

Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas

Montserrat Vilà

Universitat Autònoma de Barcelona. Centre de Recerca Ecològica i d'Aplicacions Forestals. 08193 Bellaterra (Barcelona). Spain

Manuscrito recibido en mayo de 1997

Resumen

En los últimos siglos, las actividades humanas han causado extinciones e introducciones de especies cuyas consecuencias ecológicas son difíciles de valorar. En este ensayo se muestran algunos ejemplos de las implicaciones que este fenómeno ha tenido en los procesos de los ecosistemas. También se discuten estudios referentes al efecto de la riqueza de las especies. El impacto de la extinción e introducción de especies depende de su similitud con las otras especies de la comunidad. Los efectos serán mayores cuando las especies influyan en la disponibilidad y consumo de recursos y en el régimen de perturbación. Un mayor número de especies aumenta la eficiencia en el uso de recursos y además ofrece seguridad frente a cambios ambientales.

Palabras clave: diversidad de especies, especies exóticas, estabilidad del ecosistema, extinción de especies.

Abstract. *Species diversity and ecosystem function*

During the last centuries, human activities have caused extinctions and introductions of species which ecological impacts are difficult to value. In this essay some examples of the effect of this phenomenon on ecosystem processes are shown. Some studies with regard to the effect of species richness are also discussed. The impact of species extinctions and introductions depends on the similarity of these species with the others from the community. Effects will be greater when species influence resource availability and use, and disturbance regime. Species richness enhances resource use efficiency and offers insurance to environmental changes.

Key words: ecosystem stability, exotic species, species extinction, species diversity.

Introducción

Siempre ha existido una gran fascinación entre los naturalistas y los biólogos sobre la diversidad de especies en los sistemas naturales y posiblemente ésta fue una de las razones de porque nos aventuramos a estudiar ecología. En todos los libros de texto de ecología encontramos capítulos dedicados al efecto de la función y de los procesos del ecosistema en la distribución y abundancia de especies. No obstante, qué podemos responder si nos hacemos la pregunta al revés: ¿Cuál es el efec-

to de una especie en los procesos de los ecosistemas? ¿Cuáles son las consecuencias funcionales de la diversidad de especies?

Estas preguntas han sido históricamente menos tratadas dado que los sistemas ecológicos se han estudiado desde dos perspectivas distintas: desde el punto de vista de la ecología de poblaciones y comunidades o desde el punto de vista de los ecosistemas. Por ejemplo, existe una extensa bibliografía acerca de la diversidad biológica en la cuenca mediterránea pero no está conectada con su papel en el funcionamiento de los ecosistemas (Blondel y Aronson, 1995). Hasta la fecha no podemos generalizar si ecosistemas con climas y estructura de la vegetación parecidos tienen similitudes funcionales. No obstante, en los últimos 5 años se ha realizado un esfuerzo importante en conectar ambas disciplinas con resultados bastante alentadores (Jones y Lawton, 1995; Schulze y Mooney, 1993; Davis y Richarson, 1995). Lawton (1994) nos alerta de que la integración entre diversidad y función puede ser muy fructífera pero heterogénea, puesto que dependerá de las especies, los procesos y las escalas de estudio.

Evidentemente, sin especies no existirían ecosistemas o si elimináramos todas las especies de un nivel trófico los procesos del ecosistema se verían deteriorados (Lawton, 1994); pero esta afirmación nos lleva al absurdo y no contribuye al progreso en ecología. Resulta trivial reconocer que las especies forman parte de los procesos de los ecosistemas en cuanto que transforman la energía e inmovilizan grandes cantidades de materia. También se ha visto que existen casos en que los efectos de las especies en los procesos de los ecosistemas pueden ser de mayor magnitud que los procesos climáticos o físicos. Por ejemplo, la calidad de la hojarasca es más importante que los efectos abióticos para controlar la descomposición (Hobbie, 1992). En los sistemas marinos, también se ha constatado que muchos procesos del ecosistema, tales como la exportación de materia orgánica al bentos y la regeneración de nutrientes, están controlados por las especies del sistema y no por factores abióticos (Chandler et al., 1997).

En cuanto al efecto de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas aún existe poca información sobre si la diversidad biológica puede reducirse sin tener implicaciones funcionales. Las actividades agrícolas y forestales parecen indicar que los sistemas pobres en especies son poco estables, pero las consecuencias globales de la diversidad de especies en sistemas naturales es aún poco conocida.

Este tema también tiene un indudable interés conservacionista, puesto que plantea cuáles pueden ser las implicaciones tanto de eliminar como de introducir una especie en un ecosistema. Las actividades humanas son las responsables de una de las extinciones de especies más rápidas de los últimos miles de años (Wilson, 1992). Esta extinción masiva ha sido provocada por cambios en el uso del suelo, la destrucción de hábitats, cambios en los ciclos biogeoquímicos e invasiones biológicas. El hombre ha promovido cambios en el tipo y en la distribución de las especies mediante la introducción de especies exóticas. En un estadio inicial, estas introducciones pueden aumentar la diversidad de especies de una área, pero en muchos casos cambian las características tanto físicas como biológicas desplazando a las especies nativas.

Por tanto, preguntarnos si podemos predecir procesos de los ecosistemas según las características de las especies o si el cambio del número de especies en un ecosistema implica alteraciones de los procesos del ecosistema, resulta de gran relevancia, tanto para integrar conocimientos de ecología de poblaciones y de ecosistemas, como para fundar bases ecológicas para la conservación de los sistemas naturales. Desde el punto de vista de la conservación las preguntas que interesa responder son: ¿Podemos predecir procesos del ecosistema según las características de las especies? ¿Podemos predecir cuando el cambio (extinción o introducción) de una especie en la comunidad conlleva cambios importantes en el funcionamiento del ecosistema?

En este artículo, se describen casos de estudio acerca de los efectos de la diversidad de especies en los procesos de los ecosistemas. Se introducirán los conceptos de grupo funcional y redundancia de especies. También se discutirá la relación entre diversidad de especies y el mantenimiento de los procesos del ecosistema. Finalmente, antes de pasar a las conclusiones, se mencionarán algunas implicaciones para la conservación.

Grupos funcionales y redundancia de especies

En este ensayo se define por función la capacidad del ecosistema de llevar a cabo los procesos básicos de transferencia de energía, nutrientes, agua y CO₂ (Hobbs et al., 1995). Las funciones se desglosan en procesos secundarios del ecosistema: producción primaria, producción secundaria, descomposición, ciclo de nutrientes, hidrología, desarrollo y fertilidad del suelo y perturbación.

Para poder predecir cuáles son los efectos de la diversidad de las especies en el funcionamiento de los ecosistemas y para poder establecer comparaciones entre ecosistemas es necesario agrupar las especies en un término menos amplio que el de productores o consumidores pero más amplio que el de especie, basados en características taxonómicas, morfológicas, fisiológicas y sus atributos fenológicos, sobre todo en aquellos atributos relacionados con el tamaño de la planta y el uso de recursos. Este objetivo puede conseguirse clasificando a las especies en grupos funcionales (Walker, 1992).

Un grupo funcional sería un grupo de especies que juegan el mismo papel en mantener y regular los procesos del ecosistema. Las características utilizadas para clasificar las especies en grupos funcionales dependerán del tipo de ecosistema y del objetivo de estudio (Walker, 1995). Por ejemplo, para clasificar las especies de un ecosistema semiárido en grupos funcionales, las características en que nos fijaremos podrían ser la profundidad de las raíces, la resistencia a la sequía, la eficiencia en el uso del agua y la dormición de las semillas.

Las especies que componen un grupo funcional pueden tener un efecto similar en un proceso pero no en otro. Además, una especie puede pertenecer a diferentes grupos funcionales según el proceso al que se haga referencia. Aún está por dilucidar si es posible clasificar especies en grupos funcionales que incorporen varios aspectos del funcionamiento global de los ecosistemas (Smith et al., 1994). En algunos casos puede ser sencillo, por ejemplo en los ecosistemas terrestres de

la cuenca mediterránea las especies fijadoras de nitrógeno constituyen un grupo funcional importante en la circulación de nutrientes sobre todo en los estadios iniciales de la sucesión (Blondel y Aronson, 1995).

¿Quiere esto decir que en un ecosistema, el efecto de ciertas especies es superfluo? Esta pregunta nos lleva a formular el concepto de redundancia. La redundancia hace referencia a la posibilidad de que ciertas especies tengan un efecto similar en el funcionamiento del ecosistema. Según esta definición, la eliminación de ciertas especies en el ecosistema no acarrea cambios significativos (Walker, 1992). Hay que matizar que una especie en concreto puede no influir en un proceso determinado pero en otro sí. Además, una especie redundante en una comunidad puede que no lo sea en otra. Más aún, la clasificación en redundante o no depende de la escala temporal (Gitay et al., 1996).

Procesos del ecosistema afectados por características cualitativas de las especies

El impacto de la pérdida o adición de una especie en el funcionamiento de un ecosistema depende tanto de las características de la especie como de su similitud con las demás especies de la comunidad (Chapin et al., 1995 a). Las características cuantitativas son aquellas cuya magnitud se distribuye de forma continua entre las especies que componen la comunidad. Tal es el caso del tamaño, la tasa de crecimiento o la longevidad, características que influyen en gran medida en el consumo de recursos. En cambio, las características cualitativas hacen referencia a aquellas que se distribuyen de manera discontinua o muy sesgada entre las especies de la comunidad. Es decir, aquellas cuya magnitud es muy pequeña o muy grande en pocas especies de la comunidad; por ejemplo la inflamabilidad o la profundidad de las raíces. Dentro de las características cualitativas que pueden influir en los procesos de los ecosistemas las principales son las que controlan el flujo de energía, la disponibilidad y reciclaje de nutrientes y que modifiquen el régimen de perturbación.

Flujo de energía

Las evidencias en los cambios del flujo de energía se aprecian cuando se afecta una especie clave del ecosistema. Clásicamente, las especies clave se describieron como aquellas especies que ocupan la punta de la pirámide trófica y ejercen un control sobre las especies que consumen, las cuales dominarían el ecosistema si no fueran depredadas (Paine, 1969). Un ejemplo clásico lo constituye el descrito por Estes y Palmisano (1974). En las islas Aleutianas, la caza de las nutrias marinas (*Enhydra lutris*) conllevó cambios importantes en la estructura de la comunidad puesto que estas nutrias se alimentan mayoritariamente de erizos de mar (*Strongylocentrotus* sp.) que son importantes herbívoros. El aumento de las poblaciones de erizos de mar a consecuencia de la eliminación de nutrias disminuyó la producción primaria de algas pardas y rojas. Se ha comprobado que la reintroducción de nutrias favorece la recuperación de los lechos de algas (Estes y Duggins, 1995).

Las especies clave son aquellas especies que no siendo dominantes, tienen un impacto cuantificable importante en los procesos del ecosistema. En la práctica, las especies clave también pueden ocupar otros niveles tróficos además de consumidores, tales como el de parásito, herbívoro, detritívoro e incluso productor primario (Power et al., 1996). Por ejemplo, en los manglares los cangrejos tienen un efecto clave en la descomposición de la hojarasca (Robertson y Daniel, 1989). La tasa de reciclaje de nutrientes podría ser 75% mayor que si los responsables fueran microorganismos (Camillen, 1992). En los ecosistemas mediterráneos las lombrices de tierra pueden considerarse especies clave por su importancia en la estructuración del suelo (Blondel y Aronson, 1995).

El estatus de especie clave puede verse modificado según las circunstancias ecológicas. Tal es el caso de las hierbas anuales que colonizan las áreas quemadas después de un incendio. En los estadios iniciales este grupo funcional sería dominante, pero a la larga su función sería clave en determinar los espacios donde las otras especies perennes pueden establecerse (Power et al., 1996). En estadios maduros, estas especies desaparecen de la comunidad y son substituidas por otras especies. La presencia de especies clave son más evidentes en ecosistemas acuáticos que en ecosistemas terrestres puesto que los ecosistemas acuáticos son en general más simples y tienen una diversidad de especies menor (Strong, 1992).

Circulación de nutrientes

Algunas especies pueden producir cambios en el flujo de nutrientes por lo que respecta a la disponibilidad, entradas, reciclaje y pérdida de nutrientes en el ecosistema.

Donde se encuentran más ejemplos del efecto de la introducción de especies en la circulación de nutrientes es en los ecosistemas terrestres. Quizás uno de los ejemplos más conocido sea el incremento de la disponibilidad de N en suelos jóvenes, volcánicos producido por la invasión de la *Myrica faya* (Myricaceae) en Hawai. Los suelos volcánicos invadidos por *M. faya* contienen 4 veces más N disponible que los no invadidos (Vitousek et al., 1987). Estos suelos tienen también altas tasas de mineralización de N, lo cual afecta positivamente en el crecimiento de plántulas de especies nativas (Vitousek, 1990).

La profundidad de las raíces también afecta la disponibilidad y el uso de recursos en el ecosistema. Por ejemplo, *Tamarix ramosissima* (Tamaricaceae) ha invadido extensas áreas de los desiertos del suroeste de EUA. Esta especie tiene la capacidad de utilizar el agua del suelo cuando no está saturado. Es por tanto un freatófito facultativo, con lo cual puede desecar localidades inundadas de zonas áridas (Cleverly et al., 1997). Este impacto, junto con su superioridad competitiva con las especies arbóreas nativas ha contribuido a dominar comunidades desérticas en estadios sucesionales tardíos (Busch y Smith, 1995).

El transporte animal es una de las causas de flujos laterales de nutrientes entre ecosistemas. Por ejemplo, los salmones se alimentan en los océanos y emigran a los ríos oligotróficos donde se reproducen y mueren. La descomposición de los peces incrementa significativamente las entradas de nutrientes en estos ríos.

El reciclaje de los recursos en el suelo depende de la interacción entre la calidad de la hojarasca y la actividad de los descomponedores y detritívoros. Existen diferencias interespecíficas en la calidad de los tejidos (C/N y lignina/N) que afectan tanto a la descomposición como a la herbivoría (Hobbie, 1992). Una elevada relación C/N implica que la cantidad de metabolitos secundarios con base de C (terpenos, polifenoles) en los tejidos vegetales es alta. Si las relaciones C/N y lignina/N son altas, los tejidos resultan menos palatables a los herbívoros y las tasas de mineralización son bajas. En las comunidades terrestres de la cuenca mediterránea el hombre ha provocado directa o indirectamente cambios importantes en la estructura de las comunidades vegetales que han tenido importantes consecuencias a nivel de funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, la substitución de comunidades leñosas por comunidades dominadas por gramíneas puede que haya disminuido las tasas de descomposición y la fertilidad de suelo ocasionando a su vez un enlentecimiento de la circulación de nutrientes.

El efecto de las especies en las tasas de descomposición no se limita a la relación C/N y lignina/N. Algunas especies salinizan el suelo y aumentan la presión osmótica de la solución del suelo impidiendo la germinación de otras especies. Un buen ejemplo de este caso sería la introducción de *Mesembriantemum cristalinum* (Aizoaceae), de origen surafricano, en la costa californiana (Vivrette y Muller, 1977).

Régimen de perturbación

Algunas especies vegetales alteran el régimen de fuego porque son muy inflamables y tienen una gran capacidad de regeneración vegetativa. La frecuencia e intensidad del fuego de muchos ecosistemas del continente americano se ha visto incrementada por la introducción de gramíneas de origen africano que han invadido ecosistemas forestales (D'Antonio y Vitousek, 1992). En los ecosistemas mediterráneos, la presencia de gramíneas que forman macollas y tienen una elevada proporción de necromasa en pie incrementan la inflamabilidad de la comunidad vegetal. Tal sería el caso del efecto de *Ampelodesmos mauritanica* (Poaceae) en matorrales mediterráneos.

En contrapartida, la introducción de ciertas especies puede disminuir la perturbación y modificar la topografía por su capacidad de estabilizar suelos, retener los recursos edáficos y reducir la erosión. Un buen ejemplo es la invasión de las plantas suculentas de origen surafricano *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) en arenales de ecosistemas mediterráneos.

Los animales también pueden perturbar el suelo ocasionando cambios significativos en la productividad primaria del ecosistema. Por ejemplo, los jabalís (*Sus scrofa*) fueron introducidos en las islas del Pacífico después de la colonización europea. Se ha demostrado que mediante su actividad de desenterrar raíces que luego consumen, alteran las tasas de descomposición de los ecosistemas y aumentan las pérdidas de nutrientes de cuencas enteras (Vitousek, 1986). Otro buen ejemplo del efecto de los consumidores en las propiedades del suelo es el efecto del ganado en las praderas semiáridas de los Estados Unidos (Schelesinger et al.,

1990). En estos ecosistemas el ramoneo ha ocasionado una gran heterogeneidad de la fertilidad del suelo a escala regional.

Procesos del ecosistema afectados por características cuantitativas de las especies

La tasa de crecimiento relativo, el tamaño y la estacionalidad o longevidad de las plantas son buenos predictores de los efectos cuantitativos de las especies en los procesos del ecosistema. Estos efectos son evidentes en cuanto a la obtención, uso y pérdida de recursos se refiere.

La tasa de crecimiento relativo determina la cantidad de recurso adquirido por unidad de tiempo, y el tamaño, la capacidad de obtener el recurso en cuestión. Las plantas de mayor tasa de crecimiento relativo y mayor tamaño adquieren más recursos (luz, agua y nutrientes del suelo) en los tejidos por unidad de tiempo. La introducción de grupos funcionales de mayor tasa de crecimiento relativo y tamaño que las especies nativas puede aumentar la productividad primaria de un ecosistema y como consecuencia reducir el agua de escorrentía y el caudal de los ríos. La invasión de especies arbóreas en comunidades arbustivas mediterráneas ejemplifica este caso. En la fynbos de Suráfrica, la introducción y posterior invasión de *Pinus radiata* (Pinaceae) y *Acacia spp.* (Mimosaceae) conlleva un aumento de la evapotranspiración de los ecosistemas. Según predicciones de modelos matemáticos, el aumento de las pérdidas de agua por evapotranspiración puede ocasionar reducciones del suministro hídrico a la Ciudad del Cabo de Buena Esperanza acompañados por el aumento del precio del agua (Le Maitre et al., 1996).

Los vegetales refuerzan los patrones de disponibilidad de nutrientes en el suelo según su tasa de crecimiento relativo y su tamaño. Las especies vegetales afectan el ciclo de nutrientes directamente mediante la absorción, uso y pérdida de nutrientes e indirectamente influenciando la actividad microbiana y la herbivoría (Hobbie, 1992). En los ecosistemas pobres en nutrientes, las plantas tienen crecimientos lentos y por tanto baja demanda de nutrientes, los cuales se usan eficientemente porque tienen tiempos de residencia más largos en la planta. Para obtener mayores cantidades de nutrientes del suelo, los vegetales de suelos pobres aumentan la asignación de recursos en las estructuras subterráneas incluidas las micorrizas. La retención de nutrientes es elevada y el retorno al suelo, bajo. En cambio, en ecosistemas ricos en nutrientes las plantas tienen un crecimiento más rápido y una mayor absorción de nutrientes que en ecosistemas pobres. Se produce una mayor asignación de recursos a las partes aéreas, la retención de nutrientes es baja y el retorno de nutrientes al suelo es mayor que en suelos pobres en nutrientes. El ciclo de nutrientes es más rápido que en ecosistemas pobres.

La estacionalidad determina el patrón temporal de pérdida de nutrientes; por ejemplo las especies anuales o caducifolias tienen pulsos más contrastados de retorno de nutrientes al suelo que las especies perennes. La duración de la presencia de hojas también influye en la evapotranspiración y por tanto en la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Existen evidencias tanto observacionales como experimentales que demuestran que si las plantas de un ecosistema sólo difieren en su crecimiento y biomasa, la eliminación de una especie del ecosistema es compensada por el aumento de abundancia de las otras con las que coexiste. En la tundra de Alaska, Chapin et al. (1995 b) realizaron experimentos de manipulación de la fertilidad (NPK) del suelo, temperatura y luz para estudiar el efecto de estos factores en la producción primaria. Cuando la producción de una especie aumentaba, la de las demás disminuía. El coeficiente de variación de la producción de especies concretas según diferentes tratamientos era mayor (27-88%) que la producción total del ecosistema (11%). Por tanto, si las especies sólo difieren en sus rasgos cuantitativos, sus respuestas y efectos al medio se solapan y su influencia en los procesos del ecosistema es baja.

Diversidad de especies y funcionamiento de los ecosistemas

Desde hace décadas, los ecólogos han defendido que la diversidad de especies tiene fuertes efectos en la función de los ecosistemas (MacArthur, 1955). En los años cincuenta y sesenta las discusiones ecológicas basadas en los modelos matemáticos y la observación establecían que una mayor diversidad de especies conlleva una mayor estabilidad del ecosistema (Elton, 1958) puesto que aumenta la eficiencia en el consumo de los recursos y la probabilidad de que el ecosistema haga frente a perturbaciones extremas o raras.

Se han propuesto cinco hipótesis acerca del efecto del número de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. En primer lugar, la hipótesis clásica de la diversidad y estabilidad defiende que una comunidad rica en especies posee mayor resistencia a las perturbaciones (MacArthur, 1955; Elton, 1958). Esta hipótesis es también conocida por la respuesta de tipo I propuesta por Vitousek y Hopper (1993). El segundo punto de vista, la hipótesis del remache (Ehrlich y Ehrlich, 1981), propone que todas las especies contribuyen a los procesos del ecosistema. Esta hipótesis establece una analogía entre un ecosistema y una maquinaria ajustada mediante roblones. Si se elimina un roblón de la máquina, las piezas quedan más sueltas y el funcionamiento de la máquina no será el 100% esperado. Existen roblones (especies) con mayor efecto que otros. La tercera opinión, la hipótesis de la redundancia (Walker, 1992) aboga por la necesidad de un mínimo de especies necesario para que el ecosistema funcione, pero a partir de un número determinado su efecto es similar. Esta sería la respuesta de tipo II según la descripción de Vitousek y Hopper (1993). En contraste, la hipótesis idiosincrática sugiere que, evidentemente, los procesos del ecosistema cambian con el número de especies, pero es difícil predecir la magnitud y el sentido del cambio (Lawton, 1994). Finalmente, la hipótesis nula (tipo III, por Vitousek y Hopper [1993]) supondría que no existe relación alguna entre la diversidad de especies y la función de los ecosistemas. Seguidamente pasamos a comentar algunos estudios empíricos que han intentado dilucidar la relación entre diversidad de especies y funcionamiento de ecosistemas.

En Costa Rica Eweld, et al. (1991) compararon la concentración de nutrientes en el suelo de parcelas sin vegetación, monocultivos, parcelas de un estadio suce-

sional tardío (=100 spp) y parcelas enriquecidas con un 25% más de especies. Encontraron que si bien no existían diferencias significativas entre parcelas de 100 o más especies, estas diferían de las otras. De manera que la curva que se observaba era la que defendía la hipótesis de la redundancia. Vitousek y Hopper (1993) expusieron que la mayor parte de los agroecosistemas agrícolas seguirían este esquema y defendían que el impacto de la diversidad de especies se saturaría entre 10 y 100 especies pero no explicaron el porqué.

Los experimentos en ecotrones constituyeron un gran avance en el estudio del efecto de la diversidad de especies en los procesos del ecosistema. Los «ecotrones» utilizados por Naeem et al. (1994) son cámaras de laboratorio donde se construyeron pequeños ecosistemas con tres niveles de diversidad de especies que incluían descomponedores, productores y consumidores primarios y secundarios. Se midieron 5 parámetros diferentes: respiración de la comunidad, descomposición a corto y largo plazo, disponibilidad de N, P y K, productividad primaria neta y retención del agua. Exceptuando la descomposición a largo plazo, los procesos se vieron afectados por la diversidad de especies de una manera poco consistente y las diferencias variaron con el tiempo. La diversidad de especies aumentó significativamente la producción primaria neta y disminuyó la respiración de la comunidad. Por tanto, el efecto del aumento de la diversidad de especies en la descomposición a largo plazo confirmaría la hipótesis nula, el efecto en la producción primaria neta, y la respiración la hipótesis del remache y la descomposición a corto plazo y la retención de nutrientes y agua la idiosincrática.

Se ha avanzado poco en el estudio *in situ* del efecto de la diversidad de especies en la productividad y resistencia a las perturbaciones. Un tipo de ecosistema natural atractivo para realizar estudios relacionados con la riqueza de especies son las praderas de climas templados puesto que las especies tienen una vida corta, son de pequeño tamaño y son fáciles de manipular. En Minnesota, Tilman et al. (1996) demostraron, mediante siembra de diferentes especies en 147 parcelas, que un mayor número de especies conlleva una menor disponibilidad del N en la zona radicular y menor lixiviación de este nutriente. También se observa este hecho comparando praderas naturales de diferente riqueza de especies. Anteriormente, Tilman y Dowling (1994) habían estudiado la resistencia a la sequía de plantas en 207 pastos abandonados repartidos en 4 localidades con diferente número de especies según la edad de abandono. Encontraron una correlación negativa entre la resistencia a la sequía, calculada como cambio relativo de la biomasa vegetal después del estrés, y la riqueza de las especies. Si se comparaba la variabilidad anual de la biomasa de la comunidad a lo largo de 11 años se obtenía el mismo resultado (Tilman, 1996). Por tanto, estos resultados corroboran la hipótesis de la diversidad y estabilidad de estos ecosistemas después de una sequía. No obstante, en otros ecosistemas se han obtenido resultados opuestos (Rodríguez y Gómez-Sal, 1994) o nulos (McNaughton, 1993), dependiendo de la combinación de especies, el tipo de perturbación examinada y el parámetro de medida de «estabilidad» seleccionado (Johnson et al., 1996).

Otra aproximación al estudio de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas podría realizarse comparando ecosistemas insulares y sus aná-

logos en el continente. Por ejemplo, Blondel y Aronson (1995) proponen comparar encinares de Córcega con otros de la costa sur de Francia para determinar si la comunidad depauperada ornitológicamente de la isla tiene implicaciones a nivel del funcionamiento del encinar.

A escala de bioma no se ha podido demostrar si áreas geográficas con mayor diversidad de especies son más estables a las perturbaciones que otras con menor diversidad, puesto que es difícil separar el efecto de la diversidad de los efectos de otros factores tanto bióticos como abióticos. Mooney et al. (1997) proponen utilizar gradientes de diversidad en biomas con elevada homogeneidad por lo que respecta a los factores climáticos y de igual latitud para comparar si los regímenes de perturbación se ven afectados por la riqueza de especies. Esto se podría realizar sobre todo comparando ecosistemas de las zonas tropicales: manglares, arrecifes coralinos, islas oceánicas, los cuales tienen regímenes climáticos bastante homogéneos, presentan gran diversidad de especies y están sometidos a intensas perturbaciones. Los ecosistemas mediterráneos también proporcionan buenas oportunidades para estudiar la conexión entre diversidad y función de los ecosistemas puesto que son sistemas ricos en especies con una elevada relación especie/género y especie/forma de vida (Hobbs et al., 1995).

Implicaciones para la conservación y conclusiones

Aquellos grupos funcionales con poca representación en un ecosistema y aquellos con baja redundancia de especies (especies clave) son los que determinan en mayor medida las funciones del ecosistema (Walker, 1995). Desde el punto de vista de la conservación nos preguntábamos en primer lugar si podemos predecir procesos del ecosistema según las características de las especies y en segundo lugar si podemos predecir cuándo el cambio de una especie en la comunidad conlleva cambios importantes en el funcionamiento del ecosistema. Las respuestas respectivas serían: sí, podemos predecir procesos del ecosistema según algunas características de las especies: tamaño, tasa de crecimiento relativo, longevidad y estacionalidad. En cuanto a la segunda pregunta, la respuesta es también afirmativa: es posible predecir cuando el cambio de una especie conlleva cambios importantes en los procesos del ecosistema. Los cambios más importantes se darán cuando la especie en cuestión difiera cualitativamente de las restantes especies de la comunidad. En los productores primarios, dentro de los atributos cualitativos, los de mayor efecto son aquellos que tienen una influencia en el suministro o consumo de recursos y el régimen de perturbación. En los consumidores, serán aquellas especies clave que impliquen una mayor eficiencia de depredación. Existen más estudios sobre efectos de adición de especies que de eliminación. Por tanto, sería aconsejable reforzar la investigación hacia el efecto de la eliminación o extinción de una especie en los procesos del ecosistema.

Los ecosistemas más simples, con bajo número de grupos funcionales como por ejemplo las zonas árticas, áridas o las islas son más sensibles a los cambios y a las perturbaciones. De alguna manera podría existir cierta analogía entre un ecosistema y un sistema informático por lo que respecta a la estabilidad frente a per-

turbaciones. Una red informática es más vulnerable a ser dañada por un virus cuando los ordenadores están conectados a pocos servidores de construcción similar (Partridge y Malmström, 1993).

No hay grupos funcionales o características de las especies que sean buenas o malas para los ecosistemas. Cada ecosistema tiene unas características particulares. Por ejemplo, un lago oligotrófico tiene baja producción primaria y un bosque tropical tiene alta producción primaria; un bosque es efectivo en retener nutrientes y un sistema intermareal o duna no lo es, etc. Debemos intentar mantener los procesos de los ecosistemas en su estado más genuino. Tal como se ha descrito, la eliminación o adición de una especie puede alterar las características «normales» del ecosistema y por tanto, está en nuestras manos no propiciar la extinción de especies y disminuir el trasvase de especies entre ecosistemas para mantener la singularidad de los mismos.

Agradecimientos

Agradezco a F.S. Chapin y C.M. D'Antonio que me hayan transmitido su interés por integrar estudios ecológicos sobre poblaciones con los de ecosistemas. Los comentarios de R. Fernández-Alés, F. Lloret, E. Orive, M. Recio y J. Terradas a una exposición inicial de este trabajo fueron muy valiosos. La financiación del estudio se realizó mediante una beca del Ministerio de Educación y Ciencia en el extranjero.

Bibliografía

- Blondel, J.; Aronson, J. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean Basin: human and non-human determinants. En: Davis, G.W.; Richardson, D.M. (ed.). Mediterranean-Type Ecosystems. The function of biodiversity. Ecological Studies, vol. 109. Springer-Verlag. Berlín.
- Bush, D.E.; Smith, S.D. 1995. Mechanisms associated with decline of woody species in riparian ecosystems of the southwestern U. S. Ecological Monographs 65: 347-370.
- Camillen, J.C. 1992. Leaf-litter processing by invertebrates in a mangrove forest in Queensland. Marine Biology 114: 139-145.
- Chandler, M.; Kaufman, L.; Mulsow, S. 1997. Human impact, biodiversity and ecosystem processes in the open ocean. En: Mooney, H.A.; Cushman, J. H.; Medina, E.; Sala, O.E.; Schulze, E.D. Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Willey and Sons. Nueva York.
- Chapin, F.S.; Lubchenco, J.; Reynolds, H.L. 1995a. Biodiversity effects on patterns and processes of communities and ecosystems. En: Global biodiversity assessment. Cambridge University press. Cambridge, p. 289-301.
- Chapin, F.S.; Shaver, G.R.; Giblin, A.E.; Nadelhoffer, K.J.; Laundre, J.A. 1995b. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. Ecology 76: 694-711.
- Cleverly, J.R.; Smith, S.D.; Sala, A.; Devitt, D.A. 1997. Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave desert floodplain: the role of drought. Oecologia 111: 12-18.
- Davis, G.W.; Richardson, D.M. (ed.). 1995. Mediterranean-Type Ecosystems. The function of biodiversity. Ecological Studies, vol. 109. Springer-Verlag. Berlín.

- D'Antonio, C.M.; Vitousek, P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman & Hall. Londres.
- Ehrlich, P.R.; Ehrlich, A.H. 1981. *Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species*. Random House. Nueva York.
- Estes, J.A.; Palmisano, J.F. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science* 185: 1058-1060.
- Estes, J.A.; Duggins, D.O. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs* 65: 75-100.
- Eweld, J.J.; Mazzarino, M.J.; Berish C.W. 1991. Tropical soil fertility changes under monocultures and successional communities of different structure. *Ecological Applications* 1: 289-302.
- Gitay, H.; Wilson, J.B.; Lee, W.G. 1996. Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology* 84: 121-124.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Hobbs, R.J.; Richardson, D.M.; Davis, G.W. 1995. Mediterranean-Type Ecosystems. Opportunities and constraints for studying the function of biodiversity. En: Davis, G.W.; Richardson, D.M. (eds.). *Mediterranean-Type Ecosystems. The function of biodiversity*. Ecological Studies, vol. 109. Springer-Verlag. Berlín.
- Johnson, K.H.; Vogt, K.A.; Clark, H.J.; Schmitz, O.J.; Vogt, D.J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 372-375.
- Jones, C.G.; Lawton, J.H. 1995. *Linking species and ecosystems*. Chapman and Hall. Nueva York.
- Lawton, J.H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.
- Le Maitre, D.C.; Van Wilgen, B.W.; Chapman, R.A.; McKelly, D.H. 1996. Invasive plants and water resources in the Cape Province, South Africa: modelling the consequences of a lack of management. *Journal of Applied Ecology* 33: 161-172.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536.
- MacNaughton, S.J. 1993. Biodiversity and function of grazing ecosystems. En: Schulze, E.D.; Mooney, H.A. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag. Berlín.
- Mooney, H.A.; Cushman, J.H.; Medina, E.; Sala, O.E.; Schulze, E.D. 1997. *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Naeem, S.; Naeem, L.; Thompson, J.; Lawler, S.P.; Lawton, J.H.; Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.
- Partridge, C.; Malmström, C. 1993. Biodiversity issues in computing: a study of networked computer viruses. En: Schulze, E.D.; Mooney, H.A. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag. Berlín.
- Power, M.E.; Tilman, D.; Estes, J.A.; Menge, B.A.; Bond, W.J.; Mills, L.S.; Daily, G.; Castilla, J.C.; Lubdenco, J.; Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience* 46: 609-620.

- Robertson, A.I.; Daniel, D.A. 1989. The influence of crabs on litter processing in high intertidal mangrove forests in tropical Australia. *Oecologia* 78: 191-198.
- Rodríguez, M.A.; Gómez-Sal, A. 1994. Stability may decrease with diversity in grassland communities: empirical evidence from the 1986 Cantabrian Mountains (Spain) drought. *Oikos* 71: 177-180.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F.; Cunningham, G.L.; Huenneke, L.F.; Jarrell, W.M.; Virginia, R.A.; Whitford, W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247: 1043-1047.
- Schulze, E.D.; Mooney, H.A. 1993. Ecosystem function of biodiversity: a summary En: Schulze, E.D.; Mooney, H.A. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag. Berlín.
- Smith, T.M.; Shugart H.H.; Woodward, F.I. (eds.). 1994. *Plant functional types*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciesiose ecosystems. *Ecology* 73: 747-754.
- Tilman, D.; Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- Tilman, D.; Wedin, D.; Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Vitousek, P. M. 1986. Biological invasions and ecosystem properties: Can species make a difference? En: H. A. Mooney; J. A. Drake. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag. New York.
- 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- Vitousek, P.M.; Hooper, D.U. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry En: E. D. Schulze; H. A. Mooney. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag. Berlín.
- Vitousek, P.M.; Walker, L.R.; Whiteacre, L.D.; Mueller-Dombois, D.; Matson, P.A. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238: 802-804.
- Vivrette, N.; Muller, J. 1977. Mechanisms of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*. *Ecological Monographs* 47: 301-318.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.
- Wilson, E.O. 1992. *The diversity of life*. Allen Lane, Penguin. Londres.