre cations majoritaris i la conductivitat elèctrica en 419 mostres d'aigua de diferents fonts, la major part de les quals situades a Catalunya. Les línies reflecteixen l'efecte de cada catí sobre la conductivitat elèctrica de l'aigua mentre es controla la concentració dels altres cations. El model lineal del qual s'extreuen aquests resultats explica el 87 % de la variància en la conductivitat elèctrica. Vegeu la diferència entre els pendents estimats pel model (mitjana ± error estàndard: mostrats a la figura, en unitats de $\mu\text{S L cm}^{-1} \text{ mmol}^{-1}$, i molt semblants entre Na^+ , K^+ i Ca^{2+}) i la conductivitat molar de cada element a 25 °C (en unitats de $\text{S cm}^{-2} \text{ mol}^{-1}$): Na^+ (50), K^+ (74), Mg^{2+} (106) i Ca^{2+} (110).

FONT: Elaboració pròpia.

es mostra com la conductivitat elèctrica de l'aigua de fonts de Catalunya varia segons la concentració dels quatre cations majoritaris (Na^+ , Ca^{2+} , K^+ i Mg^{2+}), segons les estimacions d'un model lineal. Es veu clarament com, un cop descomptat l'efecte dels altres cations, el Mg^{2+} és l'ió que té un efecte més important sobre la conductivitat elèctrica (vegeu el peu de la figura 2).

Un altre exemple el trobaríem en l'acumulació de diòxid de carboni (CO_2) atmosfèric. Malgrat ser un gas molt poc abundant a l'atmosfera (~ 425 ppm avui dia), petits canvis en la concentració d'aquest gas provoquen desequilibris molt importants en el balanç energètic del planeta (Ciais *et al.*, 2013). En canvi, el dinitrogen (N_2) i el diòxid (O_2), que representen, respectivament, el 78 % i el 21 % dels gasos a l'atmosfera, no contribueixen a l'efecte hivernacle perquè les seves molècules són pràcticament transparents a la radiació infraroja degut al fet que estan mancades de moviment dipolar elèctric. D'altra banda, l'òxid de dinitrogen (N_2O) o el mateix ozó (O_3) sí que absorbeixen i emeten radiació infraroja i, per tant, contribueixen a l'efecte hivernacle. Trobaríem aquí, doncs, una primera crítica a l'aproximació reduccionista que busca l'ecologia elemental: concentracions iguals d'un determinat element en un sistema poden comportar propietats físiques i químiques diferents segons les espècies químiques de les quals formin part. Malgrat això, els sistemes organitzats, o autoorganitzats, acostumen a presentar unes espècies químiques més comunes que d'altres, la qual cosa hauria de fer que aquesta problemàtica ho fos potencialment menys que el que es podria esperar donada la immensitat d'espècies químiques possibles a la natura. En qualsevol cas, l'efecte de les diferents espècies químiques suposa un primer grau de complexitat per entendre com la composició elemental de la matèria en condiciona el funcionament. Una complexitat que serà encara superior en sistemes vius degut a la rica química del carboni.

1.3. *Elementomes i funcionament dels sistemes biològics*

La base de l'ecologia elemental rau en el fet que la composició elemental de la matèria determina les seves propietats físiques i químiques, i que aquesta observació no és exclusiva de la matèria inorgànica, ans al contrari, la matèria orgànica segueix els mateixos patrons.

Parlem de *elementoma* quan ens referim a la composició elemental d'un organisme (Peñuelas *et al.*, 2019), anàlogament al terme *genoma*, que es fa servir per referir-se a tot el material genètic contingut en l'organisme. Igual que amb el *genoma*, molt sovint no podem «llegir» les concentracions elementals de tots els elements que el formen (ja sigui per dificultats metodològiques, o simplement per manca de pressupost), de manera que ens hem de conformar amb el nombre més elevat possible d'elements químics que puguem analitzar. Els organismes vius ne-

cessiten al voltant d'uns 22 elements químics per funcionar (Kaspari, 2021). D'aquests, el H, el C, el O i el N constitueixen, normalment, el 99 % de la biomassa dels sistemes biològics. Com que les concentracions de N i fòsfor (P) es relacionen amb el funcionament dels organismes, s'han estudiat a bastament, perquè ambdós tenen un paper fonamental en l'estructura i el metabolisme dels éssers vius (Sterner i Elser, 2002). Hi ha, però, tot un seguit d'altres elements químics que també es consideren essencials per a la vida i dels quals no es té tanta informació sobre com afecten el funcionament dels organismes. Aquests són (per ordre de nombre atòmic): el Li, el B, el sodi (Na), el magnesi (Mg), el silici (Si), el sofre (S), el potassi (K), el calci (Ca), el crom (Cr), el manganès (Mn), el ferro (Fe), el cobalt (Co), el níquel (Ni), el coure (Cu), el zinc (Zn), el molibdè (Mo) i el iode (I). Altres elements, com l'alumini (Al), l'arsenic (As), el seleni (Se), el brom (Br), el cadmi (Cd), el cesi (Cs), l'or (Au), el mercuri (Hg) o l'urani (U) també han estat trobats en plantes (Watanabe *et al.*, 2007), ja sigui per acumulació volguda o involuntària per part de l'organisme. Tanmateix, tant les plantes com altres grups d'organismes podrien tenir presència

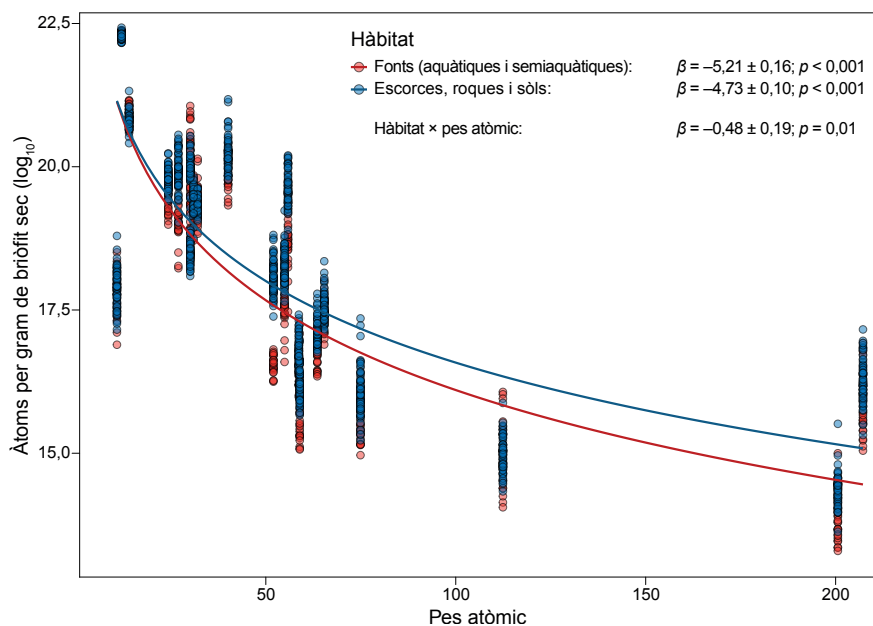


FIGURA 3. Abundància d'àtoms als organismes (per gram de pes sec de bríofit) en funció del pes atòmic dels elements. Els bríofits aquàtics i semiaquàtics que viuen en fonts acumulen significativament menys elements pesants que aquells que viuen en hàbitats més secs, com ara escorces, roques o sòls. FONT: Elaboració pròpia a partir de les dades sobre bríofits aquàtics i semiaquàtics extretes de Grau-Andrés *et al.* (en revisió) i sobre bríofits no aquàtics ni semiaquàtics procedents del Projecte Química Naturalista de la Delegació de la Serralada Litoral Central - Institució Catalana d'Història Natural.

d'altres elements segons el seu medi. Per tant, tots aquests (i, potencialment, altres) elements trobats en aquests organismes formen part dels seus elementomes, tant si tenen un efecte beneficiós com perjudicial per al mateix organisme.

Quan analitzem l'elementoma d'un organisme observem, igual que quan mirem la composició elemental de la matèria inorgànica, que les concentracions dels elements esdevenen proporcionalment més baixes en augmentar la massa atòmica dels elements químics. En el nostre grup de recerca ens hem centrat sobretot en l'estudi dels briòfits, degut a certs avantatges que presenten respecte a organismes més complexos, com ara que és molt fàcil obtenir la composició elemental de l'organisme complet (si més no, el gametòfit). La figura 3 en mostra un exemple fent servir un conjunt de briòfits aquàtics i semiaquàtics, que habiten ecosistemes fontinals, i un altre d'epífits, rupícoles o terrícoles. Les dades exposen com l'acumulació d'elements pesants és dependent de l'hàbitat on es troba l'organisme. Les qüestions més rellevants, però, resten sense resposta, com ara: aquesta acumulació més elevada d'elements pesants en ambients no aquàtics és activa o passiva? Aquests elements serveixen per dur a terme funcions orgàniques o simplement són tolerades pels organismes sense tenir gaires repercussions? Les concentracions més elevades d'elements pesants responen a estratègies adaptatives per ser més competitius en ambients no aquàtics? Segurament, les respostes a aquestes preguntes dependran de l'element en qüestió, ja que alguns elements pesants podrien tenir efectes beneficiosos (per exemple, s'ha vist una relació positiva entre concentracions de Zn i reproducció en plantes vasculars [Fernández-Martínez *et al.*, 2017; Xie *et al.*, 2021]) o efectes perjudicials per als organismes (per exemple, el As, tant per a plantes com per a animals). A més a més, per a alguns d'aquests elements, el rang de concentracions en què la planta presenta deficiència, nivells òptims o nivells perjudicials acostuma a ser relativament curt (Ent *et al.*, 2013). En qualsevol cas, seran necessaris estudis experimentals, i possiblement moleculars, per respondre a aquestes preguntes.

No obstant això, si ens centrem en dos dels elements més ben estudiats en relació amb el funcionament als organismes, el N i el P, veiem com la interacció de les concentracions d'aquests dos elements poden tenir un paper molt important en el metabolisme de les plantes i els seus trets funcionals. Aquesta relació es va fer palesa molt clarament en el que es coneix com a *espectre econòmic de les fulles* (Wright *et al.*, 2004), més tard ampliat a la forma i la funció de les plantes (Díaz *et al.*, 2016), i més recentment estès a ecosistemes sencers (Migliavacca *et al.*, 2021). En aquests casos, veiem com el N i el P tenen una funció clau a l'hora de definir els principals eixos de variació en fulles i ecosistemes, i estableixen relacions positives amb la fotosíntesi pel que fa a la fulla i afecten els fluxos de carboni pel que fa a l'ecosistema (Fernández-Martínez *et al.*, 2020).

A tall d'exemple, i novament fent servir briòfits aquàtics i semiaquàtics, hem trobat noves evidències sobre la relació entre la composició elemental dels orga-

nismes i el seu funcionament. La figura 4 mostra com la relació entre la capacitat fotosintètica dels briòfits i la intensitat de la llum incident depèn fortament de la composició elemental de N i de P (panells *a* i *b*). Alhora, el contingut relatiu de N i de P també fa variar la capacitat fotosintètica dels briòfits. Tal com es pot veure en el panell *c*, la relació positiva entre el N i la fotosíntesi és només evident quan la concentració de P és elevada o no limitant, i la relació positiva entre el P i la fotosíntesi només és evident per a concentracions elevades, o no limitants, de N (panell *d*).

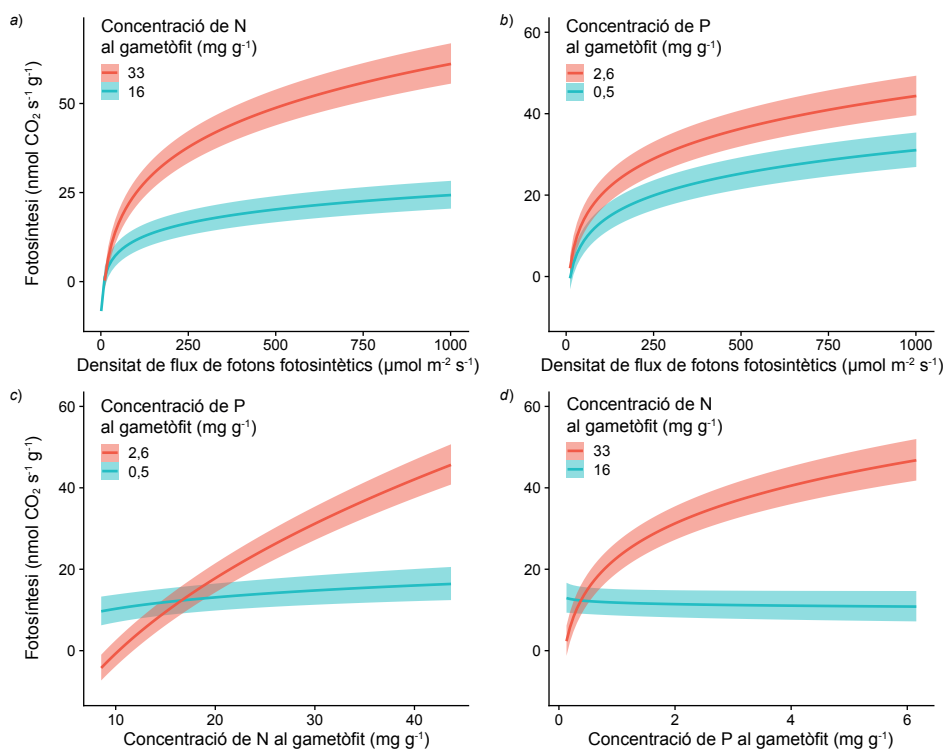


FIGURA 4. Relació entre la composició elemental de N i de P de briòfits aquàtics i semiaquàtics i la seva capacitat fotosintètica en funció de la intensitat de llum (panells *a* i *b*) i efectes de la concentració de N i P en la fotosíntesi en funció de les concentracions, respectivament, de P (panell *c*) i N (panell *d*). Els resultats van ser obtinguts a partir d'un model mixt ajustat fent servir 105 mostres de briòfits pertanyents a 26 espècies, i incloent l'espècie com a factor aleatori. Totes les interaccions que es mostren són significatives a $p < 0,001$.

FONT: Elaboració pròpia a partir de les dades extretes de Yáñez-Serrano *et al.* (2024) i Grau-Andrés *et al.* (en revisió).

La relació entre les concentracions de micronutrients i altres elements traça amb les característiques dels organismes ha estat molt menys estudiada, però

ja hem acumulat prou evidències per afirmar que poden tenir un efecte molt rellevant tant pel que fa a l'organisme com a l'ecosistema. El cas de les concentracions de I en humans és paradigmàtic. Deficiències en la ingesta d'aquest element poden comportar el creixement desmesurat del goll (vegeu el cas dels golluts de la vall de Ribes) i, fins i tot, una disminució de les capacitats intel·lectuals (Kaspari, 2021), motiu principal de la incorporació de la sal iodada a la nostra dieta. Fins i tot deficiències moderades durant l'embaràs s'han relacionat amb un descens o endarreriment en les capacitats cognitives i psicomotrius dels futurs nadons (Trumpff *et al.*, 2013). El Zn, en combinació amb el P, sembla tenir una rellevància especialment elevada pel que fa a producció de fruits, tant de plantes de conreu com d'espècies silvestres (May i Pritts, 1993; Mousavi, 2011; Fernández-Martínez *et al.*, 2017). Altres treballs han destacat el paper del Ca, el K i el B, entre altres elements, i han demostrat que aquests elements també són clau en definir trets morfològics de fanerògames i briòfits (Fernández-Martínez *et al.*, 2021b; Furey i Tilman, 2023).

La llista d'exemples podria ser molt més extensa, però aquesta breu exposició permet dibuixar un escenari que evidencia la relació d'elements individuals, o de grups petits d'elements, amb les característiques dels organismes. Com els diferents elements interactuen entre ells per definir la morfologia i les funcions dels organismes és encara un repte per resoldre. Futurs estudis que analitzin elementomes amb un nombre elevat d'elements permetran escatir millor aquestes relacions. Malgrat tot, a hores d'ara, és força segur afirmar que el funcionament de determinats sistemes biològics depèn de la seva composició elemental, per bé que encara queda molt de camí per recórrer per conèixer quin paper hi tenen els micronutrients i altres elements traça.

1.4. *Trets funcionals i elementomes*

Des de fa aproximadament tres o quatre dècades, el camp de l'ecologia funcional ha basat bona part dels seus esforços a estudiar com els trets funcionals dels organismes afecten el seu funcionament i el dels seus ecosistemes. Malgrat la diversitat de definicions, en general s'accepta que un tret funcional és qualsevol característica d'un organisme que tingui efectes sobre el creixement, la reproducció o la supervivència de dit organisme (Violle *et al.*, 2007). L'ús de trets funcionals ha permès avançar en el camp substancialment, i s'han fet troballes d'especial interès, com ara demostrar que la relació positiva entre la producció d'un ecosistema i la seva diversitat d'espècies és més forta quan aquestes són *funcionalment* diferents (vegeu l'apartat 2). Malgrat això, els trets funcionals sempre han presentat determinats problemes metodològics, majoritàriament insalvables. Entre els problemes més destacats hi ha: 1) els trets funcionals poden ser molt costosos d'acon-

seguir o de mesurar (per exemple, la fotosíntesi o mesures semblants), 2) la selecció de trets funcionals donat un disseny experimental determinat pot implicar un alt grau de subjectivitat, cosa que depèn, en bona part, dels recursos disponibles per a l'estudi, i 3), el més important, els trets funcionals són difícilment comparables entre organismes molt diferents (per exemple, la fotosíntesi d'una maduixera no es pot comparar amb la d'un escarabat, perquè el segon no en presenta), la qual cosa fa que l'aproximació no pugui ser universal entre organismes.

Aquests inconvenients queden majoritàriament superats si fem servir elementomes com a indicadors de les funcions dels organismes, sempre que puguem assumir que presenten una bona correspondència amb el funcionament (i els trets funcionals) dels organismes i sistemes objecte d'estudi. Referent al primer problema (1), estimar elementomes és relativament fàcil per a molts organismes, ja que només cal triturar uns 150 mg de mostra de cada òrgan de l'organisme i analitzar-la, per exemple, per espectrometria de masses de relacions isotòpiques (IRMS, de l'anglès *isotope ratio mass spectrometry*) (per calcular concentracions de C, N i els isòtops ^{13}C i ^{15}N) i per espectrometria d'emissió òptica per plasma induït per alta freqüència (ICP-OES, de l'anglès *inductively coupled plasma atomic emission spectrometry*) o espectrometria de masses per plasma induït per alta freqüència (ICP-MS, de l'anglès *inductively coupled plasma mass spectrometry*) (per calcular concentracions de P, K, Na, etc.). Després, cal estimar la biomassa de cada òrgan (tasca relativament senzilla en plantes o arbres per als quals es tenen relacions al·lomètriques), i d'aquesta manera calcular la mitjana ponderada de les concentracions elementals. Les dades obtingudes d'aquesta manera (elementomes pel que fa a òrgans i a organismes) poden aportar una informació molt rellevant sobre l'estat nutricional de l'òrgan o de l'organisme i del seu funcionament, tal com hem vist més amunt. Quant al segon problema dels trets funcionals (2), l'adquisició de dades és menys dependent de la subjectivitat de l'investigador, perquè d'aquestes anàlisis (particularment, l'ICP-OES/MS) es poden treure les concentracions de la majoria dels elements que haurien de ser rellevants per a l'organisme. Finalment, l'avantatge més rellevant (3) és que l'ús d'elementomes és absolutament generalitzable a tots els éssers vius, perquè tots estan fets pels mateixos elements químics. Això permet comparar tant arbres i peixos com algues i humans, descomptant les limitacions ètiques que suposa el fet de triturar òrgans de determinats organismes més apreciats pels humans, incloent-hi els humans mateixos, és clar. És, doncs, d'aquesta manera que, potencialment, podem incloure l'estudi dels compartiments autotròfic i heterotròfic fent servir una mateixa aproximació.

1.5. Plasticitat i homeòstasi dels elementomes

La composició elemental dels organismes està subjecta a les condicions ambientals i a la disponibilitat dels elements en el seu medi. Per tant, la plasticitat és una característica essencial en els elementomes, tant pel que fa als òrgans com als organismes. Els elementomes poden variar a escales temporals curtes, com ara hores, dies (després d'aplicar fertilitzants directament a la fulla), setmanes (aplicant fertilitzants al sòl) o anys (durant canvis ontogenètics dels organismes), o a escales temporals molt llargues, com ara durant la història evolutiva de les espècies. Malgrat això, les concentracions de determinats elements han estat molt ben conservades durant l'evolució de les espècies (Fernández-Martínez *et al.*, 2019; Sardans *et al.*, 2021; Vallicrosa *et al.*, 2021b).

A curt i mitjà termini, la majoria de canvis en els elementomes venen donats per canvis ambientals, ja siguin en la disponibilitat directa d'elements en el medi, com ara canvis en la deposició atmosfèrica (Sardans *et al.*, 2016), o en les condicions necessàries per absorbir o retenir aquests elements, com ara sequeres que alteren les taxes de mineralització i disponibilitat d'elements (Vallicrosa *et al.*, 2021a). Això fa que també puguem fer servir l'anàlisi dels canvis temporals en els elementomes per traçar els efectes del canvi global en els organismes. És d'aquesta manera que s'ha detectat que les concentracions de N en fulla en boscos europeus és més elevada en llocs on la deposició atmosfèrica de N és també més elevada, el que indirectament pot haver ocasionat una reducció relativa en la disponibilitat de P (Sardans *et al.*, 2016). El senyal de l'augment de concentracions de CO₂ atmosfèric també s'ha fet palès en els elementomes dels arbres europeus, ja que l'augment de la disponibilitat de C per les plantes, mitjançant l'efecte fertilitzador del CO₂ (Ainsworth i Long, 2005), ha ocasionat una reducció relativa en les concentracions d'altres elements, com el N, el P, el K, el Mg i el S (Peñuelas *et al.*, 2020).

Cal, però, diferenciar correctament els elementomes del nínxol biogeoquímic d'una espècie. Ens referim als elementomes quan parlem de la composició elemental d'un determinat individu (figura 5). Si ajuntem tots els elementomes d'una determinada espècie obtenim el que anomenem *nínxol biogeoquímic*, és a dir, l'hipervolum, en el domini de les concentracions elementals, ocupat pels diferents elementomes que conformen una determinada espècie (Peñuelas *et al.*, 2019). El nínxol biogeoquímic ens dona molta informació, complementària als elementomes individuals, sobre les característiques d'una espècie, com ara quins rangs de concentracions elementals ha de mantenir per poder funcionar, l'hàbitat, els trets funcionals i quin nivell tròfic ocupa, per mencionar-ne només alguns exemples. Així doncs, el compromís entre plasticitat i homeòstasi en les concentracions elementals individuals i entre individus d'una mateixa espècie serà el que més determinarà la mida de l'hipervolum del seu nínxol biogeoquímic.

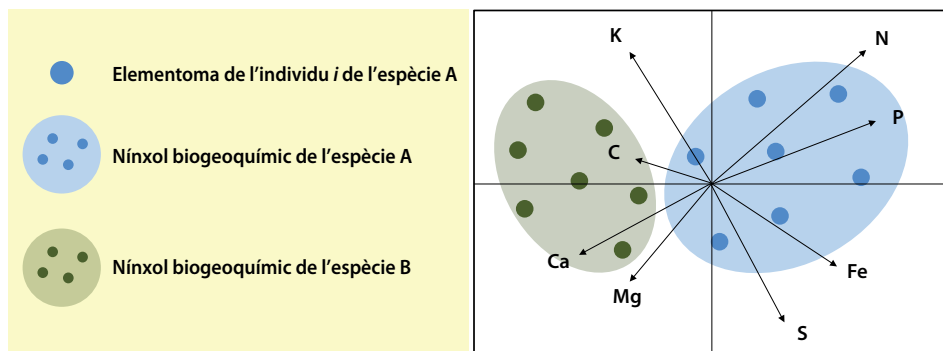


FIGURA 5. Representació idealitzada d'elementomes i els nínxols biogeoquímics de dues espècies, A (blau) i B (verd). El gràfic mostra un espai elemental multidimensional reduït a dues dimensions mitjançant una anàlisi de components principals.

FONT: Elaboració pròpia.

Si bé és cert que hi ha alguns organismes amb una plasticitat elementomica (o manca de regulació homeostàtica) molt gran, com ara els cloròfits, en general aquesta plasticitat acostuma a ser menor en organismes heteròtrofs que no pas en organismes autòtrofs (Persson *et al.*, 2010; Hessen *et al.*, 2013). A la vegada, les diferències elementals entre individus d'una mateixa espècie acostumen a ser més petites que les diferències entre individus d'espècies diferents, malgrat que els seus nínxols biogeoquímics puguin encavalcar-se. Si tornem a analitzar les 105 mostres de briòfits fontinals presentades anteriorment, veiem com la distància elementomica entre briòfits que viuen en una mateixa font i, per tant, estan sotmesos a les mateixes condicions ambientals, acostuma a ser significativament més gran (t -test, $p < 0,01$) que la distància elementomica mitjana entre les diferents comunitats briofítiques (figura 6). Aquesta senzilla anàlisi referma la idea principal darrere de la teoria del nínxol biogeoquímic que indica que, malgrat que la variabilitat ambiental té un efecte clar sobre els elementomes d'una espècie, la identitat acostuma a ser més determinant perquè les espècies s'han de mantenir dins d'un rang de variabilitat concret per poder «continuar» sent aquella espècie.

Igual que quan parlem de nínxol ecològic, el nínxol biogeoquímic amb el qual podem treballar normalment és el nínxol biogeoquímic *observat*. És a dir, aquell que hem pogut mesurar o estimar a partir de les mostres obtingudes. El nínxol biogeoquímic *fonamental*, o aquell que representa el rang màxim d'amplitud en les concentracions elementals d'una espècie és, potser, un dels esculls més grans que tenim en el camp de l'ecologia elemental. De fet, és el mateix problema que tenim per estimar el nínxol ecològic fonamental. És probable que l'única manera que tinguem d'arribar a estimar els nínxols fonamentals (ja siguin ecològics o bio-

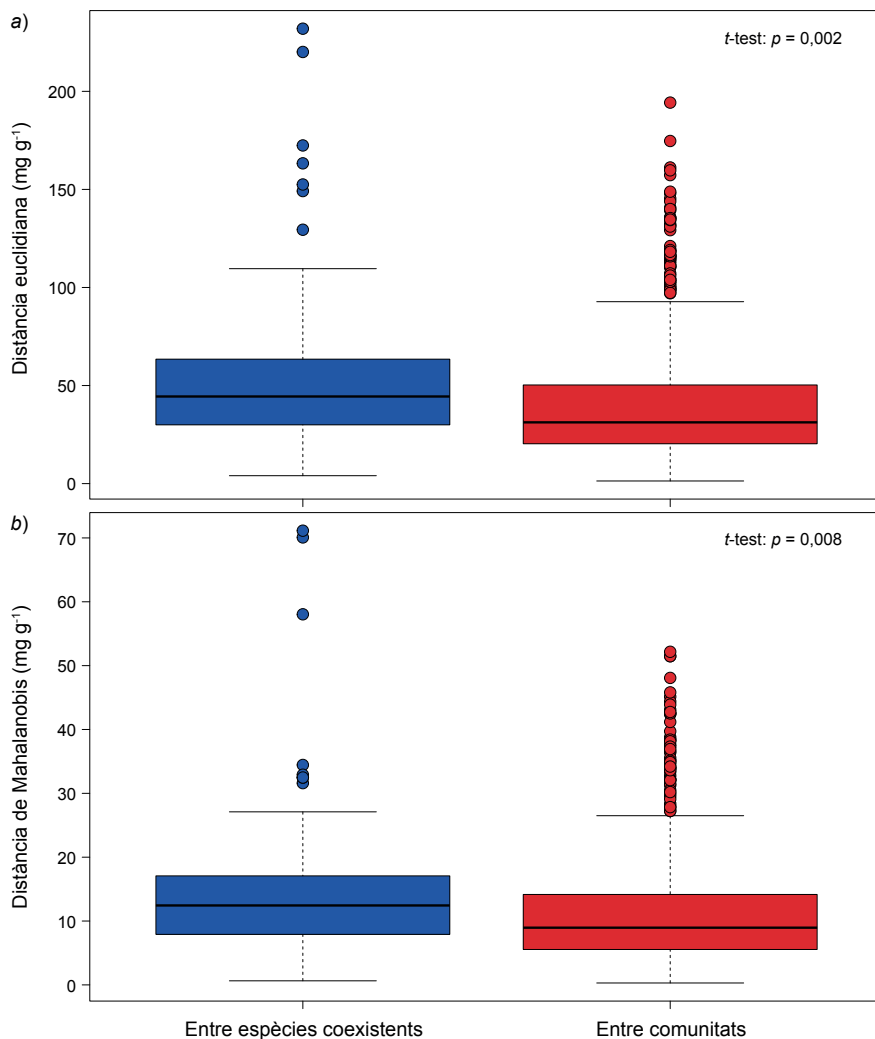


FIGURA 6. Gràfics de caixa i bigotis mostrant com les distàncies elementals euclidianes (panell a) i de Mahalanobis (panell b) entre espècies coexistents dins una mateixa comunitat briofítica fontinal són, generalment, més grans que les distàncies elementals mitjanes entre comunitats. Per a aquesta anàlisi s'han fet servir 105 elementomes de briòfits provinents de 51 fonts diferents distribuïdes per Catalunya. Per estimar els elementomes s'ha fet servir C, N, P, K, Mg, Na, Ca, S, Al i Fe, tots mesurats en mg g^{-1} , per la qual cosa les diferències en elements amb concentracions més grans (per exemple, C) tendeixen a tenir un pes més gran que les diferències en elements amb concentracions més petites. Per al càlcul de distàncies de Mahalanobis (que calcula distàncies entre punts tenint en compte la correlació entre les variables) s'ha fet servir una matriu de correlació entre elements calculada a partir de les concentracions mitjanes per espècie.

FONT: Elaboració pròpia.

geoquímics), si més no de forma aproximada, sigui mitjançant experiments, anàlisis genètiques o epigenètiques. L'empresa d'aconseguir-ho, però, serà difícil i no mancada d'obstacles imprevistos.

La teoria en aquests camps suggereix que dues espècies que comparteixen el mateix nínxol tindran adaptacions i necessitats més semblants que dues espècies amb nínxols molt diferents i, consegüentment, en cas de coexistència, la competència entre totes dues serà més forta. Per tant, els individus de diferents espècies que coexisteixin tendiran a diferenciar els seus elementomes, ja sigui per evitar la competència o bé com a resultat de reduir la competència interespecífica. Aquesta predicció es pot intuir dels resultats de la figura 6 i d'altres evidències ja publicades. Diferents estudis semblen indicar que aquesta tendència es compleix quan estudiem el nínxol biogeoquímic dels organismes, ja que un cop descomptades les diferències en les condicions ambientals, la probabilitat de coexistència augmenta com més diferent és l'òptim del nínxol biogeoquímic de l'espècie (Peñuelas *et al.*, 2019; Fernández-Martínez *et al.*, 2021a). Alhora, però, la competència que dues (o més) espècies experimentaran dependrà de la plasticitat o l'homeòstasi dels seus elementomes, que, a la vegada, dependrà de l'hipervolum del nínxol biogeoquímic fonamental. Aquesta propietat del nínxol biogeoquímic i dels elementomes com a indicadors de potencial competència entre espècies dins d'una mateixa comunitat ha estat clau en la definició del concepte *diversitat elemental*, que tractarem en l'apartat següent.

2. DIVERSITAT ELEMENTAL: LA INTERACCIÓ ENTRE ELS ELEMENTS I LA BIODIVERSITAT

2.1. Biodiversitat i funcionament dels ecosistemes

Una de les qüestions més debatudes en l'ecologia de les últimes dècades ha estat com la biodiversitat, o la pèrdua d'aquesta, pot afectar el funcionament dels ecosistemes. Tant és així que s'ha constituït un subcamp de l'ecologia anomenat *biodiversitat i funcionament dels ecosistemes* (BEF, de l'anglès *biodiversity-ecosystem functioning*). Malgrat algunes excepcions, en general s'accepta que, experimentalment, observacionalment i teòricament, ecosistemes més diversos tendeixen a ser més productius, menys variables en el temps, més resistent i resilient a pertorbacions, com ara condicions meteorològiques extremes, i més eficients en l'ús dels recursos (Tilman i Downing, 1994; Isbell *et al.*, 2015; Yan *et al.*, 2023c; Hatton *et al.*, 2024). Altres treballs han conclòs que la pèrdua de biodiversitat pot tenir un efecte negatiu tan gran en el funcionament dels ecosistemes i les societats (Chapin *et al.*, 2000) com altres factors del canvi global, com ara les sequeres, l'acidificació de l'oceà o l'ozó troposfèric (Hooper *et al.*, 2012).

S'han identificat dos mecanismes clau per explicar com la biodiversitat afecta el funcionament dels ecosistemes. Majoritàriament, aquestes relacions són positives entre biodiversitat i producció, i negatives entre biodiversitat i variabilitat interanual en la producció. Aquests mecanismes es coneixen com a *efectes de selecció* i *efectes de complementarietat* (Gessner *et al.*, 2010; Cardinale *et al.*, 2012; Loreau i Mazancourt, 2013; Ammer, 2019). Els efectes de selecció fan referència a una major probabilitat d'incloure espècies amb un efecte fort (positiu o negatiu) sobre el funcionament dels ecosistemes en comunitats diverses, en comparació amb comunitats menys diverses (figura 7a). Per tant, aquests efectes van dirigits a explicar per què comunitats més diverses tendeixen a ser més productives. Per exemple, una o poques espècies altament productives poden augmentar la mitjana de producció d'una comunitat formada per espècies poc productives. Addicionalment, amb el pas del temps i en absència de perturbacions, es podria esperar que la comunitat esdevingués més abundant en aquestes espècies molt productives en perjudici de les menys productives, a conseqüència de la competència entre elles. Com que l'efecte sobre la comunitat, *a priori*, és més fort per part d'aquelles espècies més abundants (o que tenen més biomassa productiva), el canvi en les relacions relatives de biomassa faria augmentar encara més la producció de la comunitat.

D'altra banda, els efectes de complementarietat contribueixen a l'augment de la producció i a la reducció de la variabilitat temporal en la producció mitjançant, per exemple, l'asincronia temporal en la producció d'un conjunt d'espècies dins d'una comunitat (figura 7b). Perquè tinguin lloc els efectes de complementarietat és necessari que les diferents espècies responguin de manera diferent a la variabilitat ambiental. És a dir, perquè els efectes de complementarietat puguin tenir lloc, les diferents espècies de la comunitat (si més no, unes quantes) han de presentar nínxols ecològics diferents. Dues espècies amb nínxols ecològics molt semblants necessitaran els mateixos recursos per sobreviure, mentre que dues espècies amb nínxols ecològics molt diferents no hauran de competir pels recursos disponibles, ja que tindran necessitats diferents. Per tant, quan es donen els efectes de complementarietat en una comunitat, la competència interespecífica es relaxa, i cada espècie disposa d'una proporció més elevada dels recursos necessaris, el que les fa, generalment, més productives. Alhora, el fet que diferents espècies necessitin recursos diferents, o en moments diferents (asincronia temporal), comporta que la producció del sistema esdevingui menys variable al llarg del temps. Per exemple, un excés de pluja pot beneficiar l'espècie A i perjudicar l'espècie B (figura 7b, panell superior), que es veu afavorida per condicions més eixutes. Si no hi hagués diferenciació de nínxol entre les espècies de la comunitat, la competència pels recursos esdevindria molt elevada i podria constrènyer la producció de tota la comunitat (figura 7b, panell inferior). A més, també augmentaria la variabilitat tem-

poral d'aquesta producció pel fet que totes les espècies respondrien de la mateixa manera a les condicions estocàstiques ambientals.

Finalment, un altre mecanisme molt important per explicar la relació entre biodiversitat i funcionament dels ecosistemes, molt lligat als efectes de complementarietat, és el mecanisme de *sobreproducció* (figura 7c). Aquest és el procés pel qual una espècie té un millor rendiment quan creix en cultius mixtos que en monocultius, per bé que també s'ha descrit en comunitats riques en espècies com a part dels efectes de complementarietat (Cardinale *et al.*, 2012; Loreau i Mazancourt, 2013; Ammer, 2019). La sobreproducció es produiria, doncs, a causa de la substitució de la competència intraespecífica (forta, entre organismes de la mateixa espècie) per la competència interespecífica (potencialment menor, entre diferents espècies amb nínxols ecològics diferents) (Ammer, 2019). Novament, la relaxació de la competència entre organismes podria comportar una major producció en comunitats mixtes en comparació amb monocultius.

Com hem vist, la competència entre els diferents organismes d'una comunitat sembla un dels punts clau que determinaria el funcionament de l'ecosistema, i aquesta competència es podria aproximar en tant que poguéssim calcular el nínxol ecològic de les diferents espècies. És per això que, durant dècades, l'ecologia funcional ha dedicat molts esforços a entendre com els trets funcionals dels diferents organismes d'una comunitat n'afecten el funcionament. L'assumpció, en aquest cas, és que espècies amb trets funcionals diferents tindran nínxols ecològics diferents i, per tant, no competiran tant pels recursos com espècies amb trets funcionals més semblants. A partir de l'anàlisi d'un nombre més o menys elevat de trets funcionals per espècie, es pot estimar com és de diversa la comunitat en termes funcionals. És el que en ecologia es coneix com a *diversitat funcional*.

Els resultats que han seguit aquesta aproximació han estat força satisfactoris: diferents treballs apunten, en línia amb el que s'esperaria de la partició de nínxols ecològics, que la diversitat funcional explica el funcionament dels ecosistemes millor que la riquesa o diversitat d'espècies de les comunitats (Díaz i Cabido, 2001; Flynn *et al.*, 2011; Gross *et al.*, 2017; Vallina *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2023b). També la *diversitat filogenètica* (diversitat d'històries evolutives en una comunitat) s'ha emprat com a aproximació a la diversitat funcional en l'estudi del funcionament dels ecosistemes (Flynn *et al.*, 2011; Cadotte *et al.*, 2012; Craven *et al.*, 2018; Fernández-Martínez *et al.*, 2020), sota l'assumpció que dues espècies molt properes filogenèticament tendiran a ser molt semblants funcionalment. Malgrat els bons resultats obtinguts, els inconvenients esmentats a l'apartat 1.4 d'aquest estudi fan pensar que un canvi de perspectiva podria ajudar a entendre encara millor com la biodiversitat determina el funcionament dels ecosistemes. És per això que, des de la perspectiva de l'ecologia elemental, vaig proposar l'ús de la *diversitat elemental* per salvar aquests i altres inconvenients.

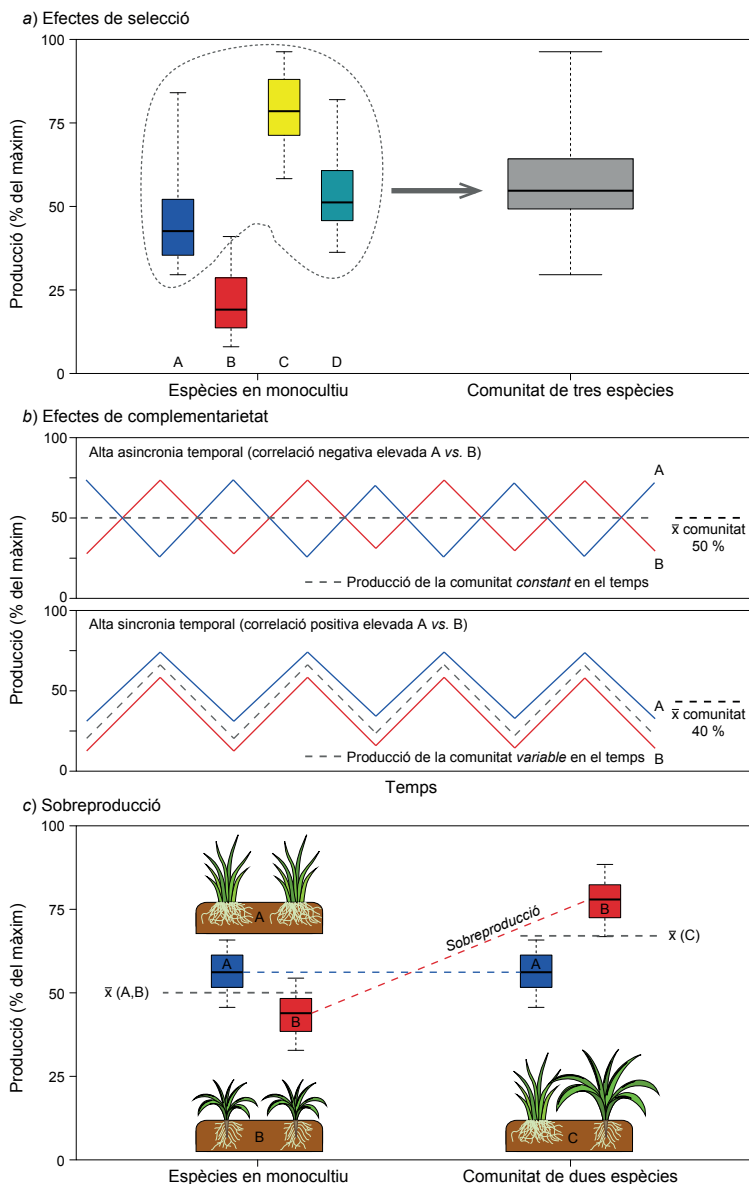


FIGURA 7. Exemplificació dels mecanismes majoritaris proposats (panells a i b) per explicar la relació entre biodiversitat i producció o variabilitat temporal en el funcionament dels ecosistemes. El panell c mostra com els efectes de complementarietat (panell b) poden donar lloc a una producció més elevada d'algunes espècies quan es relaxa la competència intraespecífica.

FONT: Elaboració pròpia. Les plantes han estat modificades a partir dels originals creats per *pch. vector*, a <www.freepik.com>.

2.2. Diversitat elemental: entre àtoms i ecosistemes

El concepte *diversitat elemental* es refereix a la diversitat d'elementomes (o nínxols biogeoquímics) dins d'una comunitat (Fernández-Martínez, 2022) i neix fruit de diferents observacions, totes explicades en apartats anteriors. Primer, els elementomes presenten una correspondència amb els trets funcionals i el funcionament dels organismes i, per tant, els seus efectes s'haurien de veure (i es veuen) també a escala d'ecosistema (Fernández-Martínez *et al.*, 2020). Segon, el nínxol ecològic es pot aproximar a través del nínxol biogeoquímic (o elementomes) de les espècies (Peñuelas *et al.*, 2019), i que aquest és cabdal per entendre els efectes de la biodiversitat sobre el funcionament dels ecosistemes (vegeu l'apartat 2.1). I tercer, els mètodes emprats fins ara per estudiar com la diversitat funcional (o filogenètica) determina el funcionament dels ecosistemes presentaven uns inconvenients que l'ecologia elemental podria, *a priori*, solucionar.

Els avantatges de la diversitat elemental més rellevants són els següents:

1) La diversitat elemental és una aproximació a la diversitat funcional que pot incloure *diversitat funcional oculta*, o diversitat funcional que sovint no s'ha tingut en compte quan s'analitzen trets funcionals. Per exemple, valors alts de Si en fulla, com els presents en urticàcies o gramínies (Fernández Honaine *et al.*, 2021), poden ser bons indicadors d'adaptacions per evitar l'herbivorisme, un tret funcional que difícilment es mesuraria, però que es podria incloure amb relativa facilitat en determinacions de l'elementoma.

2) L'anàlisi d'elementomes pot reduir la subjectivitat en la tria de trets funcionals, i els costos associats a les seves mesures.

3) La diversitat elemental permet la generalització del mètode per a tots els éssers vius, perquè podem comparar elementomes entre qualsevol organisme degut al fet que tots estan formats pels mateixos elements. Però no és el cas dels trets funcionals, perquè no tots els organismes presenten els mateixos atributs, sobretot si són molt diferents (per exemple, un escarabat i un arbre).

4) I, a l'últim, tot i que organismes més propers filogenèticament tendeixen a ser més semblants funcionalment, i també elementalment (Sardans *et al.*, 2021; Fernández-Martínez *et al.*, 2021a; Vallicrosa *et al.*, 2021b), convergències evolutives molt fortes (per exemple, fins a cert punt, entre dofins i taurons) poden introduir molt de soroll en les estimacions de diversitat filogenètica com a aproximació de diversitat funcional.

Malgrat aquests aparents avantatges, la manca de dades i el fet que fa poc més d'un any que hem començat a intentar-ho, encara no hem pogut demostrar que la diversitat elemental sigui millor predictora del funcionament dels ecosistemes que la riquesa o diversitat d'espècies, la diversitat funcional basada en trets funcionals o la diversitat filogenètica. Els primers treballs, encara pendants de publicar,

però, assenyalen que el mètode és prometedor. Amb el doctor Yan i col·laboradors hem fet servir una base de dades que inclou més de setanta ecosistemes al llarg d'un gradient ambiental molt elevat per explorar si la diversitat elemental (fent servir catorze elements de fulles, troncs i arrels) pot explicar la producció primària bruta de l'ecosistema més bé que la riquesa d'espècies. Els resultats semblen indicar que és així: els llocs on la diversitat elemental és més alta acostumen a presentar una producció primària bruta més elevada i menys variable en el temps i, a més, la diversitat elemental explica aquestes diferències millor que la riquesa d'espècies (Yan *et al.*, 2023a). També altres grups han recollit aquestes idees i han fet servir la diversitat en la composició elemental dels organismes per inferir diversitat funcional o fenotípica, i han assolit resultats molt satisfactoris, fins al punt que el treball va ser publicat a la prestigiosa revista *Nature* (Gross *et al.*, 2024).

Tot i això, estimar la diversitat elemental no està mancat de reptes, també des del punt de vista matemàtic, de la mateixa manera que passa amb els càlculs de diversitat funcional. Així doncs, a hores d'ara, no disposem d'una forma única (o òptima) de calcular la diversitat elemental. Una possibilitat seria fer servir índexs de diversitat funcional, tal com s'ha fet fins ara amb els trets funcionals. El fet que aquests índexs estiguin dissenyats per fer servir variables contínues fa que no calgui cap modificació addicional per aplicar-los a concentracions elementals (per exemple, les concentracions de N i P en fulla s'acostumen a fer servir com a trets funcionals). Alguns dels més comuns són l'índex de divergència funcional (*FDiv*, *functional divergence*), el de dispersió funcional (*FDis*, *functional dispersion*), el de riquesa funcional (*FRic*, *functional richness*), el d'uniformitat funcional (*FEve*, *functional evenness*) o el d'entropia quadràtica de Rao (*RaoQ*, *Rao's quadratic entropy*), però el nombre és encara més extens (Villéger *et al.*, 2008; Schleuter *et al.*, 2010). Això demostra que, segons l'èmfasi que es vulgui donar sobre unes o altres propietats de la variabilitat de trets en una comunitat, els índexs capturen millor o pitjor unes propietats o unes altres. Una mostra d'aquest compromís es pot veure en el fet que, per exemple, els índexs *FEve* i *FDiv* no són sensibles al nombre d'espècies dins d'una comunitat. Això fa que no siguin índexs monotònics, és a dir, que la submostra d'una comunitat no necessàriament serà menys diversa que la comunitat sencera. D'altra banda, hi ha índexs que poden incorporar l'abundància relativa de les espècies dins la comunitat (com ho faria l'índex d'entropia de Shannon) i, en canvi, d'altres són insensibles a canvis en les abundàncies relatives, com l'*FRic*, similar a la riquesa d'espècies.

Malgrat que tots aquests índexs podrien ser perfectament vàlids per calcular la diversitat elemental d'una comunitat, a l'article en què vaig definir el concepte (Fernández-Martínez, 2022) vaig voler incloure també la descripció d'un nou índex per calcular aquesta diversitat, que vaig anomenar *índex de dissimilitud elemental* o *elementòmica* (de l'anglès, *elemental dissimilarity*, *ED*). Aquest índex es

basa en el càlcul de la suma de les distàncies euclidianes entre parells d'espècies en un espai n -dimensional de concentracions elementals, multiplicant aquesta distància per l'abundància relativa menor de la parella, i dividint la suma total pel nombre d'elements emprats per calcular les distàncies (equació 1):

$$ED = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S D_{ij} \times \min(p_i, p_j)}{E}.$$

EQUACIÓ 1. Índex de dissimilitud elemental (ED). Les distàncies (per exemple, euclidianes) entre parells d'espècies (D_{ij}) són multiplicades per l'abundància relativa mínima del parell d'espècies (p_i o p_j), i el sumatori es divideix pel nombre total d'elements fets servir per estimar l'elementoma (E).

L'avantatge d'aquest índex respecte d'alguns dels esmentats anteriorment és que, en la meua opinió, tracta de capturar el mecanisme pel qual les diferències elementals haurien d'afectar el funcionament de la comunitat. És a dir, com de llunyanes es troben dues espècies i quina abundància relativa presenta la menys abundant. Si una espècie és molt poc abundant ($p_i = 0,01$) es pot considerar que el seu efecte de complementaritat amb l'espècie parell ($p_j = 0,50$) serà pràcticament negligible per més distant que sigui elementalment. La multiplicació de la distància pel mínim de l'abundància relativa entre parells hauria d'aconseguir aquesta finalitat, si bé és cert que també es pot calcular l'índex sense ponderar les distàncies per les abundàncies relatives, si fos d'interès (més detalls, a sota). D'altra banda, la divisió pel nombre d'elements emprats (E) hauria de permetre comparar comunitats per a les quals el nombre d'elements disponibles fos diferent (sempre amb precaucions, és clar).

Des de la descripció de l'índex de dissimilitud elemental, però, he continuat treballant en mètodes alternatius per millorar l'índex i el càlcul de la diversitat elemental dels ecosistemes. La meua proposta actual inclou quatre alternatives que l'investigador haurà de valorar per tal d'adoptar la més convenient per a cada situació, per bé que el que fora òptim seria comparar-les i escatir quina d'aquestes opcions pot explicar més bé el funcionament dels ecosistemes i, així, reduir la subjectivitat de les anàlisis. Aquestes alternatives són les següents: 1) ponderar, o no ponderar, l'abundància de les espècies que formen la comunitat; 2) valorar el grau de ponderació de les concentracions dels diferents elements; 3) tenir en compte, o no tenir en compte, la correlació entre les concentracions d'elements per tal d'estimar les distàncies entre espècies, i 4) combinar, o no combinar, els dos components de la diversitat elemental, és a dir, la diferència en la composició elemental de les espècies que conformen la comunitat i la riquesa o diversitat d'espècies (segons alternativa 1) de la comunitat (Fernández-Martínez, 2022).

— ALTERNATIVA 1: PRESENÇA O ABUNDÀNCIA D'ESPÈCIES (RIQUESA O DIVERSITAT ELEMENTALS)

Aquesta disjuntiva és compartida amb els índexs de diversitat funcional esmentats anteriorment i té les arrels en les dues grans maneres d'estudiar la biodiversitat en ecologia: fent servir la riquesa o la diversitat d'espècies. En el primer cas, la nostra informació sobre la comunitat consisteix simplement en una llista d'espècies presents, que finalment es converteix en un recompte d'espècies. A simple vista, pot semblar una aproximació massa simplista, però el fet que hi hagi més o menys espècies ja dona molta informació sobre com està estructurat l'ecosistema. Per exemple, de la riquesa d'espècies es podria arribar a inferir quants nínxols ecològics s'hi poden trobar i ens podria donar informació sobre la heterogeneïtat d'hàbitats o microhàbitats. Per incloure aquesta característica fent servir l'índex de dissimilitud elemental (equació 1), el terme $\min(p_i, p_j)$ hauria de ser igual per a totes les combinacions d'espècies (això és, 1 dividit pel nombre total d'espècies dins la comunitat).

En el segon cas, la nostra informació sobre la comunitat inclou l'abundància (o abundàncies relatives) de les espècies presents. Aquesta informació és molt més detallada i, per tant, també més costosa d'aconseguir. Per estimar la diversitat d'una comunitat es poden fer servir índexs com el de Simpson o el d'entropia de Shannon. Aquests índexs reflecteixen si una comunitat és més diversa que una altra tenint en compte no només el nombre d'espècies sinó també com es reparteixen en termes d'abundància. Una comunitat fortament dominada per una sola espècie (per exemple, 95 %) serà molt poc diversa malgrat tenir-ne moltes, mentre que una comunitat amb un nombre reduït d'espècies, però distribuïdes molt equitativament, podrà presentar valors de diversitat més elevats que l'anterior. Aquesta característica es pot incloure en el càlcul de dissimilitud elemental a partir del càlcul de l'abundància relativa mínima entre dos parells d'espècies, novament el terme $\min(p_i, p_j)$ de l'equació 1. Molt sovint, malauradament, la decisió sobre si fer servir riquesa elemental o diversitat elemental vindrà donada per la qualitat de les dades disponibles.

— ALTERNATIVA 2: PONDERANT LA INFLUÈNCIA DELS ELEMENTS

Els resultats poden variar si fem anàlisis que tinguin en compte el pes relatiu dels elements o bé anàlisis que assumeixin un pes equivalent per a tots els elements. La tria d'una o altra opció és, sovint, una tasca difícil perquè totes dues tenen avantatges i desavantatges.

1) *Pes relatiu dels elements*. Si a l'hora de calcular les distàncies es fan servir tots els elements en les mateixes unitats (per exemple, mg g^{-1}), aquells elements que tinguin concentracions més elevades tindran un pes més gran en el càlcul de

la diversitat elemental, perquè els més abundants també són més variables entre espècies. Per exemple, el C pot variar molt fàcilment en més de 40 mg g^{-1} d'una planta a l'altra, però les diferències en P molt difícilment arribaran a 5 mg g^{-1} entre espècies. Això fa que, en el càlcul de distàncies euclidianes, el C tingui un pes més gran que el P. Aquesta aproximació pot ser interessant perquè les diferències es basen íntegrament en els canvis en la massa dels elements dins dels organismes. Per contra, l'inconvenient de fer servir aquesta aproximació és que, com hem vist en l'apartat 1.3, canvis molt petits en les concentracions d'alguns elements poden tenir una importància molt rellevant en el funcionament dels organismes.

2) *Tots els elements són equivalents.* Per intentar pal·liar el problema esmentat en el punt anterior, podem estimar la diversitat elemental fent servir concentracions elementals estandarditzades (mitjana = 0, desviació estàndard (s) = 1). D'aquesta manera, les distàncies de tots els elements no només tenen les mateixes unitats (desviacions estàndard) sinó també la mateixa variabilitat. Aquesta transformació, però, pot introduir més soroll en l'anàlisi si incorporem elements amb poc pes en el funcionament dels organismes, un fet que a vegades no podem saber *a priori*.

3) *Pes relatiu dels elements reduït.* Una aproximació intermèdia entre les opcions 1 i 2 seria fer servir els logaritmes de les concentracions elementals. Aquest fet podria mitigar parcialment les grans diferències entre elements derivades de l'aproximació 1, però sense caure en l'equivalència dels elements de l'aproximació 2.

— ALTERNATIVA 3: DISTÀNCIES EUCLIDIANES O DE MAHALANOBIS

Les distàncies de l'índex de dissimilitud elemental es poden calcular fent servir distàncies *euclidianes* o bé distàncies *de Mahalanobis*. En el primer cas, les distàncies euclidianes no tindran en compte més que la distància n -dimensional entre els elementomes dels parells d'espècies, sense diferenciar entre elements. En el segon cas, les distàncies de Mahalanobis tindran en compte una matriu de correlació entre els diferents elements, de manera que els elementomes que més s'allunyin del que s'esperaria, donada la matriu de correlació, presentaran distàncies superiors. Aquest fet pot ser rellevant donat que alguns elements acostumen a presentar correlacions relativament elevades (per exemple, N i P).

Les tres grans alternatives descrites fins ara no són excloents entre elles. Es pot combinar el càlcul de dissimilitud elemental basat en la riquesa o diversitat, estandarditzant o no les concentracions d'elements i fent servir distàncies euclidianes o de Mahalanobis, per la qual cosa el nombre de combinacions analítiques fent servir aquest índex és relativament ampli (12 possibilitats). La quarta alternativa, però, deixa de banda l'índex de dissimilitud elemental i proposa una altra manera d'estimar la diversitat elemental.

— ALTERNATIVA 4: DIFERÈNCIES ELEMENTALS I BIODIVERSITAT, JUNTES
O SEPARADES

La combinació de diferents propietats en un sol índex, un sol número que descriu unes determinades propietats, pot ser d'interès en algunes situacions. L'índex de dissimilitud elemental, així com els índexs de diversitat funcional, es basen en aquesta assumpció i combinen la diversitat, o riquesa d'espècies, amb les diferències funcionals, o elementals, d'aquestes espècies. Diguem que, per tradició, aquesta ha estat l'opció més àmpliament triada en estudis d'ecologia funcional. També és cert, però, que discernir entre les diferents propietats dels índexs pot ser de gran ajuda per poder entendre el pes dels diferents mecanismes en acció darrere d'unes observacions. És per això que, com a mètode alternatiu, aquí proposo separar els dos components de la diversitat elemental: *a)* la diferència en les concentracions elementals dels organismes d'una comunitat i *b)* la biodiversitat d'aquesta comunitat.

Per estimar el primer component (*a*), proposo dos índexs diferents: el *coeficient de variació elemental* i l'*índex de variabilitat elemental proporcional* (Heath, 2006). Tots dos, però, seguiran els mateixos passos per assolir el càlcul final: primer haurem de calcular les diferències entre totes les espècies de la comunitat per a cadascun dels elements disponibles i, després, haurem de calcular la mitjana dels índexs per al conjunt d'elements emprats.

El coeficient de variació elemental (CV_e) es calcula a partir de la divisió de la desviació estàndard per la mitjana de les concentracions elementals. Val a dir que el coeficient de variació elemental és molt fàcil i ràpid de calcular, però pot presentar problemes quan les concentracions mitjanes tenen valors molt baixos, especialment per sota d'1, a més de no ser un índex adequat per treballar amb dades que no estan distribuïdes de forma gaussiana (Fernández-Martínez *et al.*, 2018; Fernández-Martínez i Peñuelas, 2021). Aquest podria ser el cas per a alguns elements (Watanabe *et al.*, 2007).

L'índex de variabilitat elemental proporcional (PV_e) es calcula a partir de l'índex de variabilitat proporcional (equació 2) definit per Heath per al càlcul de la variabilitat de poblacions en el temps (Heath, 2006; Heath i Borowski, 2013),

$$PV = \frac{2\sum^z D(z)}{n(n-1)}$$

en què:

$$D(z) = 1 - \frac{\min(z_i, z_j)}{\max(z_i, z_j)}.$$

EQUACIÓ 2. Índex de variabilitat proporcional. $D(z)$ denota la combinació per parells de tots els valors del conjunt de dades.

L'índex de variabilitat proporcional presenta certs avantatges respecte al coeficient de variació, com ara una menor dependència de la mitjana, no augmenta en incrementar la mida de la mostra i és robust també quan es fa servir per calcular la variabilitat d'un conjunt de dades que mostren una distribució diferent a la normal o davant de la presència de casos anòmalament rars (Heath i Borowski, 2013; Fernández-Martínez i Peñuelas, 2021). També té la propietat d'estar acotat entre 0 i 1, un tret que pot ser desitjable o no depenent de les característiques de l'anàlisi.

Un cop estimada la variabilitat en les concentracions elementals entre les espècies de la comunitat, caldria calcular l'índex de biodiversitat (component *b*), que podria ser o bé la riquesa d'espècies (*S*), sense tenir en compte les abundàncies, o bé la diversitat de Shannon (*H*), que sí que les té en compte, mitjançant l'índex d'entropia de Shannon (equació 3). Un cop es tenen tots dos components (*a* i *b*) es poden introduir en models estadístics com a predictors del funcionament dels ecosistemes de forma independent, o preferiblement amb interacció, i veure quin efecte tenen cadascun d'ells (figura 8).

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

EQUACIÓ 3. Índex d'entropia de Shannon. L'abundància relativa de les espècies es mostra com a p_i .

Depenent de quines alternatives triem per estimar la diversitat elemental de les comunitats, els components *a* i *b* tindran més o menys pes en els índexs agregats. La taula 1 presenta els resultats d'un seguit de combinacions d'alternatives, emprades tant per a l'índex de dissimilitud elemental com per als índexs d'entropia quadràtica de Rao i de dispersió funcional. Aquestes anàlisis mostren com, generalment, l'índex de dissimilitud elemental captura més equilibradament ambdós components *a* i *b* que els altres índexs de diversitat funcional. També mostra com, pel que fa a l'índex de dissimilitud elemental, fer servir tant una matriu de concentracions elementals estandarditzades com distàncies de Mahalanobis, en comptes d'euclidianes, tendeix a incrementar la influència del component *b* respecte del *a*.

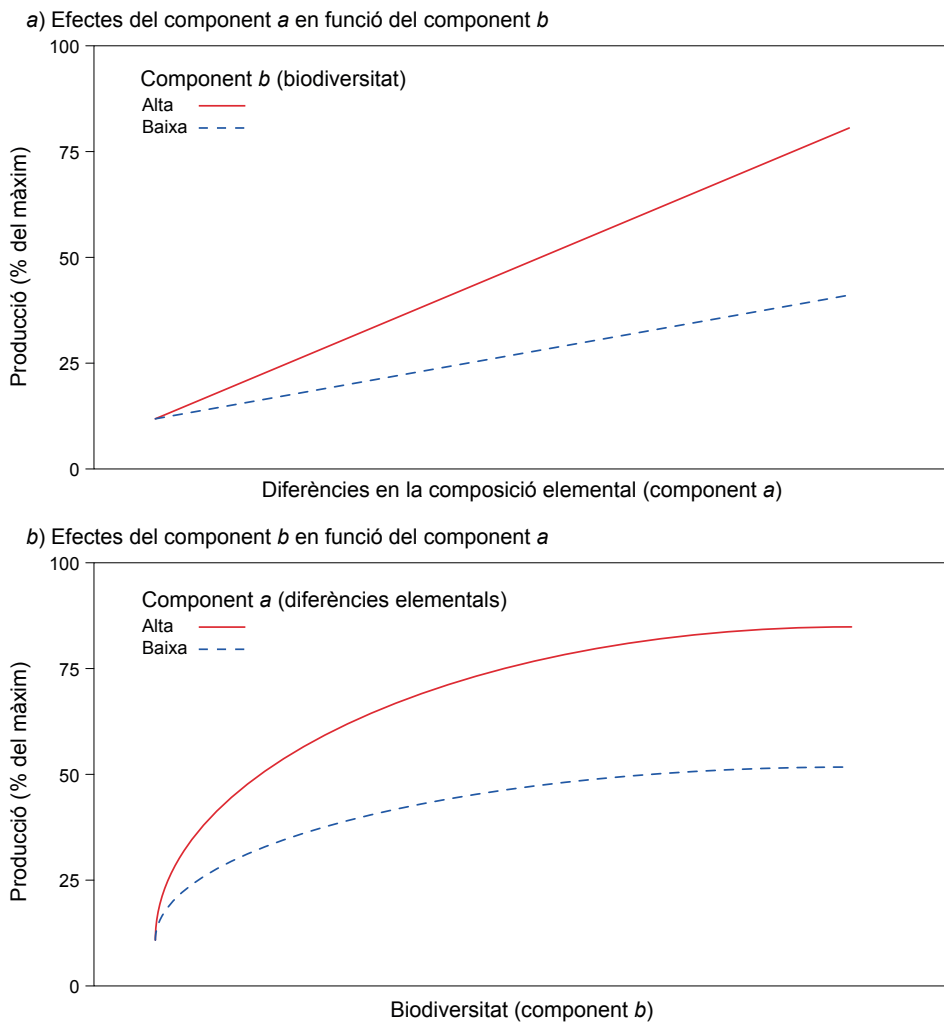


FIGURA 8. Efectes hipotètics de la interacció entre la variabilitat elemental (component *a*) i la diversitat específica d'una comunitat (component *b*) sobre la producció màxima d'aquesta.

FONT: Elaboració pròpia.

TAULA 1

Interacció entre biodiversitat i variabilitat en la composició elemental dels organismes

Índex	Condicions	Component a		Component b		R^2	a %	b %
		CV _e	PV _e	S	H			
ED	A1.1; A2.1; A3.1	0,53		0,27		0,79	67 %	33 %
ED	A1.1; A2.1; A3.1		0,44	0,36		0,80	55 %	45 %
RaoQ	A1.1; A2.1; A3.1	0,64		0,05		0,69	93 %	7 %
RaoQ	A1.1; A2.1; A3.1		0,62	0,08		0,70	89 %	11 %
FDis	A1.1; A2.1; A3.1	0,65		0,02		0,67	97 %	3 %
FDis	A1.1; A2.1; A3.1		0,66	0,03		0,69	96 %	4 %
ED	A1.1; A2.2; A3.1	0,47		0,49		0,96	49 %	51 %
ED	A1.1; A2.2; A3.1		0,34	0,60		0,95	36 %	64 %
RaoQ	A1.1; A2.2; A3.1	0,77		0,13		0,91	85 %	15 %
RaoQ	A1.1; A2.2; A3.1		0,68	0,20		0,88	77 %	23 %
FDis	A1.1; A2.2; A3.1	0,84		0,05		0,89	94 %	6 %
FDis	A1.1; A2.2; A3.1		0,79	0,07		0,86	92 %	8 %
ED	A1.1; A2.1; A3.2	0,31		0,59		0,90	34 %	66 %
ED	A1.1; A2.1; A3.2		0,19	0,70		0,89	21 %	79 %
ED	A1.1; A2.2; A3.2	0,23		0,68		0,92	25 %	75 %
ED	A1.1; A2.2; A3.2		0,15	0,78		0,93	16 %	84 %
ED	A1.2; A2.1; A3.1	0,50			0,30	0,79	63 %	37 %
ED	A1.2; A2.1; A3.1		0,42		0,39	0,81	52 %	48 %
RaoQ	A1.2; A2.1; A3.1	0,60			0,10	0,70	86 %	14 %
RaoQ	A1.2; A2.1; A3.1		0,57		0,14	0,71	80 %	20 %
FDis	A1.2; A2.1; A3.1	0,61			0,06	0,67	91 %	9 %
FDis	A1.2; A2.1; A3.1		0,60		0,08	0,68	88 %	12 %
ED	A1.2; A2.2; A3.1	0,44			0,49	0,93	47 %	53 %
ED	A1.2; A2.2; A3.1		0,32		0,61	0,93	34 %	66 %
RaoQ	A1.2; A2.2; A3.1	0,67			0,22	0,89	75 %	25 %
RaoQ	A1.2; A2.2; A3.1		0,58		0,30	0,88	66 %	34 %
FDis	A1.2; A2.2; A3.1	0,72			0,12	0,84	86 %	14 %
FDis	A1.2; A2.2; A3.1		0,66		0,18	0,88	79 %	21 %

TAULA 1

Interacció entre biodiversitat i variabilitat en la composició elemental dels organismes (Continuació)

Índex	Condicions	Component a		Component b		R^2	a %	b %
		CV_e	PV_e	S	H			
ED	A1.2; A2.1; A3.2	0,30			0,58	0,88	34 %	66 %
ED	A1.2; A2.1; A3.2		0,20		0,68	0,88	23 %	77 %
ED	A1.2; A2.2; A3.2	0,25			0,65	0,90	28 %	72 %
ED	A1.2; A2.2; A3.2		0,17		0,75	0,92	18 %	82 %

Variància explicada pels components *a* (diferència elementòmica entre espècies) i *b* (riquesa o diversitat d'espècies) de diferents índexs estimant riquesa (colors blaus) o diversitat (colors verds) elementals. Els canvis de tonalitat indiquen grups amb les mateixes alternatives. Totes les relacions són positives, tret de les ressaltades en vermell. Les columnes *a* % i *b* % resumeixen el percentatge de variància explicada de cada component respecte al total del model (R^2). Les condicions indiquen quines alternatives s'han seguit per estimar els índexs: A1.1: riquesa; A1.2: abundàncies relatives; A2.1: tots els elements en les mateixes unitats de massa; A2.2: concentracions estandarditzades per element (mitjana = 0, $s = 1$); A3.1: distàncies euclidianes; A3.2: distàncies de Mahalanobis. L'anàlisi s'ha dut a terme amb 194 comunitats de briòfits fontinals. D'aquestes comunitats disposem de dades de concentracions elementals de les seves espècies. L'abundància de cada espècie ha estat simulada aleatòriament. Les comunitats amb només una espècie s'han eliminat de l'anàlisi perquè alguns índexs no es poden calcular sota aquestes condicions. Els resultats s'han obtingut a partir d'un model lineal ajustat per mínims quadrats i la variància de cada component s'ha calculat mitjançant la mètrica lmg del paquet *relaimpo* (Grömping, 2006) del programari R. Tant les variables resposta (índexs) com les predictores (components *a* i *b*) s'han transformat a logaritme per realitzar l'anàlisi. Abreviacions: índex de dissimilitud elemental (ED), índex d'entropia quadràtica de Rao (*RaoQ*), coeficient de variació elemental (CV_e), variabilitat elemental proporcional (PV_e), índex de dispersió funcional (*FDi*s), riquesa d'espècies (*S*) i diversitat de Shannon (*H*).

FONT: Elaboració pròpia.

Addicionalment, l'índex de dissimilitud elemental permet la modificació de l'efecte de l'abundància mínima entre parells. Aquesta modificació es pot fer mitjançant la incorporació d'un exponent al terme mín (p_i, p_j) seguint l'equació 4:

$$ED = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S D_{ij} \times \min(p_i, p_j)^k}{E}$$

EQUACIÓ 4. Modificació de l'equació 1 per calcular l'índex de dissimilitud elemental (ED). L'exponent *k* permet modificar el pes relatiu dels components *a* i *b* en el càlcul de diversitat elemental. Els resultats de les simulacions es poden veure a la taula 2.

Aquesta petita modificació permet, en certa manera, canviar el pes relatiu dels components *a* i *b* en el càlcul de la riquesa o diversitat elementals. Com es veu en

els resultats de la taula 2, l'exponent que proporciona solucions més equilibrades entre els components a i b és $k = 1$ quan estimem riquesa elemental, seguint les condicions per defecte, o l'equació 1. Quan estimem diversitat elemental, però, els resultats mostren com la influència dels components a i b depenent de k també depèn del tipus de distàncies triades (euclidianes o de Mahalanobis). Malgrat aquestes divergències, tant per estimar riquesa com diversitat elemental, exponents de $k = 2$ acostumem a donar solucions amb menys variància explicada total pels components a i b , un fet que, *a priori*, no hauria de ser desitjable. Sembla, doncs, que l'índex de dissimilitud elemental fa una bona feina estimant diversitat elemental a partir de la combinació equilibrada dels dos components, a i b . Ara cal, doncs, posar-lo en pràctica en treballs que investiguin com la diversitat elemental afecta el funcionament dels ecosistemes.

TAULA 2
Pes dels diferents components en la diversitat elemental

k	Condicions	Component a		Component b		R^2	a %	b %
		CV_e	PV_e	S	H			
0,5	A1.1; A2.1; A3.1	0,45		0,38		0,83	54 %	46 %
0,5	A1.1; A2.1; A3.1		0,36	0,48		0,84	43 %	57 %
1	A1.1; A2.1; A3.1	0,53		0,27		0,79	67 %	34 %
1	A1.1; A2.1; A3.1		0,44	0,36		0,80	55 %	45 %
2	A1.1; A2.1; A3.1	0,64		0,05		0,69	93 %	7 %
2	A1.1; A2.1; A3.1		0,62	0,08		0,70	89 %	11 %
0,5	A1.1; A2.1; A3.2	0,24		0,69		0,93	26 %	74 %
0,5	A1.1; A2.1; A3.2		0,13	0,80		0,93	14 %	86 %
1	A1.1; A2.1; A3.2	0,31		0,59		0,90	34 %	66 %
1	A1.1; A2.1; A3.2		0,19	0,70		0,89	21 %	79 %
2	A1.1; A2.1; A3.2	0,54		0,16		0,71	76 %	23 %
2	A1.1; A2.1; A3.2		0,46	0,23		0,69	67 %	33 %
0,5	A1.2; A2.1; A3.1	0,45			0,39	0,84	54 %	46 %
0,5	A1.2; A2.1; A3.1		0,35		0,49	0,84	42 %	58 %
1	A1.2; A2.1; A3.1	0,50			0,30	0,79	63 %	38 %
1	A1.2; A2.1; A3.1		0,42		0,39	0,81	52 %	48 %
2	A1.2; A2.1; A3.1	0,48			0,13	0,61	79 %	21 %

TAULA 2
Pes dels diferents components en la diversitat elemental (Continuació)

<i>k</i>	<i>Condicions</i>	<i>Component a</i>		<i>Component b</i>		<i>R</i> ²	<i>a</i> %	<i>b</i> %
		<i>CV_e</i>	<i>PV_e</i>	<i>S</i>	<i>H</i>			
2	A1.2; A2.1; A3.1		0,47		0,17	0,65	72 %	26 %
0,5	A1.2; A2.1; A3.2	0,25			0,68	0,93	27 %	73 %
0,5	A1.2; A2.1; A3.2		0,13		0,79	0,92	14 %	86 %
1	A1.2; A2.1; A3.2	0,30			0,58	0,88	34 %	66 %
1	A1.2; A2.1; A3.2		0,20		0,68	0,88	23 %	77 %
2	A1.2; A2.1; A3.2	0,30			0,23	0,52	58 %	44 %
2	A1.2; A2.1; A3.2		0,27		0,28	0,55	49 %	51 %

Variància explicada pels components *a* (diferència elementomica entre espècies) i *b* (riquesa o diversitat d'espècies) de l'índex de dissimilitud elemental fent servir diferents exponents *k* (0,5, 1 i 2, equació 4) per estimar riquesa (colors blaus) o diversitat (colors verds) elementals. Els canvis de tonalitat indiquen grups amb les mateixes alternatives. Totes les relacions són positives. Les columnes *a* % i *b* % resumeixen el percentatge de variància explicada de cada component respecte al total del model (*R*²). Les condicions indiquen quines alternatives s'han seguit per estimar els índexs: A1.1: riquesa; A1.2: abundàncies relatives; A2.1: tots els elements en les mateixes unitats de massa; A2.2: concentracions estandarditzades per element (mitjana = 0, *s* = 1), no incloses en aquesta anàlisi; A3.1: distàncies euclidianes; A3.2: distàncies de Mahalanobis. L'anàlisi s'ha dut a terme seguint la metodologia de la taula 1.

Abreviacions: coeficient de variació elemental (*CV_e*), variabilitat elemental proporcional (*PV_e*), riquesa d'espècies (*S*) i diversitat de Shannon (*H*).

FONT: Elaboració pròpia.

2.3. A la recerca del conjunt òptim d'elements

Quina mètrica cal fer servir per estimar la diversitat elemental no és l'únic escull que hem de salvar per tenir-ne una bona representació i que ens permeti entendre com funcionen els ecosistemes. L'altre escull important és saber quins elements fer servir i quins no. Com ja hem comentat en l'apartat 1.3, el camp de l'ecologia estequiomètrica ha estat dominat, durant molts anys, per l'anàlisi de la relació entre els elements C, N i P. Més recentment, hi ha hagut una preocupació creixent pel paper d'altres elements, reconegudament importants per dur a terme funcions clau en els organismes, com ara el K, el Ca, el Na, el B, el S, el Zn o el Fe (Sardans i Peñuelas, 2015; Fernández-Martínez *et al.*, 2017; Welti i Kaspari, 2021; Hofmann *et al.*, 2021; Fernández-Martínez *et al.*, 2021b; Furey i Tilman, 2023). Malgrat això, cal tenir molt present que depenent del sistema o funció de l'organisme o l'ecosistema, uns elements seran més importants que d'altres. Així doncs,

a hores d'ara, tenim generalment dues aproximacions per estudiar quins i quants elements seran rellevants per estudiar el funcionament dels ecosistemes.

La primera aproximació es basa en l'estudi de l'efecte de les variacions en les concentracions elementals en els trets funcionals dels organismes o en els dels seus ecosistemes, de forma similar a com ho hem fet a l'apartat 1.3. Per establir aquesta relació es poden ajustar models estadístics en què la variable resposta és el funcionament de l'organisme o l'ecosistema, i els predictors són les concentracions elementals. A partir d'aquest model *saturat* (incloent tots els elements disponibles) es pot procedir a ajustar tots els possibles models inclosos dins d'aquest model saturat, incloent-hi totes les combinacions d'elements en nombre i identitat. Si ordenem aquests models de millor a pitjor ajust a les dades, per exemple, seguint el criteri d'informació d'Akaike (AIC), obtindrem quins són els elements més rellevants i quants elements necessitem per aconseguir la millor relació entre la funcionalitat dels organismes o dels ecosistemes i les concentracions elementals. Aquestes anàlisis es poden dur a terme amb el paquet MuMIn (Barton, 2018) del programari lliure R (R Core Team, 2020). També es pot optar per calcular el model mitjà (Grueber *et al.*, 2011), és a dir, un model que fa mitjana dels millors models trobats ponderats per la bondat d'ajust d'aquests models individuals. Segons la teoria estadística, aquest model mitjà hauria de predir la variable resposta millor que qualsevol dels models amb què s'ha fet, de manera que la seva interpretació també hauria d'aportar informació sobre quants i quins elements són més rellevants per explicar el funcionament dels organismes i dels seus ecosistemes. Aquesta és l'aproximació que hem estat fent servir recentment en treballs del nostre grup, com, per exemple, els dels doctors Diniz, Grau-Andrés i col·laboradors, per estudiar, respectivament, la producció de boscos catalans i la fotosíntesi de briòfits fontinals (Diniz *et al.*, 2025; Grau-Andrés *et al.*, en revisió).

L'altra aproximació que es pot fer servir és a partir de l'efecte de la diversitat elemental en el funcionament dels ecosistemes. Si no tenim informació sobre quins elements triar per calcular la diversitat elemental, *a priori*, agafaríem tots els que fos possible aconseguir. Aleshores, hauríem de calcular la diversitat elemental fent servir totes les combinacions possibles entre nombre i identitat d'elements. D'aquesta manera, s'aconsegueix una quantitat ingent de diversitats elementals, partint d'aquelles calculades a partir de només un element, i acabant amb aquella que els conté tots en el seu càlcul. A partir d'aquí, hauríem d'ajustar els models per veure quina combinació d'elements dona la millor relació entre diversitat elemental i funcionament de l'ecosistema. El mètode, però, té un punt feble, i és que testar tantes variables de diversitat elemental diferents contra la mateixa variable resposta implica que els errors de tipus alfa (tipus I) augmentin. Això requeriria fer servir mètodes per controlar aquesta inflació en els errors de tipus alfa, com ara el mètode de Bonferroni. El problema d'aquests mètodes és que, com que són

molt conservadors i hi poden haver milers de combinacions d'elements, també es podrien emascarar resultats positius. És per això que potser fora bo centrar-se en les similituds (en termes d'identitat i quantitat d'elements) de les diversitats elementals que presenten relacions fortes amb el funcionament dels ecosistemes en termes dels efectes estimats pels models estadístics (per exemple, els coeficients estandarditzats), més que no pas la significació estadística (p -valors). Aquesta aproximació ens hauria d'ajudar a discernir més clarament si els resultats són robustos o no.

3. UNA BREU CONCLUSIÓ

Encara és molt d'hora per saber si els elementomes i la diversitat elemental expliquen el funcionament dels organismes i els seus ecosistemes millor que els trets funcionals. En aquest llibre es proporcionen els fonaments per entendre per què val la pena continuar expandint el camp de l'ecologia elemental i com ens pot obrir la porta a entendre millor com funcionen i s'estructuren els ecosistemes a partir dels components de la seva matèria. D'aquestes línies crec que es desprèn, doncs, que el camp de l'ecologia elemental té molt de camí per recórrer, i els mètodes emprats fins ara, segurament, molt a millorar. El nostre grup de recerca està centrat en recopilar dades per poder dur a terme totes aquestes proves aquí esmentades i esperem poder proporcionar els primers resultats (ja siguin en una direcció o en una altra) durant els propers anys. Em consta que altres grups de recerca d'aquí i d'arreu també hi estan abocant esforços, de manera que soc optimista pel que fa als futurs descobriments que tindran lloc en aquest camp.

Als qui heu arribat llegint fins aquí, gràcies per fer-ho, i només desitjo que, tant si coneixíeu aquest camp de l'ecologia com si no, aquest llibre us hagi despertat preguntes noves i l'interès en una àrea d'estudi relativament poc popular.

DADES, CODI I REPRODUCCIÓ DE RESULTATS

Les dades i el codi de R per reproduir els resultats i gràfics presentats aquí es poden trobar públicament a: M. FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ (2024), «Diversitat elemental: cap a una ecologia basada en els elements = Elemental diversity: Towards an element-based ecology», a *Figshare* (en línia), <<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.27186990>>.

REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. (2005). «What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂». *New Phytologist*, vol. 165, núm. 2, p. 351-372.
- AMMER, C. (2019). «Diversity and forest productivity in a changing climate». *New Phytologist*, vol. 221, núm. 1, p. 50-66.
- ANDERS, E.; GREVESSE, N. (1989). «Abundances of the elements: Meteoritic and solar». *Geochimica et Cosmochimica Acta*, vol. 53, núm. 1, p. 197-214.
- BARTON, K. (2018). *MuMIn: Multi-model inference R package* (versió 1.40.4). [Programari]
- BUNTE, C. [et al.] (2015). «Proposed solution for random characteristics of aluminium alloy wire rods due to the natural aging». *Procedia Materials Science*, vol. 9, p. 97-104.
- CADOTTE, M. W. [et al.] (2012). «Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability». *Ecology*, vol. 93, núm. 8, S223-S233.
- CARDINALE, B. J. [et al.] (2012). «Biodiversity loss and its impact on humanity». *Nature*, vol. 489, p. 326. [Corrigendum]
- CHAPIN, F. S. [et al.] (2000). «Consequences of changing biodiversity». *Nature*, vol. 405, p. 234-242.
- CIAIS, P. [et al.] (2013). «Carbon and other biogeochemical cycles». A: STOCKER, T. F.; QIN, D. (ed.). *The physical science basis. Working group. Contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Intergovernmental Panel on Climate Change: Cambridge University Press, p. 465-570.
- CRAVEN, D. [et al.] (2018). «Multiple facets of biodiversity drive the diversity-stability relationship». *Nature Ecology and Evolution*, vol. 2, p. 1579-1587.
- DÍAZ, S. [et al.] (2016). «The global spectrum of plant form and function». *Nature*, vol. 529, p. 167-171.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. (2001). «Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 16, núm. 11, p. 646-655.
- DINIZ, É. S. [et al.] (2025). «Optimal set of leaf and aboveground tree elements for predicting forest functioning». *Biogeosciences*, vol. 22, núm. 8, p. 2115-2132.
- ENT, A. van der [et al.] (2013). «Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: Facts and fiction». *Plant and Soil*, vol. 362, p. 319-334.
- FERNÁNDEZ HONAINÉ, M. [et al.] (2021). «How are systematics and biological and ecological features related to silica content in plants? A study of species from southern South America». *International Journal of Plant Sciences*, vol. 182, núm. 3, p. 210-219.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M. (2022). «From atoms to ecosystems: Elementome diversity meets ecosystem functioning». *New Phytologist*, vol. 234, núm. 1, p. 35-42.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M. [et al.] (2017). «The role of nutrients, productivity and climate in determining tree fruit production in European forests». *New Phytologist*, vol. 213, núm. 2, p. 669-679.
- (2018). «The consecutive disparity index, *D*: A measure of temporal variability in ecological studies». *Ecosphere*, vol. 9, núm. 12, e02527.
- (2019). «Nutrient scarcity as a selective pressure for mast seeding». *Nature Plants*, vol. 5, p. 1222-1228.

- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M. [et al.] (2020). «The role of climate, foliar stoichiometry and plant diversity on ecosystem carbon balance». *Global Change Biology*, vol. 26, núm. 12, p. 7067-7078.
- (2021a). «Bryophyte C:N:P stoichiometry, biogeochemical niches and elementome plasticity driven by environment and coexistence». *Ecology Letters*, vol. 24, núm. 7, p. 1375-1386.
- (2021b). «Do bryophyte elemental concentrations explain their morphological traits?». *Plants*, vol. 10, núm. 8, art. 1581.
- FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M.; PEÑUELAS, J. (2021). «Measuring temporal patterns in ecology: The case of mast seeding». *Ecology and Evolution*, vol. 11, núm. 7, p. 2990-2996.
- FLYNN, D. F. B. [et al.] (2011). «Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity - ecosystem-function relationships». *Ecology*, vol. 92, núm. 8, p. 1573-1581.
- FUREY, G. N.; TILMAN, D. (2023). «Plant chemical traits define functional and phylogenetic axes of plant biodiversity». *Ecology Letters*, vol. 26, núm. 8, p. 1394-1406.
- GESSNER, M. O. [et al.] (2010). «Diversity meets decomposition». *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 25, núm. 6, p. 372-380.
- GRAU-ANDRÉS, R. [et al.] (en revisió). «High-dimensional elementomes outperform CNP models in explaining photosynthetic traits».
- GRÖMPING, U. (2006). «Relative importance for linear regression in R: The package relaimpo». *Journal of Statistical Software*, vol. 17, núm. 1, p. 1-27.
- GROSS, N. [et al.] (2017). «Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality». *Nature Ecology and Evolution*, vol. 1, núm. 5, p. 1-9.
- (2024). «Unforeseen plant phenotypic diversity in a dry and grazed world». *Nature*, vol. 632, núm. 8026, p. 808-814.
- GRUEBER, C. E. [et al.] (2011). «Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions». *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 24, núm. 4, p. 699-711.
- HATTON, I. A. [et al.] (2024). «Diversity begets stability: Sublinear growth and competitive coexistence across ecosystems». *Science*, vol. 383, núm. 6688, eadg8488.
- HAYNES, W. M. (ed.) (2014). *CRC handbook of chemistry and physics*. Boca Raton: CRC Press.
- HEATH, J. P. (2006). «Quantifying temporal variability in population abundances». *Oikos*, vol. 115, p. 573-581.
- HEATH, J. P.; BOROWSKI, P. (2013). «Quantifying proportional variability». *PLoS One*, vol. 8, núm. 12, p. 8-11.
- HESSEN, D. O. [et al.] (2013). «Ecological stoichiometry: An elementary approach using basic principles». *Limnology and Oceanography*, vol. 58, núm. 6, p. 2219-2236.
- HOFMANN, P. [et al.] (2021). «Beyond nitrogen: phosphorus - estimating the minimum niche dimensionality for resource competition between phytoplankton». *Ecology Letters*, vol. 24, núm. 4, p. 761-771.
- HOOPER, D. U. [et al.] (2012). «A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change». *Nature*, vol. 486, p. 105-108.
- ISELL, F. [et al.] (2015). «Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes». *Nature*, vol. 526, p. 574-577.
- KASPARI, M. (2021). «The invisible hand of the periodic table: How micronutrients shape ecology». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 52, p. 199-219.

- LOREAU, M.; MAZANCOURT, C. de (2013). «Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms». *Ecology Letters*, vol. 16, p. 106-115.
- MAY, G. M.; PRITTS, M. P. (1993). «Phosphorus, zinc, and boron influence yield components in Earliglow strawberry». *Journal of the American Society for Horticultural Science*, vol. 118, p. 43-49.
- MIGLIAVACCA, M. [et al.] (2021). «The three major axes of terrestrial ecosystem function». *Nature*, vol. 598, p. 468-472.
- MOUSAVI, S. R. (2011). «Zinc in crop production and interaction with phosphorus». *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, vol. 5, núm. 9, p. 1503-1509.
- PEÑUELAS, J. [et al.] (2019). «The bioelements, the elementome, and the biogeochemical niche». *Ecology*, vol. 100, núm. 5, e02652.
- (2020). «Increasing atmospheric CO₂ concentrations correlate with declining nutritional status of European forests». *Communications Biology*, vol. 3, art. 125.
- PÉRSSON, J. [et al.] (2010). «To be or not to be what you eat: Regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs». *Oikos*, vol. 119, núm. 5, p. 741-751.
- R CORE TEAM (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. [Programari lliure]
- SARDANS, J. [et al.] (2016). «Foliar and soil concentrations and stoichiometry of nitrogen and phosphorous across European *Pinus sylvestris* forests: Relationships with climate, N deposition and tree growth». *Functional Ecology*, vol. 30, núm. 5, p. 676-689.
- (2021). «Empirical support for the biogeochemical niche hypothesis in forest trees». *Nature Ecology and Evolution*, vol. 5, p. 184-194.
- SARDANS, J.; PEÑUELAS, J. (2015). «Potassium: A neglected nutrient in global change». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 24, núm. 3, p. 261-275.
- SCHLEUTER, D. [et al.] (2010). «A user's guide to functional diversity indices». *Ecological Monographs*, vol. 80, núm. 3, p. 469-484.
- STERNER, R. W.; ELSER, J. J. (2002). *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.
- TILMAN, D.; DOWNING, J. A. (1994). «Biodiversity and stability in grasslands». *Nature*, vol. 367, p. 363-365.
- TRUMPF, C. [et al.] (2013). «Mild iodine deficiency in pregnancy in Europe and its consequences for cognitive and psychomotor development of children: A review». *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, vol. 27, núm. 3, p. 174-183.
- VALLICROSA, H. [et al.] (2021a). «Short-term N-fertilization differently affects the leaf and leaf litter chemistry of the dominant species in a Mediterranean forest under drought conditions». *Forests*, vol. 12, núm. 5, art. 605.
- (2021b). «Global maps and factors driving forest foliar elemental composition: The importance of evolutionary history». *New Phytologist*, vol. 233, núm. 1, p. 169-181.
- VALLINA, S. M. [et al.] (2017). «Phytoplankton functional diversity increases ecosystem productivity and stability». *Ecological Modelling*, vol. 361, p. 184-196.
- VILLÉGER, S. [et al.] (2008). «New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology». *Ecology*, vol. 89, núm. 8, p. 2290-2301.
- VIOLLE, C. [et al.] (2007). «Let the concept of trait be functional!». *Oikos*, vol. 116, núm. 5, p. 882-892.
- WATANABE, T. [et al.] (2007). «Evolutionary control of leaf element composition in plants». *New Phytologist*, vol. 174, núm. 3, p. 516-523.

- WELTI, E. A. R.; KASPARI, M. (2021). «Sodium addition increases leaf herbivory and fungal damage across four grasslands». *Functional Ecology*, vol. 35, núm. 6, p. 1212-1221.
- WRIGHT, I. J. [et al.] (2004). «The worldwide leaf economics spectrum». *Nature*, vol. 428, p. 821-827.
- XIE, R. [et al.] (2021). «Spatial imaging reveals the pathways of Zn transport and accumulation during reproductive growth stage in almond plants». *Plant, Cell & Environment*, vol. 44, núm. 6, p. 1858-1868.
- YAN, P. [et al.] (2023a). «Beyond carbon, nitrogen and phosphorus: Exploring the relationship between elemental diversity and ecosystem functioning». *Authorea*. [Edició preliminar]
- (2023b). «Functional diversity and soil nutrients regulate the interannual variability in gross primary productivity». *Journal of Ecology*, vol. 111, núm. 5, p. 1094-1106.
- (2023c). «The essential role of biodiversity in the key axes of ecosystem function». *Global Change Biology*, vol. 29, núm. 16, p. 4569-4585.
- YÁÑEZ-SERRANO, A. M. [et al.] (2024). «Drivers of biogenic volatile organic compound emissions in hygrophytic bryophytes». *Science of the Total Environment*, vol. 946, art. 174293.

PREMIS DE LA SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

Títols publicats

- 1 Clara RUIZ-GONZÁLEZ, *Metacomunitats microbianes: la dispersió i la connectivitat com a factors determinants de la diversitat i la funció dels microorganismes aquàtics* = *Microbial metacommunities: Dispersal and connectivity as key drivers of the diversity and function of aquatic microorganisms* (2020)
- 2 Marc GÜELL, *Noves funcions biològiques sintètiques i implicacions per al present i el futur de la societat* (2021)
- 3 Marc GÜELL, *New Synthetic Biological Functions and their Implications for the Present and Future of Society* (2021)
- 4 Arnau SEBÉ-PEDRÓS, *Diversitat, evolució i regulació dels tipus de cel·lulars animals* = *Animal cell type diversity, evolution and regulation* (2023)
- 5 Cristina SOLÉ, *Els miARN en el lupus eritematós cutani: rol en la patogènesi i aplicabilitat clínica* (2024) = *MicroRNAs in cutaneous lupus erythematosus: Role in pathogenesis and clinical applicability* (2025)
- 6 Marcos FERNÁNDEZ, *Diversitat elemental: cap a una ecologia basada en els elements* (2025) = *Elemental diversity: Towards an element-based ecology* (2025)

