

# El deute d'extinció: una amenaça latent en una Catalunya canviant?

Joan Pino <sup>1</sup>, Moisès Guardiola <sup>1</sup>, Ferran Rodà <sup>1</sup> i Constantí Stefanescu <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF),  
Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra

<sup>2</sup> Butterfly Monitoring Scheme, Museu de Granollers de Ciències Naturals

*THE EXTINCTION DEBT: A LATENT THREAT IN A CHANGING CATALUNYA? – The loss or fragmentation of a habitat can lead to the local extinction of many species. Most of these extinctions occur more or less immediately, but others are delayed for different reasons. This may result in the temporary accumulation of species in fragmented habitats, which is called the extinction debt. In Catalonia, the magnitude and extent of the extinction debt are completely unknown, but may be important in those habitats showing a significant decline in recent decades and which are locally or regionally threatened. This paper presents the concept of extinction debt and a summary of the main approaches to its analysis. It also summarises the results of a study designed to detect the extinction debt in a habitat in clear regression: the Mediterranean montane pastures of southern Catalonia. We have analyzed the existence of this debt in vascular plants and butterflies, comparing the species-area relationship in patches of variable size and contrasting recent dynamics. The results show that only plant specialists of these pastures show some extinction debt, the magnitude of which can be associated with the historical properties of the relevant pasture patches and its adjacent landscapes, as well as with the recent dynamics of these particular patches. Finally, these results are discussed from the standpoint of conservation.*

## L'extinció d'espècies

Actualment assistim a un procés global de desaparició d'espècies de magnitud comparable a les grans extincions del registre geològic. Les causes d'aquest procés són múltiples, però sempre lligades a l'expansió de l'espècie humana pel planeta i al seu desenvolupament tecnològic. D'entre totes elles destaca la destrucció i fragmentació dels hàbitats a causa dels canvis en els usos i les cobertes del sòl (Balmford *et al.*, 2005). L'impacte d'aquests canvis sembla haver estat especialment important als ecosistemes mediterranis, un dels *hot spots* de biodiversitat del món, i també ho pot ser en un futur proper (Sala *et al.*, 2000).

Tot i la seva extensió global actual, el canvi en les cobertes i usos del sòl opera bàsicament a escales locals i regionals. Per això, les extincions i rarefaccions ocorren en primer lloc a aquestes escales, per bé que l'extensió actual del fenomen comporta segurament l'extinció global de molts organismes (trobareu una llista actualitzada de l'estat de la biodiversitat global a <http://www.iucnredlist.org/>). El ressò de les extincions globals sovint emmascara, tanmateix, la importància de les extincions locals. Cal recordar que tota extinció global comença amb la pèrdua local de poblacions i races, i que aquesta té efectes molt importants sobre l'erosió genètica de les espècies per la desaparició de determinats al·lels (Thomas *et al.*, 1996) i sobre les extincions en cadena degu-

des a l'alteració de les xarxes tròfiques locals (Brook *et al.*, 2008), entre d'altres.

## Paisatge i riquesa d'espècies

Per a entendre millor els efectes del canvi en les cobertes i els usos del sòl sobre l'extinció de les espècies cal recordar la concepció funcional del paisatge que proposa l'ecologia del paisatge. En la visió més clàssica d'aquesta concepció, es considera que el paisatge és fragmentat en unitats relativament homogènies pel que fa a les cobertes, els usos del sòl o els hàbitats que contenen. Aquestes unitats interactuen entre si mitjançant fluxos horitzontals (de materials, energia, organismes, etc.) i al mateix temps es donen també fluxos horitzontals o verticals dintre de cada unitat (per exemple de transferència de matèria i energia a les xarxes tròfiques). Propietats com ara els tipus de coberta, ús o hàbitat, la mida, la forma, i la configuració o disposició en l'espai de les unitats afecten aquests fluxos, i això pot tenir conseqüències sobre la riquesa i composició d'espècies de les clapes (Forman, 1995). Aquest conjunt de propietats es denomina genèricament estructura del paisatge, la qual és resultat dels processos funcionals (geològics i geomorfològics, hidrològics, però també ecològics) que tenen hi lloc i, alhora, condiciona el funcionament d'aquests processos. I també condiciona la riquesa i composició d'espècies que poden viure en un determinat paisatge.



L'estudi del paper del paisatge en la conservació de la biodiversitat s'ha centrat tradicionalment en la relació de la riquesa d'espècies amb les propietats topològiques (àrea i connectivitat) de les clapes d'hàbitat. Darrere d'aquesta aproximació hi trobem la teoria de la biogeografia insular (*An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography*, de MacArthur i Wilson, 1967) i la teoria de metapoblacions (Hanski, 1999). La teoria de la biogeografia insular va ser desenvolupada en illes oceàniques tot i que, per analogia, s'ha aplicat també en paisatges fragmentats. En tots dos casos se suposa, però, que s'ha arribat a un equilibri amb el medi i, per tant, s'ha assolit el màxim d'espècies que poden viure en una determinada illa o clapa d'hàbitat. En aquesta situació es dona un balanç entre les taxes d'immigració i d'extinció de les espècies, les quals presenten una relació negativa i positiva, respectivament, amb el nombre d'espècies totals. Això comporta l'assoliment d'un equilibri que determina el nombre d'espècies de l'illa. A més, les taxes d'immigració es relacionen positivament amb la proximitat al continent o a altres illes o fragments d'hàbitat, i les taxes d'extinció es relacionen negativament amb la grandària d'aquests elements. Això comporta que el nombre d'espècies es vegi determinat per la mida de l'illa o fragment i la seva connectivitat amb d'altres. La teoria de metapoblacions contribueix a explicar la riquesa d'espècies en paisatges fragmentats explicant la presència d'una determinada espècie a partir de la dinàmica de colonitzacions i extincions de poblacions locals (Hanski, 1999). De nou, les colonitzacions augmenten amb el nombre i la proximitat a què es troben la resta de clapes, i les extincions disminueixen amb la mida de les clapes.

L'estructura del paisatge té també efectes importants en la composició d'espècies que trobem als hàbitats. Sabem, per exemple, que algunes espècies prefereixen els paisatges dominats per boscos i d'altres no. Però potser no és tan evident que paisatges amb la mateixa proporció de bosc poden acollir espècies molt diferents segons la seva configuració espacial: les més pròpies de l'interior del bosc prefereixen àrees boscoses grans i properes entre si, mentre que les que prefereixen el marge del bosc es veuran afavorides per un paisatge on les seves clapes siguin més petites i escampades, la proporció de marge de les quals és més alta (Guirado *et al.*, 2006).

### **Canvis en el paisatge i extinció d'espècies sota el paradigma clàssic**

Segons els apartats anteriors, és evident que qualsevol canvi en l'estructura del paisatge pot determinar variacions en la seva riquesa i la composició d'espècies. Fruit d'aquest

marc conceptual i en relació amb l'actual context de canvi d'usos i cobertes del sòl, un dels processos de canvi del paisatge més estudiat, per la seva relació amb la conservació d'espècies i comunitats, ha estat la fragmentació dels hàbitats. Aquesta es defineix en general com la divisió dels hàbitats en porcions més petites (Forman, 1995), i està considerada com una de les principals amenaces per a la conservació dels organismes i els ecosistemes (Collinge, 2009). Es tracta, però, d'un conjunt de patrons i processos molt diversos i relacionats amb els canvis en el paisatge que produeixen una àmplia gamma d'efectes a escales espacials i temporals. Aquests, comporten (i) una pèrdua d'hàbitat, tant o més important que la fragmentació en si, (ii) una reducció del nombre i la mida dels fragments, i (iii) un aïllament d'aquests. Tot això afecta negativament la qualitat dels fragments d'hàbitat (per un increment de l'efecte marge) i disminueix la seva connectivitat biològica. Aquests canvis afecten les espècies i els processos ecològics d'aquests hàbitats. Recentment, però, comencen a proliferar els treballs que posen de manifest la complexitat d'aquests processos de canvi del paisatge i dels seus efectes sobre la persistència i la colonització de les espècies (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Lindborg i Eriksson, 2004; Helm *et al.*, 2006; Öster *et al.*, 2007).

### **Canvis en el paisatge i extinció sota el paradigma del no-equilibri**

Un dels factors de distorsió del paradigma clàssic és que l'anàlisi dels efectes de la pèrdua i fragmentació dels hàbitats sobre la riquesa d'espècies s'ha dut a terme assumint un efecte immediat d'aquests canvis i, per tant, l'assoliment instantani d'un nou equilibri entre la riquesa d'espècies i la mida i connectivitat dels hàbitats. No obstant això, cada cop hi ha més evidències que aquest equilibri rarament s'assoleix de forma immediata (Jackson i Sax, 2010). Piessens i Hermy (2006) estimen que, tot i la reducció del 99% en la superfície de landes (matollars atlàntics) en els darrers 230 anys al NW de Flandes, només s'han extingit l'11% de les espècies de plantes pròpies d'aquest hàbitat; Larsen (2008), amb dades de papallones diürnes forestals a l'Àfrica occidental, troba que en els darrers 16 anys només el 3% de les 972 espècies enregistrades a la regió no s'han citat recentment tot i que la superfície de boscos ha minvat un 87% durant els últims 150 anys. Brooks *et al.* (1999) afirmen que no s'han detectat extincions de cap ocell del bosc plujós atlàntic del sud-est de Brasil tot i que actualment només resta un 12% de l'extensió original d'aquest bosc.

Aquests exemples suggereixen que determinats factors poden retardar l'extinció local



de les espècies, com ara l'efecte de rescat de poblacions reduïdes o en procés d'extinció afavorida per l'abundància de l'hàbitat en qüestió al paisatge immediat (Piessens *et al.*, 2004). Les característiques demogràfiques de les espècies també poden retardar el seu procés d'extinció, fet que s'ha anomenat inèrcia biològica en espècies vegetals (Summerfield, 1972) o temps de relaxació en espècies animals (Diamond, 1972). Aquests fenòmens causarien, per tant, asincronies entre el canvi en els hàbitats i el recanvi subsegüent d'espècies, amb extincions i colonitzacions retardades que podrien incrementar, reduir o mantenir constant la riquesa d'espècies. Per tant, malgrat que aquesta escassetat d'extincions en paisatges molt fragmentats podria indicar que la fragmentació i la pèrdua d'hàbitat és una força dèbil en el procés d'extinció, el concepte de deute d'extinció suggereix una alternativa interessant (Jackson i Sax, 2010).

**El deute d'extinció**

El deute d'extinció es pot definir com el nombre o proporció d'espècies (a les comunitats) o de poblacions (per a una espècie determinada) que s'extingiran quan s'assoleixi un nou equilibri després d'una perturbació o un canvi ambiental (Kuussaari *et al.*, 2009). Aquest fenomen és causat pel fet que la res-

posta de les espècies (o poblacions) a una perturbació pot no ser immediata sinó que pot esdevenir al cap d'un temps, fins i tot un cop ja ha desaparegut aquesta perturbació (Tilman *et al.*, 1994), de manera que aparentment hi hauria una acumulació temporal d'espècies després d'un procés de fragmentació i pèrdua d'hàbitat (Helm *et al.*, 2006; Kuussaari *et al.*, 2009; fig. 1).

La importància de determinar l'existència o no d'aquest deute d'extinció i els mecanismes que hi estan implicats radica especialment en el fet que moltes espècies o poblacions podrien estar amenaçades malgrat que actualment no se'n tinguin evidències i, a més, perquè encara hi hauria temps per a dur a terme accions per a frenar o reduir els efectes del deute d'extinció. Malgrat que en els darrers anys han sorgit nombrosos treballs que intenten demostrar o rebatre l'existència del deute d'extinció, no existeix consens sobre quina metodologia és la millor per a detectar-lo.

Kuussaari *et al.* (2009) indiquen que hi ha cinc maneres d'avaluar l'existència del deute d'extinció, de les quals, només dues són aplicables quan no es disposa de dades pretèrites de riquesa d'espècies, com és el cas més habitual. D'aquestes dues, la més senzilla és comparar els ajustos de la riquesa d'espècies a partir de l'àrea actual i de l'àrea pretèrita de la clapa o de l'hàbitat focal en el paisatge: si

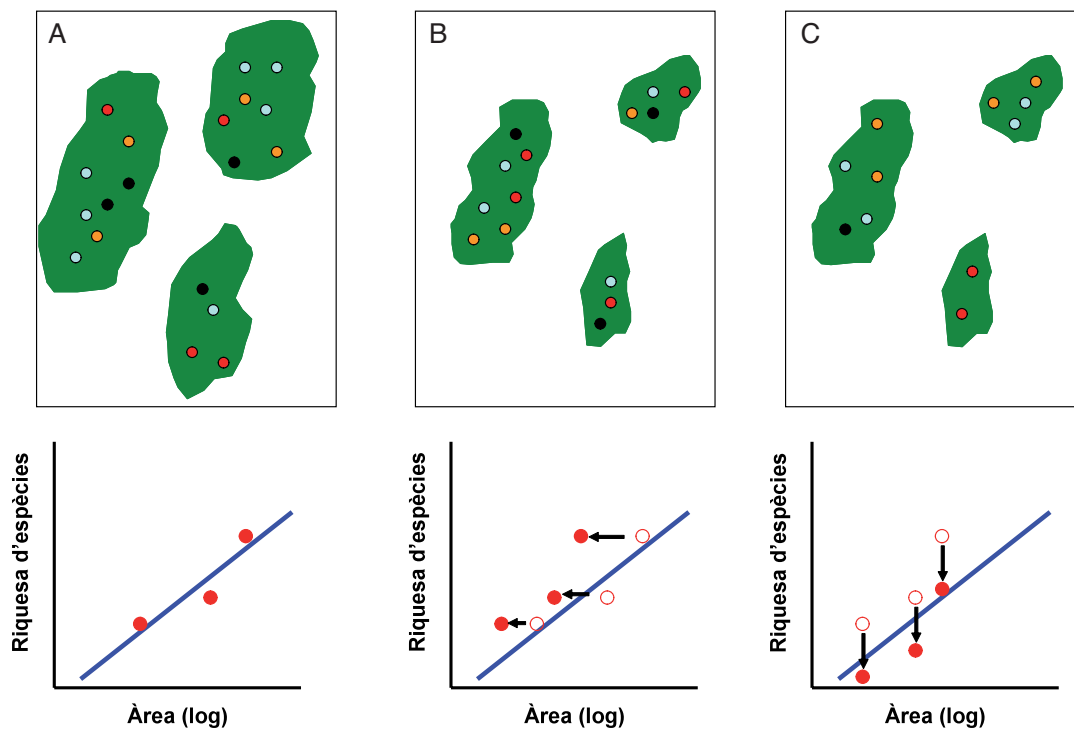


Figura 1. Representació de l'assoliment i el pagament d'un deute d'extinció. Tres clapes d'hàbitat amb quatre espècies tenen una relació espècies-àrea determinada (A). Si perden part de la seva superfície sense patir durant un temps les conseqüents extincions locals, les clapes tindran temporalment més espècies que una clapa inicial de la mateixa àrea (B). És, però, previsible que s'acabin produint un seguit d'extincions que restableixi aproximadament la relació espècies-àrea inicial (C).



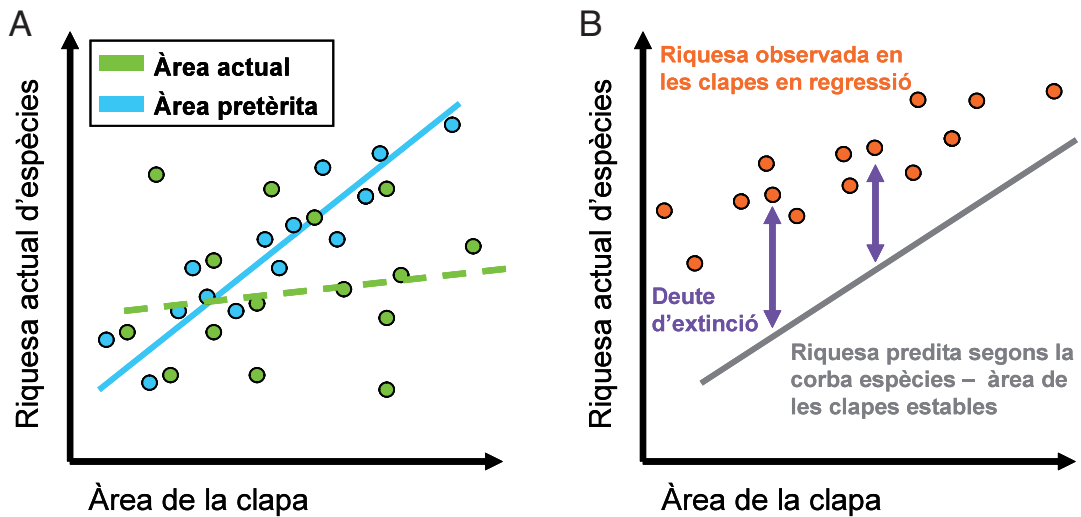


Figura 2. Metodologies proposades per Kuussaari *et al.* (2009) per tal d'avaluar l'existència del deute d'extinció sense haver de disposar de dades pretèrites de riquesa d'espècies: A, comparació de les relacions entre la riquesa d'espècies i l'àrea (SAR) utilitzant l'àrea actual i la pretèrita (de la clapa o del paisatge) i B, estimació del deute d'extinció basat en la comparació de les SAR de les clapes estables i les clapes en regressió (redibuixat de Kuussaari *et al.*, 2009).

les característiques pretèrites expliquen millor la riquesa d'espècies que les actuals es pot assumir que hi ha deute d'extinció (fig. 2a). En la segona aproximació es comparen les clapes estables (les que no han perdut superfície o n'han perdut poca en el període de temps analitzat) i les inestables (les que han perdut força superfície), fent un model espècies-àrea (àrea actual i pretèrita) amb les clapes estables, i s'utilitza aquest model per a predir la riquesa de les clapes que han perdut superfície (fig. 2b); en aquest cas el deute d'extinció es pot determinar per un excés d'espècies observades en comparació a les estimades (Helm *et al.*, 2006). La resta de mètodes proposats per Kuussaari *et al.* (2009) requereixen disposar de dades pretèrites de riquesa de flora, i consisteixen en: (i) comparar les relacions espècies-àrea (SAR) obtingudes amb dades actuals i pretèrites, estimant el deute d'extinció per la diferència entre la SAR actual i la pretèrita; (ii) analitzar la riquesa d'espècies en clapes estables i en regressió al llarg del temps mitjançant seguiments; i (iii) analitzar dades empíriques i models poblacionals per a una determinada espècie.

### Pèrdua de pastures i deute d'extinció a les serres catalanes meridionals

A Europa, un dels hàbitats més interessants per a la conservació de la biodiversitat i, alhora, més afectats per processos de pèrdua i fragmentació, són les pastures seminaturals. Això és degut a la reducció o abandonament de les activitats agroramaderes tradicionals i la consegüent recuperació i expansió de matollars i boscos al paisatge (WallisDeVries *et al.*, 2002). Bona part de la biodiversitat d'in-

terès a Europa es concentra en aquests hàbitats, i probablement per això s'han dut a terme recentment nombrosos treballs que analitzen els canvis en la riquesa d'espècies d'aquestes pastures amb relació als canvis a escala de paisatge. No obstant això, la relació entre la pèrdua de pastures i l'assoliment d'un deute d'extinció no és clara ja que alguns treballs aporten evidències a favor d'aquesta relació (Lindborg i Eriksson 2004; Helm *et al.*, 2006), i d'altres no (Adriaens *et al.*, 2006).

La majoria d'aquests estudis s'han dut a terme al centre i nord d'Europa i, en canvi, hi ha pocs treballs centrats en la regió mediterrània. Aquesta regió es caracteritza per una elevada diversitat vegetal i per contenir una elevada taxa d'endemicitat, pel que ha estat considerada com un dels *hotspots* de biodiversitat del planeta (Médail i Quezel, 1999; Myers *et al.*, 2000). Potser més recentment que a l'Europa del nord, les pastures mediterrànies també han sofert una forta reducció i fragmentació durant el darrer segle, com a conseqüència de l'abandonament progressiu de les activitats agroramaderes tradicionals. Aquests canvis han tingut un gran impacte sobre la biodiversitat dels sistemes naturals mediterranis (González Bernáldez, 1991). No obstant això, les fronteres entre els hàbitats mediterranis són sovint menys contrastades i poden permetre, per tant, un intercanvi més gran d'espècies que al centre i nord d'Europa, i això *a priori* afavoriria la persistència de les espècies i l'aparició subsegüent de deutes d'extinció. Però, alhora, aquests deutes podrien comportar un augment de les extincions en un futur proper.

Amb aquestes premisses, vam creure oportú engegar un estudi per a determinar





Figura 3. Detall d'una joncada a la serra de Montsant. Cal destacar l'aspecte emmatat d'aquestes pastures a causa de l'abundància de camèfits, sobretot en les seves variants més meridionals objecte d'estudi en aquest treball.

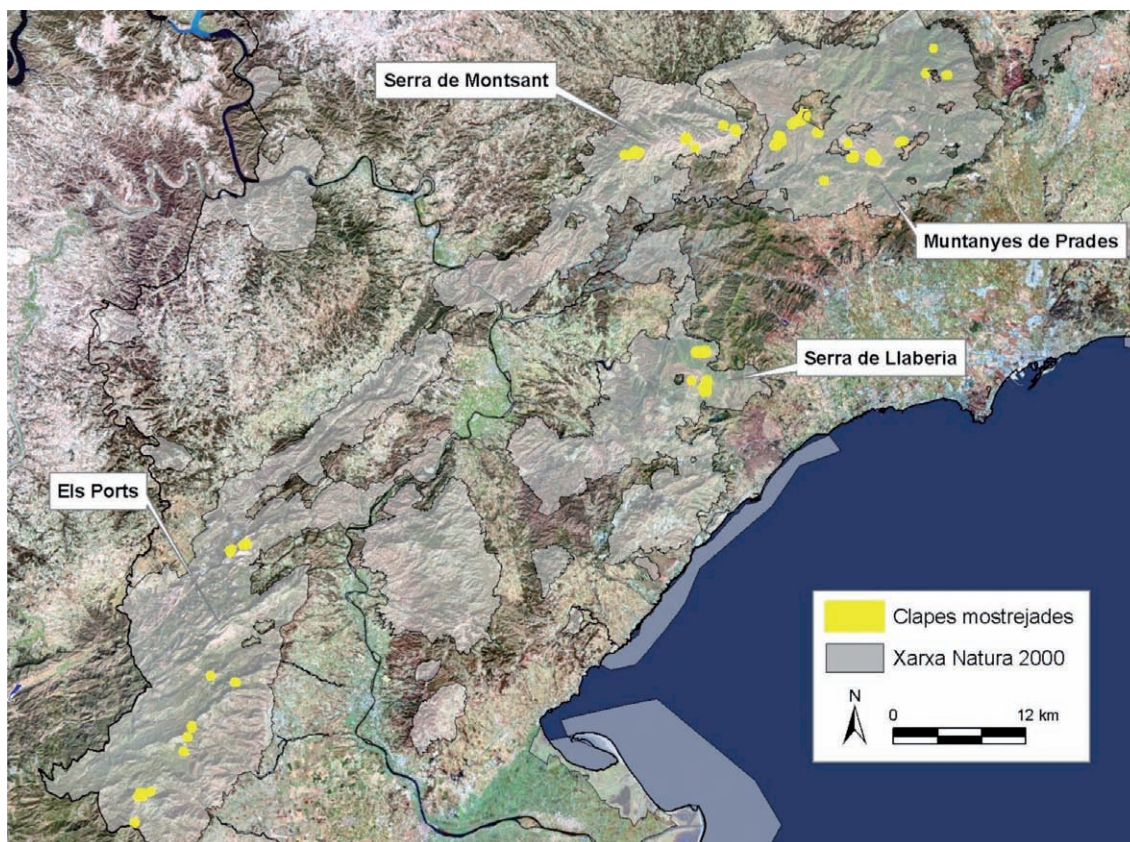


Figura 4. Localització de les clapes mostrejades (color groc). En color gris s'ha representat els límits dels espais de la xarxa Natura 2000. Font: elaboració pròpia a partir de dades pròpies i cartografia del DMAH.





Figura 5. Les joncedes contenen una gran diversitat de plantes, algunes d'elles específiques d'aquest hàbitat i són poc o molt sensibles al creixement de matollars i boscos, com la jonça (*Aphyllanthes monspeliensis*) (A), la cerverina (*Catananche coerulea*) (B), la sàlvia (*Salvia officinalis* subsp. *lavandulifolia*) (C) o l'escanyabocs (*Carduncellus monspeliensium*) (D) (fotografies: M. Guardiola).

l'existència d'aquest deute d'extinció en pastures mediterrànies en procés de reducció i fragmentació. L'estudi s'ha centrat en dos grups d'organismes amb notable interès per a la conservació: les plantes vasculares i les papallones diürnes, i s'ha dut a terme a les pastures xerofítiques submediterrànies de les serres del sud de Catalunya, que corresponen bàsicament a joncedes de l'aliança *Aphyllanthion* (fig. 3). A causa dels seus requeriments climàtics, les joncedes són freqüents al Prepirineu i al nord de Catalunya però esdevenen més rares cap al litoral i al sud, on es concentren a les àrees muntanyoses. Això fa que la seva distribució al sud del país sigui molt més esparsa, i ofereix un bon cas per a l'estudi dels processos de fragmentació i pèrdua d'hàbitat.

L'estudi es va dur a terme en diversos altiplans de quatre massissos calcaris, caracteritzats per un relleu tabular i amb presència de joncedes (fig. 4): les muntanyes de Prades, la serra de Montsant, les serres de Llaberia-Collejou i el massís dels Ports. El paisatge d'aquestes serres ha sofert modificacions molt importants en els darrers segles, a causa dels canvis en el seu aprofitament humà. Dedicades tradicionalment a una explotació agrícola i ramadera extensiva, des del segle XVII fins al darrer quart del segle XIX van experimentar una expansió del conreu de la vinya i, en menor grau, de les oliveres i dels ametllers. Al final del segle XIX, coincidint amb la recuperació de les vinyes europees un cop superada la fil·loxera, aquestes explotacions



vinícoles entraren en crisi, cosa que comportà l'abandonament de bona part dels conreus i masos. Fins als anys quaranta del segle XX va continuar l'explotació dels boscos per a llenya i carbó, però al darrer terç del segle aquestes activitats també van iniciar una forta davallada (Pasqual, 2002).

Mitjançant prospecció cartogràfica i de camp es van seleccionar una trentena de clapes de joncada distribuïdes pels massissos d'estudi (fig. 4) i agrupades en dos tipus segons la seva història recent: clapes que han experimentat una regressió important en els darrers 50 anys i actualment conserven menys del 40% de l'àrea original; i clapes que s'han mantingut relativament estables durant el mateix període i conserven més d'un 40% de l'àrea original (Guardiola, 2010). El període de temps estudiat ha estat condicionat per la disponibilitat d'informació gràfica. Així, el punt de partida ha estat determinat per les fotografies de l'anomenat "vol americà", primer vol fotogràmic realitzat a la península Ibèrica entre els anys 1956 i 1957 (escala aproximada 1:30.000), i el moment actual ha estat determinat per la darrera versió d'ortofotoimatges 1:5.000 color de l'ICC (Institut Cartogràfic de Catalunya) de l'any de vol 2003. El procés de selecció va permetre, a més, separar les clapes que ja eren joncedes l'any 1956 de les que eren conreus en actiu o recentment aban-

donats en aquelles dates i que, en tractar-se d'hàbitats nous, òbviament no són interessants per a un estudi dels efectes de la reducció de l'hàbitat; i, també, excloure totes aquelles clapes que havien patit incendis recents.

En aquestes clapes, la primavera de 2007 i 2008 es van fer diverses prospeccions de camp encaminades a determinar la composició d'espècies de plantes vasculares i de papallones. En ambdós casos es van combinar mostrejos de superfície fixa amb transectes de temps proporcional a la mida de les clapes, i com a resultat d'aquests dos mostrejos es van obtenir estimacions força completes del nombre d'espècies per clapa. Tant en plantes com en papallones, les espècies es van classificar en especialistes i no especialistes de l'hàbitat estudiat. A les plantes, es van considerar especialistes aquelles espècies pròpies de pastures seques submediterrànies i oromediterrànies (fig. 5), seguint els criteris de Bolòs *et al.* (2005). La resta, que inclou espècies de vorada de bosc, de brolles, garrigues i altres matollars, generalistes i multihàbitat, es van classificar com a no especialistes. A les papallones, els criteris per a determinar els especialistes foren més generals, i bàsicament s'optà per a incloure-hi totes aquelles espècies pròpies d'hàbitats oberts o que depenen, en tot llur cicle o en fases concretes d'aquests, de les plantes pròpies de les pastures (fig. 6).



Figura 6. Els ambients oberts, com ara les joncedes i els prats de teròfits, constitueixen l'hàbitat preferit per a un gran nombre de papallones. L'abandonament de les pastures i el tancament dels prats provoquen, en poc temps, l'extinció de les poblacions de les papallones més especialitzades en aquests tipus d'ambients. L'hespèrid *Carcharodus lavatherae* n'és un bon exemple, si bé l'adult s'alimenta de diferents espècies (*Thymus vulgaris* a la imatge), fa la posta només sobre espècies del gènere *Sideritis* (fotografia: A. Miquel).



També es van recollir una sèrie de variables relatives a les propietats topològiques de la clapa d'hàbitat i del seu paisatge circumdant. Pel que fa a la clapa es van recollir, a banda de l'àrea els anys 1956 i el 2003, el percentatge a l'any 2003 d'arbres i arbusts dins la clapa (estimat a partir de punts generats aleatòriament sobre la capa SIG de les clapes) i el percentatge d'àrea perduda (diferència, en percentatge, entre l'àrea de la clapa l'any 1956 i l'àrea l'any 2003 respecte a l'àrea de 1956). Pel que fa al paisatge circumdant s'obtingué, per fotointerpretació de les imatges, la quantitat de pastures existents el 1956 i el 2003 en un radi d'1 km al voltant del perímetre de la clapa. Aquesta variable es considera una aproximació a la connectivitat de la clapa (Krauss *et al.*, 2010). També s'obtingué la disminució de pastures al paisatge (diferència, en percentatge, entre el percentatge de pastures de l'any 1956 el del 2003 respecte de 1956) i el percentatge de bosc i matollar en el paisatge de 2003 (percentatge de la superfície del buffer d'1 km ocupat per bosc o matollar a l'any 2003), obtingut a partir del Mapa de Cobertes del Sòl de Catalunya (segona edició, imatges base de l'any 2000-2003). Aquesta darrera variable ens informa del grau d'aïllament actual de la clapa.

L'existència de deute d'extinció per a les plantes i papallones de les pastures estudiades s'ha avaluat, llavors, explorant les relacions entre la riquesa d'espècies obtinguda als mostrejos i les variables del paisatge actual i pretèrit. A partir d'aquestes relacions s'han abordat les qüestions següents:

1. *Hi ha una relació preferent de la riquesa d'espècies amb l'àrea pretèrita?* Segons Helm *et al.* (2006) i Kuussaari *et al.* (2009), el fet que la riquesa actual d'espècies per clapa mostri una relació significativa amb l'àrea pretèrita de la clapa i no amb l'àrea actual constitueix una primera evidència de deute d'extinció. Aquesta pregunta s'ha mirat de respondre mitjançant regressions entre la riquesa d'espècies i l'àrea de les clapes, després de comprovar que aquesta darrera és la variable de paisatge més correlacionada amb la primera. S'han construït regressions separades per als diversos tipus (plantes o papallones) i subtipus (espècies totals, especialistes i no especialistes) d'organismes, i per als dos tipus de clapa (estables i en regressió).

2. *Hi ha un biaix positiu sistemàtic en la riquesa d'espècies a les clapes recentment fragmentades respecte de les estables?* L'existència d'una relació espècies-àrea (SAR) més elevada a les clapes en regressió que a les clapes estables indicaria un nombre d'espècies significativament més alt per unitat d'àrea (Kuussaari *et al.*, 2009). Si assumim que les clapes estables representen la situació d'equilibri amb el medi, aquesta riquesa més alta a les clapes en regressió seria conseqüència

d'un deute d'extinció encara no pagat. Això s'ha analitzat calculant els residus entre la riquesa observada a cada clapa en regressió i la seva riquesa esperada, obtinguda a partir de l'equació de la relació espècies-àrea de les clapes estables (Helm *et al.*, 2006; Kuussaari *et al.*, 2009). Aquests residus són la variabilitat no explicada pel model espècies-àrea. Si la mitjana dels residus no és significativament diferent de zero es pot assumir que globalment no hi ha deute d'extinció; si és positiva, hi ha deute d'extinció; i si és negativa indica que s'han extingit més espècies de les esperades i que, per tant, hi ha excés d'extincions. Les diferències respecte del valor zero s'han avaluat mitjançant una *t* de Student.

3. *Les propietats del paisatge inicial determinen el deute d'extinció?* És possible que no es detecti cap biaix sistemàtic a les relacions espècies-àrea, sinó que l'existència de deute d'extinció sigui conseqüència del paisatge inicial i, per tant, sigui quelcom propi de cada clapa. Això s'ha mirat de respondre analitzant les relacions d'aquests residus amb les variables del paisatge pretèrit (àrea i proporció de pastures al paisatge) i el percentatge d'àrea perduda, per separat i en conjunt mitjançant models linears generalitzats (GLM). A mena de comprovació dels resultats obtinguts s'ha fet el mateix per als residus de les clapes estables. Aquests s'han calculat a partir de la diferència entre els valors observats i els esperats segons la corba espècies-àrea obtinguda d'ells mateixos.

Els resultats mostren que, a les clapes estables, la riquesa total, d'especialistes i de no especialistes –tant de plantes com de papallones– les relacions amb el logaritme de l'àrea actual i la pretèrita són significatives (taula 1), com és habitual. A les clapes en regressió, en canvi, els resultats d'ambdós grups d'organismes són força contrastats: cap grup de papallones mostra relacions significatives amb l'àrea pretèrita ni amb l'actual. A les plantes, la riquesa de no especialistes mostra el mateix comportament amb l'àrea de les clapes que a les papallones, mentre que la riquesa total i la d'especialistes mostren una relació significativa (marginalment significativa en el primer cas) amb l'àrea pretèrita de la clapa i una manca de relació amb l'àrea actual. Això suggereix l'existència d'un deute d'extinció per a les plantes vasculares especialistes.

Així doncs, l'únic grup per al qual es pot intuir l'existència de deute d'extinció és el de les plantes vasculares especialistes (vegeu-ne la relació espècies-àrea per a clapes estables i en regressió a la fig. 7). Sobre aquest grup s'han concentrat, llavors, els esforços per a contestar les qüestions 2 i 3. En aquest grup, els residus entre les riqueses observades i esperades per clapa no van resultar significativament diferents de zero ( $t_{12}=0.142$ ,  $p=0.89$ ),





Taula 1. Coeficients de determinació ( $r^2$ ) corresponents a les regressions lineals de la riquesa de plantes i papallones amb l'àrea actual i la pretèrita. Les  $r^2$  en negreta són significatives per una  $p < 0.05$ .

	Clapes estables		Clapes en regressió	
	Àrea 2003	Àrea 1956	Àrea 2003	Àrea 1956
Plantes				
Total	<b>0.69</b>	<b>0.71</b>	0.03	<b>0.24</b>
Especialistes	<b>0.76</b>	<b>0.77</b>	-0.05	<b>0.61</b>
No especialistes	<b>0.48</b>	<b>0.50</b>	0.03	-0.09
Papallones				
Total	<b>0.52</b>	<b>0.59</b>	0.00	0.05
Especialistes	<b>0.30</b>	<b>0.36</b>	0.01	0.01
No especialistes	<b>0.61</b>	<b>0.67</b>	0.00	0.08

cosa que rebutja la possibilitat d'un deute d'extinció sistemàtic a les clapes en regressió en conjunt. Ara bé, aquests residus es correlacionen positivament i significativament amb l'àrea de la clapa el 1956, el percentatge d'àrea perduda, i el percentatge de pastures al paisatge de 1956 (taula 2). El GLM realitzat també mostra una relació significativa d'aquests residus amb el percentatge de disminució de la clapa. Com més acusada és la pèrdua d'àrea de la clapa entre 1956 i 2003, més important és el valor del residu i també la magnitud del deute d'extinció.

A partir dels nostres resultats es poden extreure una sèrie de conclusions pel que fa al deute d'extinció. En primer lloc, que aquest pot ser de magnitud molt variable entre els diversos tipus d'organismes. Els de vida curta, com les papallones del nostre estudi, mostren temps de relaxació inferiors i per tant deutes d'extinció menors que els de vida llarga, com les plantes vasculares de les nostres pastures. A més, les papallones són organismes propis de nivells tròfics més elevats que les plantes vasculares, i això les fa més vulnerables a l'extinció a causa de les seves mides i dinàmiques poblacionals, i al fet de dependre dels organismes d'aquests nivells més baixos (Brook *et al.*, 2008). Tot plegat fa que les papallones respon-

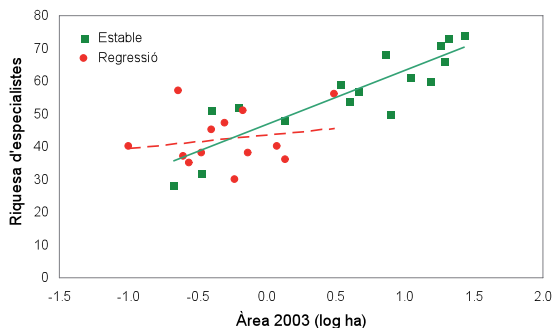


Figura 7. Relació espècies-àrea a les clapes estables (quadrats verds) i a les clapes en regressió (cercles vermells) calculades amb l'àrea actual (en logaritme) i la riquesa d'especialistes. La línia contínua verda indica l'ajust de les parcel·les estables ( $P < 0.0001$ ), la línia vermella discontinua indica la manca d'ajust en les parcel·les en regressió ( $P = 0.54$ ).

Taula 2. Correlacions dels residus de la riquesa d'especialistes amb determinades variables del paisatge pretèrit. Les  $r^2$  en negreta són significatives per una  $p < 0.05$ .

Variables del paisatge de 1956	Clapes estables	Clapes en regressió
% Àrea perduda	0.27	<b>0.84</b>
Àrea paisatge 1956 (log ha)	0.02	<b>0.66</b>
Àrea 1956 (log ha)	0.03	<b>0.65</b>

guin més ràpidament als processos de pèrdua i fragmentació dels hàbitats que les plantes vasculares, i que per tant acumulin menys deute d'extinció. Això és consistent amb el que s'ha observat a les illes Britàniques, on les papallones han sofert moltes més extincions i rarefaccions que les plantes vasculares i els ocells (Thomas *et al.*, 2004).

Val a dir, però, que no tots els organismes resulten afectats negativament per la pèrdua i fragmentació dels hàbitats. El nostre treball s'ha centrat en els especialistes, és a dir, en aquelles espècies més estrictament lligades a l'hàbitat en regressió i que serien, en general, més sensibles a la pèrdua d'hàbitat i als canvis en el paisatge que no pas les no especialistes. Moltes altres espècies serien indiferents a aquests canvis en els hàbitats o fins i tot en traurien partit (Helm *et al.*, 2006; Guardiola, 2010) però, sovint, aquestes espècies no s'enfronten a processos d'extinció local o regional i, en conseqüència, no tenen un interès de conservació tan alt.

Una segona conclusió del treball és que el deute d'extinció pot ser quelcom propi de cada clapa d'hàbitat i no un efecte generalitzat, i condicionat per les propietats inicials de la clapa i el paisatge. Això obre una nova perspectiva en la detecció del deute d'extinció i també en la seva gestió i mitigació, ja que la pèrdua local d'espècies pot ser més o menys important segons la dinàmica recent de cada clapa d'hàbitat i del paisatge dels seus voltants. D'altra banda, aquests resultats també suggereixen que considerar únicament l'àrea actual i pretèrita de les clapes és probablement una aproximació massa simplista en l'anàlisi del deute d'extinció, ja que hi ha mol-



tes altres variables de composició i estructura de la clapa i del paisatge tant o més implicades en els patrons de riquesa d'espècies en una determinada clapa, i que estarien influenciades, encara, per l'escala d'anàlisi (Spiegelberger *et al.*, 2006; Öster *et al.*, 2007; Williams *et al.*, 2009; Guardiola, 2010).

### Implicacions per a la gestió

El deute d'extinció suposa un canvi de paradigma important en la nostra percepció dels sistemes naturals. En primer lloc, perquè l'assoliment d'un equilibri de les poblacions (pel que fa al nombre d'individus) i les comunitats (pel que fa al nombre d'espècies) amb l'ambient, que és un dels axiomes de l'ecologia clàssica, pot ser sovint més una referència teòrica que una realitat. D'altra banda, però, fa molt de temps que l'ecologia considera aquesta possibilitat i advoca per una percepció menys estàtica de l'organització de les comunitats (vegeu Rohde, 2005).

En tot cas, però, la perspectiva que s'obre des del punt de vista de la gestió pot ser sorprenent o fins i tot inquietant: bona part de la biodiversitat, fins i tot la inclosa en espais naturals protegits, pot estar compromesa en un deute d'extinció de proporcions ara per ara desconegudes. Ultra la pèrdua directa d'espècies per la regressió de l'hàbitat cal afegir-hi encara, les possibles extincions en cascada associades als canvis en les xarxes tròfiques locals que se'n derivaran (Brook *et al.*, 2008). Cal tenir present, a més, que aquestes pèrdues semblen probables en un context com el dels espais naturals de Catalunya, que han sofert canvis importants en llur paisatge durant el darrer segle, amb una pèrdua especialment important dels hàbitats oberts.

Tot plegat posa en una certa crisi el model de gestió actual d'aquests espais, basat en el manteniment de l'estat actual dels sistemes. Com es desprèn d'aquest treball, això podria no garantir la conservació de la seva biodiversitat perquè no té en compte la inèrcia de molts processos d'extinció que poden acumular temporalment una elevada diversitat d'espècies en molts hàbitats en regressió, i que això pot donar la falsa sensació que comptem amb hàbitats saludables i en equilibri amb el medi. Pot ser qüestió de temps –segons les característiques de les espècies i dels paisatges circumdants– que el deute comenci a saldar-se i aquests ambients aparentment ben conservats comencin a perdre espècies sense cap raó aparent. Però el deute d'extinció és, a banda d'una amenaça, una oportunitat per a la conservació. Encara hi som a temps per a aplicar mesures per a preservar de l'extinció aquestes espècies, però cal en primer lloc acumular més coneixement sobre els canvis recents en els nostres hàbitats i dels possibles

processos d'extinció de les seves espècies. Per això calen més estudis retrospectius dels canvis recents en els nostres hàbitats i paisatges, a través de la confecció de mapes històrics i de la seva comparació amb els actuals, i estudis empírics encaminats a conèixer la magnitud del deute d'extinció als nostres hàbitats, i la identitat o les característiques dels possibles candidats a extingir-se.

### Agraïments

Aquest treball ha estat finançat pels projectes COCONUT, del 6è Programa Marc de la UE (SSPI-CT-2006-044346), LANDPOLNET, del Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2009-12646), i MONTES, de la convocatòria Consolider-Ingenio del mateix ministeri (CSD2008-00040).

### Referències

- Adriaens, D., Honnay, O. i Hermy, M. (2006). No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation*, 133: 212-224.
- Balmford, A., Bennun, L., Brink, B.T., Cooper, D., Cote, I.M., Crane, P. *et al.* (2005). The convention on biological diversity's 2010 target. *Science*, 307: 212-213.
- Bolòs, O., Vigo, J., Masalles, R.M. i Ninot, J.M. (2005). *Flora Manual dels Països Catalans* (3ª Edició Revisada i Ampliada). Ed. Pòrtic. Barcelona.
- Brook, B.W., Sodhi, N. S., Bradshaw, C.J.A. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(8): 453-460.
- Brooks, T., Tobias, J. i Balmford, A. (1999). Deforestation and bird extinctions in the Atlantic forest. *Animal Conservation*, 2: 211-222.
- Collinge, S.K. (2009). *Ecology of Fragmented Landscapes*. The Johns Hopkins University Press.
- Diamond, J.M. (1972). Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 69(11): 3199-3203.
- Forman, R.T.T. (1995). *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- González Bernáldez, F. (1991). Ecological consequences of the abandonment of traditional and use systems in central Spain. *Options Méditerranéennes*, 15: 23-29.
- Guardiola, M. 2010. *Dinàmica de clapes i canvis en la relació espècies-àrea en plantes vasculares a les joncades del sud de Catalunya*. Treball de Recerca de Doctorat inèdit, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Ox-



- ford University Press, New York, 313 p.
- Guirado, M., Pino, J. i Rodà F. (2006). Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology and Biogeography* 15: 50-62.
- Helm, A., Hanski, I. i Pärtel, M. (2006). Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, 9: 72-77.
- Jackson, S.T. i Sax, D.F. (2010). Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(3): 153-160.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. i Steffan-Dewenter, I. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13(5): 597-605.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. i Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(10): 564-571.
- Larsen, T.B. (2008). Forest butterflies in West Africa have resisted extinction so far (*Lepidoptera: Papilionoidea* and *Hesperioidea*). *Biodiversity and Conservation*, 17: 2833-2847.
- Lindborg, R. i Eriksson, O. (2004). Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, 85: 1840-1845.
- MacArthur R.H. i Wilson E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Médail, F. i Quézel, P. (1997). Hot-spot analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84: 112-127.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. i Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Öster, M., Cousins, S. i Eriksson, O. (2007). Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 18: 859-868.
- Pasqual, R. (2002). *Montsant. Patrimoni natural i paisatge*. Editorial Carrutxa. 214 pàg.
- Piessens, K. i Hermy, M. (2006). Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation*, 132: 382-394
- Piessens, K., Honnay, O., Nackaerts, K. i Hermy, M. (2004). Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography*, 31: 1683-1692.
- Rohde K. (2005). *Non-equilibrium ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, R., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. i Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.
- Spiegelberger, T., Matthies, D., Müller-Schärer, H. i Schaffner, U. (2006). Scale-dependent effects of land use on plant species richness of mountain grassland in the European Alps. *Ecography*, 29: 541-548.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. i Tschardtke, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83: 1421-1432.
- Summerfield, R.J. (1972). Biological inertia – an example. *Journal of Ecology*, 60(3): 793-798.
- Thomas, C.D., Singer M.C., and Boughton D.A. (1996). Catastrophic extinction of population sources in a butterfly metapopulation. *The American Naturalist*, 48: 957-975.
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T. i Lawton, J.H. (2004). Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303: 1879-1881.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. i Nowak, M.A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371: 65-66.
- WallisDeVries, M.F., Poschlod, P. i Willems, J.H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in Northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation*, 104: 265-273.
- Williams, M.R., Lamont, B.B. i Henstridge, J.D. (2009). Species-area functions revisited. *Journal of Biogeography*, 36: 1994-2004.

