

1. Introducció

1.1. La pèrdua global de biodiversitat

“Biodiversitat” és un terme que fa referència a la suma de totes les formes de vida de la Terra o d’una regió geogràfica determinada. Segons la Convenció sobre Diversitat Biològica (CBD) de les Nacions Unides, es reconeixen tres grans nivells de biodiversitat, encara que força relacionats entre sí: diversitat d’ecosistemes, diversitat d’espècies i diversitat genètica (Glowka *et al.*, 1994; Primack & Ros, 2002). Fins i tot deixant de banda les consideracions ètiques i estètiques, la pèrdua de biodiversitat vegetal (i animal) implica enormes conseqüències econòmiques, tant directes com indirectes. Des de l’origen de l’home, les plantes s’han emprat com a font d’aliments, medicines, roba, materials per a la construcció i energia, entre d’altres. A més, les plantes avui constitueixen un material inestimable per la prospecció de nous gens en el camp de la biotecnologia. Tot i aquest “valor afegit” de la biodiversitat (vegeu Taula 1.1), l’explotació desmesurada dels recursos vegetals, la destrucció i/o la fragmentació dels hàbitats naturals, la contaminació ambiental i la introducció d’espècies exòtiques, entre d’altres factors, estan abocant moltes espècies a l’extinció.

TAULA 1.1. BÉNS I SERVEIS QUE ES DERIVEN DE LA PRESERVACIÓ DE LA BIODIVERSITAT (UNEP, 2003).

De suport	Reguladors	D’aprovisionament	Culturals
<ul style="list-style-type: none"> • Formació i retenció de sòls • Reciclatge dels nutrients • Producció primària • Dispersió de pol·len i llavors • Producció d’oxigen • Provisió d’hàbitat 	<ul style="list-style-type: none"> • Manteniment de la qualitat de l’aire • Regulació del clima • Regulació de l’aigua • Control d’inundacions • Control de l’erosió • Purificació de l’aigua • Tractament de deixalles • Detoxificació • Control de plagues i malalties • Protecció contra tempestes 	<ul style="list-style-type: none"> • Fusta • Combustible • Fibra • Productes bioquímics • Medicines naturals • Medicines hemi-sintètiques • Recursos genètics • Recursos ornamentals 	<ul style="list-style-type: none"> • Identitat i diversitat cultural • Valors espirituals i religiosos • Sistemes de coneixement • Valors educatius • Inspiració i valors estètics • Relacions socials • Herència cultural • Recreació i ecoturisme • Simbolisme

Malgrat que la coneguda frase que diu “cada dia s’extingeix una espècie” pot semblar exagerada, les darreres estimacions evidencien que l’actual ritme d’extincions és com a mínim entre 100 i 1.000 vegades més ràpid que el que marca la pròpia natura, i fins i tot alguns autors parlen d’una taxa fins a 10.000 vegades superior que la de les extincions que marca el registre fòssil (Hilton-Taylor, 2000; Baillie *et al.*, 2004). En la seva ponència al Congrés Internacional de Botànica de Sant Louis (1999, EUA), Peter Raven afirmà que es podrien perdre fins a 100.000 espècies de plantes abans de l’any 2050 si es continua al ritme actual de destrucció de la biodiversitat (Anònim, 1999). De fet, les aproximacions més recents sobre la mida de la flora amenaçada a nivell global parlen de que podria haver-hi entre 94.000 i 193.000 espècies de plantes que qualificarien per a alguna de les categories d’amenaça de la UICN (Pitman & Jørgensen, 2002). Això suposa que es podrien perdre entre el 22% i el 67% de totes les espècies vegetals del planeta, segons l’estimació que tinguem en compte sobre el nombre d’espècies vegetals que hi ha a escala global (Prance *et al.*, 2000; Govaerts, 2001; Bramwell, 2002).

L'actual pèrdua d'espècies s'ha qualificat com la "sisena onada" o crisi d'extincions (Leakey & Lewin, 1997) però, a diferència de les cinc "onades" de la història geològica (als períodes Ordovicià, Devonian, Permian, Triàsic i Cretàsic), aquesta és l'única causada gairebé exclusivament per un únic factor: l'home. La darrera versió de la llista vermella de la UICN (Baillie *et al.*, 2004) conté dades relatives a 844 extincions globals documentades des de l'any 1500 d.C. aproximadament, de les quals 110 corresponen a espècies vegetals. Cal però tenir en compte que a la darrera llista vermella de la UICN només s'han avaluat amb les "noves" categories UICN (post-1994) 11.824 espècies vegetals de les prop de 290.000 descrites a escala mundial (Baillie *et al.*, 2004). Convé dir que a la llista vermella del 1997 (Walter & Gillet, 1997) apareixien 33.798 espècies, però emprant les antigues categories UICN, menys restrictives. Un altre factor que dificulta conèixer el nombre exacte d'extincions és que només s'han descrit fins a la data 1.9 milions d'espècies dels 5-30 milions d'espècies que s'estima que existeixen (Baillie *et al.*, 2004). La majoria d'aquestes extincions registrades han succeït en illes, encara que és una tendència que s'està invertint en els últims anys; moltes espècies al llindar de l'extinció es troben ara als continents, on es pot parlar d'"illes" terrestres d'hàbitat que romanen en un "mar" d'hàbitats degradats o inexistents (Pimm & Raven, 2000).

Sigui com sigui, l'home segueix amenaçant, i cada vegada d'una manera més perillosa, la supervivència d'espècies i ecosistemes fruit de la seva explotació de la natura i del seu creixement demogràfic desmesurat. Les principals amenaces derivades de l'activitat humana es poden classificar en els següents grans grups:

1. Pèrdua d'hàbitats (incloent degradació i fragmentació). Aquesta és la causa més important de pèrdua de biodiversitat. A les illes i a les zones amb una densitat de població més alta s'ha destruït ja la major part dels hàbitats naturals. S'estima que s'ha destruït més del 40% de la cobertura boscosa del planeta fruit de les activitats humanes (Baillie *et al.*, 2004), amb alguns pics significatius a les àrees tropicals (91% a Ghana, 82% a Kenya, 87% a Madagascar, 92% a Bangladesh, 94% a les Filipines, 80% a l'Índia, 83% a Vietnam, etc.; Primack & Ros, 2002). Els boscos tropicals humits, que contenen més del 50% de totes les espècies, han perdut més d'un 50% de la seva coberta (Pimm & Raven, 2000).

2. Sobreexplotació d'espècies amb interès econòmic. En el cas dels vegetals, aquests s'han emprat i encara es fan servir extensivament per a l'obtenció d'aliments, fusta (com a combustible i material per la construcció), i medicines, entre d'altres. El seu ús, però, ha deixat d'ésser sostenible amb el creixement de la població i l'expansió del comerç i posa en perill molts tàxons. Per exemple, algunes de les espècies antigament emprades en medicina tradicional xinesa es troben a l'actualitat en perill imminent d'extinció (López-Pujol & Zhao, 2004).

3. Introducció d'espècies exòtiques. L'increment en el transport i el creixement del comerç internacional estan provocant un augment de les introduccions d'espècies al·lòctones, de vegades accidentals però molts cops deliberades. Aquests tàxons poden convertir-se en invasius si desplacen els autòctons quan competeixen per uns recursos limitats, i afecten més negativament les espècies amenaçades, atès que aquestes solen disposar de poques poblacions i de pocs individus. Als Estats Units, per exemple, han estat introduïdes més de 2.000 espècies de plantes exòtiques, i una espècie europea, *Lythrum salicaria*, domina les zones humides de la costa est (Primack & Ros, 2002). A la Mediterrània occidental, han estat especialment greus les invasions de *Carprobatus edulis*, *Senecio inaequidens* i l'alga *Caulerpa taxifolia*, entre d'altres, que han estat reportats a Vilà & Muñoz (1999) i Vilà *et al.* (2001).

4. Contaminació i canvi climàtic global. La contaminació de les diferents matrius ambientals (sòls, aire i aigua) pot afectar la supervivència de moltes espècies. La pluja àcida ja ha

causat la desaparició d'algunes espècies de líquens en certes regions de la Xina (López-Pujol & Zhao, 2004), i la contaminació amb plaguicides representa avui un greu problema als països en desenvolupament (Primack & Ros, 2002). El canvi climàtic global, associat a l'augment de la concentració dels anomenats gasos hivernacle (CO₂ i CH₄, bàsicament) podria suposar un augment de la temperatura global a Europa d'entre 2,0 i 6,3°C cap a l'any 2100 (EEA, 2004) i un augment del nivell del mar. Això pot provocar canvis en les distribucions i abundàncies de les espècies, puix que es produïrien migracions de les espècies i extincions d'aquelles incapaces de dispersar-se a d'altres zones o amb requeriments d'hàbitat específics (Gavilán, 2003). L'estudi de Thomas *et al.* (2004) on combina diferents escenaris de sobreescalfament (baix, mitjà i alt) i capacitat de dispersió de les espècies (amb i sense dispersió) en una mostra de diferents organismes i regions, suggereix que entre un 18 i un 35% de les espècies podrien extingir-se de la superfície de la Terra abans del 2050.

5. Propagació de malalties. Les malalties vegetals, que poden estar provocades per agents infecciosos microscòpics o macroscòpics, també poden representar greus amenaces per a algunes espècies. Les poblacions de castanyer americà (*Castanea dentata*) han estat pràcticament aniquilades a la costa est dels Estats Units per un ascomicet transmès per castanyers xinesos importats (Primack & Ros, 2002).

6. Altres amenaces. Els desastres naturals, els fenòmens estocàstics, els canvis en la dinàmica de les espècies, una falta d'implicació en la conservació de la biodiversitat per part dels governs, i les polítiques de desenvolupament insostenible, representen importants factors de risc per a la biodiversitat en general.

1.2. Susceptibilitat de les espècies a la seva extinció

No totes les espècies tenen la mateixa probabilitat d'extinció enfront d'una determinada amenaça, sigui de tipus natural o derivada d'alguna activitat antropogènica. Intuïtivament, tendiran primer a desaparèixer aquells tàxons d'àrea restringida i amb pocs individus, amb poques poblacions, o bé amb poques poblacions de pocs individus, i també aquells que visquin en un hàbitat molt específic. Pel contrari, aquelles espècies que gaudeixen d'una àmplia distribució, disposin de poblacions grans i puguin viure en diversos tipus d'hàbitat presenten *per se* una "defensa natural" contra les agressions que puguin patir. El primer tipus que hem descrit és el que comunament hom anomena espècies "rars". El concepte de raresa és, però, molt ampli, i de vegades es confon amb el concepte d'espècie "endèmica" i amb el d'espècie "amenaçada". Les espècies endèmiques es defineixen com aquelles restringides a un àmbit geogràfic limitat, i la seva qualificació com a endèmica sempre ve emmarcada per l'escala geogràfica que considerem. Així, per exemple, podem afirmar que *Euphorbia margalidiana* és un endemisme de l'illot de Ses Margalides (Illes Balears), de només uns centenars de m² de superfície, mentre que *Thymus mastichina* és un endemisme de la Península Ibèrica, un territori de més de mig milió de km². El llinar d'endemicitat és, per tant, un criteri absolutament arbitrari. El concepte d'endemisme pot considerar-se un subconjunt dins del concepte de raresa, si l'àmbit geogràfic que considerem és relativament petit (Gaston, 1994). En canvi, el concepte d'amenaça va més aviat lligat a aquells tàxons que estan sofrint una declinació en la seva mida poblacional degut a una causa determinada, i que pot desembocar en llur extinció. Així, per exemple, una espècie d'àmplia distribució pot estar amenaçada perquè estigui patint una malaltia, mentre que una espècie

endèmica o rara pot no sofrir cap tipus d'amenaça i gaudir d'una òptima estabilitat biològica. Tot i això, la tendència és que les espècies rares tinguin més possibilitats d'extingir-se enfront d'una determinada amenaça que no pas les espècies cosmopolites i d'àmplia distribució, a cauda d'una major vulnerabilitat a pertorbacions de tipus demogràfic, genètic, ambiental o catastròfic.

Mentre que el grau d'amenaça es pot mesurar objectivament mitjançant criteris numèrics com els de la UICN (UICN, 2001; per una àmplia discussió dels criteris, vegeu secció 2.2), i l'endemicitat mesurant l'àrea de distribució de l'espècie en qüestió i comparant-la dins el marc geogràfic d'estudi, la raresa és un concepte difícil de mesurar. S'han emprat diversos paràmetres per tal de definir un llistat de raresa: àmbit geogràfic, grau d'especificitat a un hàbitat, freqüència local, endemicitat, abundància relativa, persistència temporal, i mida poblacional total, entre d'altres (Gaston, 1994; Buist *et al.*, 2002; Hartley & Kunin, 2003). Potser la classificació més difosa sigui la de Rabinowitz (1981), segons la qual la raresa pot determinar-se mitjançant tres característiques diferents: l'àrea geogràfica (àmplia o restringida), l'especificitat d'hàbitat (alta o baixa) i l'abundància o mida poblacional local (gran o petita). De la combinació d'aquestes, surten 7 categories de raresa i una d'abundància (vegeu Taula 1.2).

TAULA 1.2. FORMES DE RARESA SEGONS RABINOWITZ (1981).

Tipus	Àmbit geogràfic	Especificitat d'hàbitat	Abundància local*
Tàxon comú o abundant (rarsa de tipus 1)	Ampli	Baixa	Gran
Tàxon rar de tipus 2	Ampli	Alta	Gran
Tàxon rar de tipus 3	Restringit	Baixa	Gran
Tàxon rar de tipus 4	Restringit	Alta	Gran
Tàxon rar de tipus 5	Ampli	Baixa	Petita
Tàxon rar de tipus 6	Ampli	Alta	Petita
Tàxon rar de tipus 7	Restringit	Baixa	Petita
Tàxon rar de tipus 8	Restringit	Alta	Petita

*L'abundància local es considera "gran" quan l'espècie és dominant almenys en alguns llocs; pel contrari, és "petita" si mai és dominant.

Teòricament, els tàxons amb més risc d'extinció seran els de distribució geogràfica limitada, amb poblacions petites i esparses i requeriments ecològics específics (rarsa de tipus 8; Rabinowitz, 1981), atès que són especialment sensibles tant a les amenaces naturals (per exemple fenòmens catastròfics) com a les derivades de l'home. A la pràctica però això no sempre es compleix. En un estudi comparatiu dels endemismes del sud-est de França i dels de Còrsega (Médail & Verlaque, 1997), es va detectar que no hi havia una correlació clara entre el grau d'amenaça real (emprant les categories UICN) i el grau d'amenaça teòric seguint la classificació de Rabinowitz. Així, dels 34 tàxons del sud-est de França assignats a la categoria 8 de màxim risc, només 27 estaven dins alguna de les categories d'amenaça de la UICN (*cf.* Médail & Verlaque, 1997). Una altra limitació del sistema de classificació de Rabinowitz és que no es fa cap distinció entre les causes de la raresa (siguin naturals o antropogèniques) i les seves conseqüències (Fieldler, 2001).

Els conservacionistes de la flora distingeixen dos grans tipus de raresa segons l'origen: la raresa "natural" i la raresa "nova" o "antropogènica" (Huenneke, 1991; Fieldler, 2001; Buist *et al.*, 2002). Les espècies rares de forma natural són aquelles que poden haver tingut des de sempre (durant la seva història evolutiva) una distribució geogràfica limitada o uns requeriments d'hàbitat restringits, ben adaptades a tenir poblacions petites i aïllades, i relativament tolerants a l'endogàmia i a una baixa densitat local. Més vulnerables són, teòricament, les noves espècies rares, aquelles espècies que poden haver estat històricament abundants (però no és condició

necessària) però que han sofert fragmentació del seu hàbitat i ara estan restringides a petites àrees, i que són més susceptibles als efectes de petites mides poblacionals i de l'aïllament de les poblacions (Huenneke, 1991; Oostermeijer, 1996; Fieldler, 2001).

El que caldria prioritzar en conservació, per tant, són les espècies amenaçades, siguin endèmiques, rares o d'àmplia distribució. Segons Laguna *et al.* (1998), si considerem totes les possibles combinacions de parelles de valors entre espècies amenaçades (A), rares (R) i endèmiques (E), la prioritat de conservació hauria d'ésser la següent: ARE, ARnoE, AnoRE, AnoRnoE, noARE, noARnoE, noAnoRE i noAnoRnoE. Sembla no tenir cap raó d'ésser, per tant, l'habitual i excessiva prioritització d'"endemismes estrella" per part de les Administracions; això no treu que, a igualtat de grau d'amenaça, s'hagi de prioritzar l'acció sobre les espècies endèmiques, puix que l'Administració responsable del territori on es troba l'àrea de distribució d'aquella espècie pot ésser l'única capaç de preservar-la (Laguna *et al.*, 1998). Cal però tenir en compte però el valor "patrimonial" i, per tant, emblemàtic dels endemismes, en relació a les polítiques de sensibilització i educació ambiental, criteri adaptat, juntament amb els biològics, per exemple, al Llibre Vermell de la Flora Francesa (Olivier *et al.*, 1995).

De totes maneres, i tal i com està prou reconegut entre els especialistes en conservació de flora (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985), hi ha un cas on convergeixen clarament les tres casuístiques anteriorment exposades: els anomenats "endemismes restringits" (*narrow endemics*), que són aquells tàxons restringits a una àrea molt petita, que solen tenir poques poblacions i molt petites, i que, per tant, estaran clarament amenaçades. Aquest és el cas, com es veurà en el següent apartat, de molts endemismes de la conca Mediterrània.

1.3. Conca Mediterrània: un dels punts calents de biodiversitat mundial

1.3.1. Situació general

La conca Mediterrània destaca com una de les àrees del planeta amb una major riquesa florística, i de fet està catalogada com un dels 25 punts calents (*hotspots*) mundials de biodiversitat. El terme *hotspot* (Myers, 1988) designa aquelles àrees en que calia prioritzar la seva conservació, que eren les que contenien una excepcional concentració d'espècies, amb una elevada taxa d'endemicitat, i que alhora havien sofert una important pèrdua dels seus hàbitats naturals (Myers, 1988; 1990). Usant les espècies de plantes vasculares com a indicadors de biodiversitat, atès que era el grup que millor es coneixia d'organismes i que són essencials per a totes les formes animals (Myers *et al.*, 2000), en principi es van definir 10 *hotspots* en els boscos tropicals del planeta (Myers, 1988); posteriorment se'n van afegir quatre més del mateix tipus de bioma i quatre corresponents a diferents zones de bioclima mediterrani (Sud-oest d' Austràlia, la regió del Cap de Sud-Àfrica, Califòrnia i el Xile mediterrani; Myers, 1990). La darrera llista de *hotspots* (Myers *et al.*, 2000) ja incloïa la conca Mediterrània com un dels 25 *hotspots* a escala global (Figura 1.1). Per tal que una determinada àrea qualifiqui com a *hotspot*, ha de contenir almenys un 0,5% de la flora mundial restringida dins els seus límits (és a dir, 1.500 de les 300.000 espècies de flora mundial), i que hagi perdut com a mínim el 70% de la seva vegetació original o primigènia (Myers *et al.*, 2000). Aquest últim és el criteri que s'empra com a sinònim de l'impacte de les activitats humanes, i a més té una relació directa amb les espècies vegetals, atès que és la vegetació primària la que sol contenir la major part de les espècies, sobretot les endèmiques

(Myers *et al.*, 2000). De fet, tal i com constaten Brooks *et al.* (2002), la majoria de les àrees on hi ha una una gran abundància d'endemismes (els anomenats "centres d'endemicitat") solen estar fortament amenaçats per l'home. Per tant, molts dels endemismes presents en els *hotspots* podrien desaparèixer en els propers anys si no s'emprenen activitats encaminades a la seva conservació, situació que pot agreujar-se pel fet que només un 38% de la superfície total de tots els *hotspots* estava protegida, en forma de parc o de reserva natural, l'any 2000 (Villa-Lobos, 2000). La majoria dels punts calents designats corresponen majoritàriament a regions de boscos tropicals (15 dels 25 *hotspots*), i totes les regions de clima mediterrani tenen el seu *hotspot* corresponent. Les illes, que són un dels ecosistemes més fràgils degut a la vulnerabilitat de les seves espècies, estan en general ben representades en la llista de punts calents. Nou dels *hotspots* estan formats totalment o majoritàriament per illes, i gairebé totes les illes tropicals estan contingudes en un o altre *hotspot*. Malauradament, 16 dels punts calents estan localitzats dins els tròpics, molts dels quals són països amb economies de transició. el que sol ésser sinònim de països subdesenvolupats i de manca de recursos per a la conservació de la natura (Myers *et al.*, 2000).

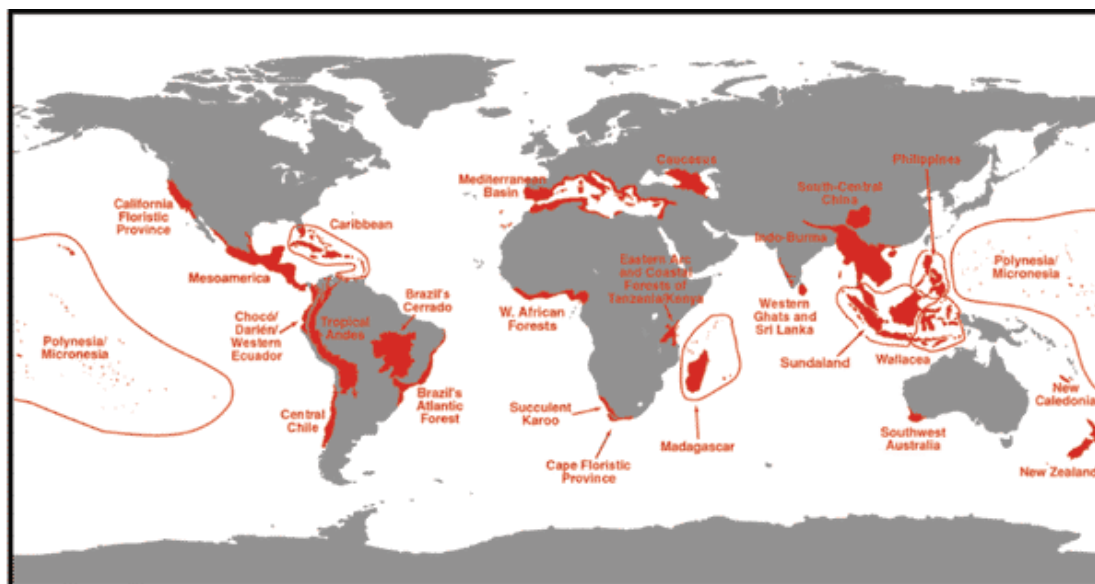


FIGURA 1.1. ELS 25 *HOTSPOTS* MUNDIALS DE BIODIVERSITAT, SEGONS MYERS *ET AL.* (2000).

Els 25 punts calents de biodiversitat contenen en conjunt un total de 133.149 espècies vegetals, el que significa que un 44% de la riquesa florística mundial està continguda exclusivament dins els seus límits. A més, s'estima que també contenen el 35% de les espècies de vertebrats; tot això en una superfície que amb prou feina representa el 11,8% de la superfície terrestre total del planeta. En la majoria de casos però, tots aquests endemismes estan confinats a les àrees on roman la vegetació original, uns escassos 2.123.000 km², el que representa només l'1,4% de la superfície terrestre (Myers *et al.*, 2000). La conca Mediterrània és el segon *hotspot* en nombre total d'espècies (25.000; 30.000 si es tenen en compte les subespècies; Greuter, 1991) i el tercer en nombre d'espècies endèmiques (13.000; vegeu Taula 1.3). En una àrea que amb prou feines arriba a l'1,6% de la superfície terrestre (2.362.000 km²), hi ha continguda més d'un 8% de la riquesa florística mundial. De l'extensió total, només romanen 110.000 km² de la vegetació

primigènia, és a dir, el 4,7% dels boscos caducifolis originaris, fet que situa la Mediterrània a la segona posició pel que fa a modificació d'hàbitat. Tot i això, a la conca Mediterrània la majoria de les espècies endèmiques no es troben a la vegetació primària, sinó que habiten en comunitats permanents no boscoses o en espais semi-naturals oberts (Verlaque *et al.*, 1997).

TAULA 1.3. RIQUESA FLORÍSTICA DELS 25 *HOTSPOTS* MUNDIALS DE BIODIVERSITAT (SEGONS DADES DE MYERS *ET AL.* 2000).

<i>Hotspot</i>	Vegetació primària restant, en km ² (% de la superfície total)	Espècies de flora vascular (i % respecte la riquesa florística del planeta)	Espècies endèmiques de flora vascular (i % respecte la riquesa florística del planeta)	% de la flora d'un hotspot que és endèmica
Andes tropicals	314.500 (25,0)	45.000 (15%)	20.000 (6,7%)	44,4
Mesoamèrica	231.000 (20,0)	24.000 (8%)	5.000 (1,7%)	20,8
Carib	29.840 (11,3)	12.000 (4%)	7.000 (2,3%)	58,3
Bosc atlàntic del Brasil	91.930 (7,5)	20.000 (6,7%)	8.000 (2,7%)	40,0
Chocó/Darién/Oest de l'Equador	63.000 (24,2)	9.000 (3%)	2.250 (0,8%)	25,0
Cerrado del Brasil	356.630 (20,0)	10.000 (3,3%)	4.400 (1,5%)	44,0
Xile central	90.000 (30,0)	3.429 (1,1%)	1.605 (0,5%)	46,8
Província florística de Califòrnia	80.000 (24,7)	4.426 (1,5%)	2.125 (0,7%)	48,0
Madagascar ¹	59.038 (9,9)	12.000 (4%)	9.704 (3,2%)	80,9
Boscos costaners i de l'arc oriental de Kenya i Tanzània	2.000 (6,7)	4.000 (1,3%)	1.500 (0,5%)	35,0
Boscos de l'Àfrica occidental	126.500 (10,0)	9.000 (3%)	2.250 (0,8%)	25,0
Província florística del Cap	18.000 (24,3)	8.200 (2,7%)	5.682 (1,9%)	69,3
Karoo suculent	30.000 (26,8)	4.849 (1,6%)	1.940 (0,6%)	40,0
Conca Mediterrània	110.000 (4,7)	25.000 (8,3%)	13.000 (4,3%)	52,0
Càucas	50.000 (10,0)	6.300 (2,1%)	1.600 (0,5%)	25,4
Sundaland	125.000 (7,8)	25.000 (8,3%)	15.000 (5,0%)	60,0
Wallacea	52.020 (15,0)	10.000 (3,3%)	1.500 (0,5%)	15,0
Filipines	9.023 (3,0)	7.620 (2,5%)	5.832 (1,9%)	76,5
Indo-Birmània	100.000 (4,9)	13.500 (4,5%)	7.000 (2,3%)	51,9
Sud-oest de la Xina	64.000 (8,0)	12.000 (4%)	3.500 (1,2%)	29,2
Ghats occidentals/Sri Lanka	12.450 (6,8)	4.780 (1,6%)	2.180 (0,7%)	45,6
Sud-oest d' Austràlia	33.336 (10,8)	5.469 (1,8%)	4.331 (1,4%)	79,2
Nova Caledònia	5.200 (28,0)	3.332 (1,1%)	2.551 (0,9%)	76,8
Nova Zelanda	59.400 (22,0)	2.300 (0,8%)	1.865 (0,6%)	81,1
Polinèsia/Micronèsia	10.024 (21,8)	6.557 (2,2%)	3.334 (1,1%)	50,8
TOTALS	2.122.891 (12,2)	*	133.149 (44%)	

* No es poden sumar donat que moltes espècies estan compartides entre els diferents *hotspots*.

¹ Inclou les illes Maurici, Reunió, Seychelles i Comores.

Els límits de la conca Mediterrània podem establir-los atenent al criteri seguit per Médail & Quézel (1997), que alhora adoptaren els límits dibuixats al Mapa de Vegetació Natural dels països del Consell d'Europa (Consell d'Europa, 1987) i al mapa de vegetació de la Mediterrània Oriental de Quézel & Barbero (1985) pel als països de la ribera nord, i la isohieta de 100 mm pels països de la ribera sud, que és el límit estàndard entre el bioclima mediterrani i el Sahara (*cf.* Médail & Quézel, 1997). Des del punt de vista biogeogràfic, els arxipèlags de Canàries i Madeira es solen incloure dins la regió Mediterrània (Rivas-Martínez *et al.*, 1993). La conca Mediterrània està considerada com un reservori de biodiversitat vegetal (Myers, 1990; Médail & Quézel, 1997), i constitueix alhora una àrea de refugi i una regió de fort intercanvi florístic i d'especiació activa (Médail & Quézel, 1999). Una de les característiques més identificatives de la conca Mediterrània

és la enorme influència de les activitats humanes en els hàbitats naturals i la flora de la regió, durant diversos milers d'anys. La vegetació original de la Mediterrània, un cop superades del tot les glaciacions quaternàries, consistia en boscos tancats de *Carpinus* i roures caducifolis, o de boscos oberts d'*Amygdalus* i *Pistacia*, mentre que la màquia es limitava a l'illa de Creta (Por, 2003). Després de gairebé 9.000 anys de transformació continuada del territori, la vegetació ha derivat en l'actual màquia esclerofil·la tan representativa dels països de la ribera Mediterrània. Les illes macaronèsiques, tot i la seva inclusió dins la regió Mediterrània, conserven una vegetació original, de l'Oligo-Miocè –la laurisilva-, i amb un grau molt elevat d'endemicitat, a causa del seu aïllament i història evolutiva (lliures de les glaciacions, entre d'altres factors; Quézel, 1995).

La conca Mediterrània ha estat considerada clàssicament com un dels centres mundials d'endemicitat, juntament amb Califòrnia, els Alps europeus, les regions alpines de l'Àfrica central, Nova Caledònia, Hawaii, la regió del Cap de Sud-Àfrica i la regió Sino-Himalàia (Krugger & Rabinowitz, 1985). Un 52% de tota la riquesa florística de la Mediterrània és endèmica (13.000 de 25.000 espècies), però no està distribuïda de forma homogènia. Médail & Quézel (1997; 1999) proposen una sèrie de 10 *mini-hotspots* de biodiversitat mediterrània, àrees amb una elevada riquesa florística, un alt percentatge d'espècies endèmiques i una major degradació dels seus hàbitats. Aquesta llista conté les següents àrees: els arxipèlags de Canàries i Madeira, les muntanyes altes i mitjanes de l'Atlas, el complex Bètico-Rifeny, les illes Tirreniques (Balears, Còrsega, Sardenya i Sicília), els Alps Marítims, el centre i sud de Grècia, Creta, el sud d'Anatòlia i Xipre, la zona compresa per Síria-Líban-Israel i la regió Cirenaica (vegeu Figura 1.2). Els mateixos autors reconeixen que, tot i que els manquen dades, altres regions, com ara la costa Dalmàtica, els Pirineus orientals, algunes parts de la península Itàlica i la Cabília podrien també constituir punts calents de biodiversitat dins la Mediterrània, alguns dels quals apareixen inclosos a la llista de *hotspots* mediterranis de Akeroyd (1999). A banda d'aquests *mini-hotspots*, on la taxa d'endemicitat pot assolir fins i tot el 50% en algunes àrees (com és el cas de Sierra Nevada), no són gens rares les regions de la Mediterrània amb una taxa d'endemicitat superior al 10% (cf. Médail & Quézel, 1997), que sobretot corresponen a illes i a regions muntanyenques.

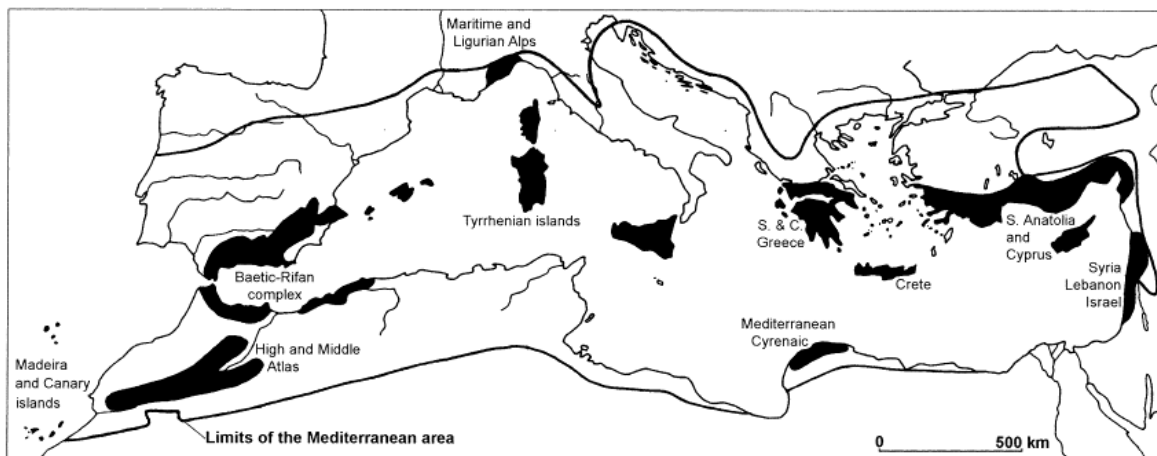


FIGURA 1.2. ELS 10 *MINI-HOTSPOTS* MEDITERRANIS DE BIODIVERSITAT, SEGONS MÉDAIL & QUÉZEL (1999).

1.3.2. Causes, característiques i distribució de l'endemicitat a la conca Mediterrània

Aquesta impressionant riquesa florística tant en nombre d'espècies com d'endemismes es pot explicar per la interacció d'una sèrie de factors biogeogràfics, geològics, climatològics, topogràfics, edàfics i humans. La història paleogeològica i climàtica de la conca Mediterrània és molt complexa i plena de canvis convulsos. Per una banda, puix que la Mediterrània representava els límits septentrionals i meridionals de les grans plaques de Gondwana i Lauràsia, respectivament, va poder actuar, lluny de representar una barrera, com a zona d'intercanvi florístic entre paleocontinents (Quézel, 1995). Per altra banda, l'existència de diverses microplaques tectòniques entre les grans plaques de Gondwana i Lauràsia al Miocè i principis del Pliocè podria haver causat processos d'aïllament geogràfic molt antics restringint algunes espècies a una placa determinada, determinant ja en un cert grau els patrons de distribució actuals (Thompson, 1999). Quézel (1995) proposa una llista de gèneres endèmics i /o originats en microplaques determinades, que haurien actuat com a centres d'especiació i de formació de flora autòctona. Per exemple, considera que alguns gèneres, com per exemple *Silene* i *Thymus*, tenen el seu origen en la microplaca ibèrica (i posteriorment s'han extés), mentre que d'altres, com ara *Vella* i *Boleum*, hi són endèmics (cf. Quézel, 1995). Per altra banda, les zones de col·lisió màxima de les plaques, que haurien donat lloc a fenòmens d'orogènesi alpina i al tancament de la Mediterrània, coincideixen amb àrees que avui dia presenten uns índexs molt elevats d'endemicitat (en general superiors al 15%; vegeu Taula 1.4 i Figura 1.3), com ara Marroc-sud de la península Ibèrica (endemicitat ~ 25%) i el sud d'Anatòlia-Taure-Llevant (endemicitat ~ 25%; Verlaque *et al.*, 1997). Un exemple d'aquest tipus de processos en una altra banda del planeta és la col·lisió del subcontinent indi amb Àsia durant l'Eocè, que va provocar la formació dels Himàlaies i l'altiplà tibetà i derivà en la creació d'un enorme focus de riquesa florística amb més de 17.000 espècies de plantes vasculares gairebé la meitat de les quals endèmiques (López-Pujol & Zhao, 2004). Un dels fets geològics que més influència ha tingut en la diversitat florística del present és l'anomenada "crisi del Messinià", un procés d'aridificació de la conca Mediterrània que va durar prop de mig milió d'anys i en el qual tingué lloc es un assecament substancial del proto-mar Mediterrani i es produïren grans migracions florístiques des d'Àfrica i Àsia oriental (Bocquet *et al.*, 1978; Por, 2003).

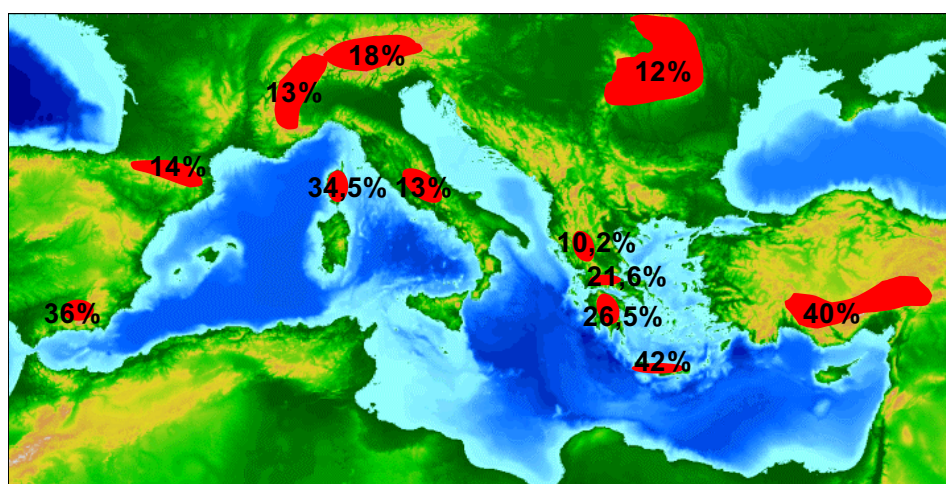


FIGURA 1.3. TAXA D'ENDEMICITAT DE LES FLORES MUNTANYENQUES (> 1.700 M), SEGONS DADES DE LA TAULA 1.4.

TAULA 1.4. TAXA D'ENDEMICITAT DE LA FLORA DELS PRINCIPALS SISTEMES MUNTANYOSOS DE LA CONCA MEDITERRÀNIA.

Regió	Taxa d'endemicitat (en %)	
	Global	Muntanyenc (> 1.700m*)
Sierra Nevada	3,8% (Blanca <i>et al.</i> , 1998)	36% (Favarger, 1972)
Pirineus	5% (Villar & García, 1989)	14% (Favarger, 1972)
Sud-est de França	7,2% (Médail & Verlaque, 1997)	13,4 (Médail & Verlaque, 1997)
Còrsega	11% (Médail & Verlaque, 1997)	34,5% (Médail & Verlaque, 1997)
Alps occidentals	—	13% (Favarger, 1972)
Alps orientals	—	18% (Favarger, 1972)
Apenins	—	13% (Favarger, 1972)
Macedònia	—	11% (Strid, 1993)
Pindos	—	10,2% (Strid, 1993)
Stereia Hellas	—	21,6% (Strid, 1993)
Peloponès	12,5% (Iatrou, 1986)	26,5% (Strid, 1993)
Càrpats	—	12% (Favarger, 1972)
Creta	10% (Turland <i>et al.</i> 1993)	42% (Strid, 1993)
Sud de Turquia	20% (Verlaque <i>et al.</i> , 1997)	40% (Verlaque <i>et al.</i> , 1997)

*Segons criteri de Médail & Verlaque (1997).

Les glaciacions del Quaternari també son un factor d'enorme importància en la configuració florística de la conca Mediterrània, atès el paper jugat per aquesta com a refugi glacial. L'inici del període glacial a l'Hemisferi Nord va començar fa uns 2,4 milions d'anys, amb les majors oscil·lacions climàtiques durant els darrers 700.000 anys, caracteritzades per cicles d'uns 100.000 anys amb màxims glacials i interglacials temperats (Hewitt, 1996; 1999). L'últim màxim glacial va acabar fa uns 18.000 anys deixant pas a l'actual període interglacial; tot i això, els últims gels del Dryas Recent no es retiraren fins fa uns 12.000 anys (Hewitt, 1999). El Quaternari a Europa es va caracteritzar per diversos cicles de contracció/expansió de l'àrea de distribució de les espècies seguint les oscil·lacions climàtiques: contracció de l'àrea de distribució cap al sud d'Europa durant els períodes freds, i expansió cap al nord durant els períodes càlids (Hewitt, 1996; Taberlet *et al.* 1998; Hewitt, 1999; Taberlet & Cheddadi, 2002). L'adveniment de cada nou màxim glacial probablement produïa l'eliminació de les poblacions de la part septentrional de la seva àrea de distribució, quedant acantonades en els refugis glacials del sud. Contràriament, en els períodes interglacials es produïa una nova expansió de les poblacions -que havien sobreviscut als refugis glacials- cap al nord, a partir de nuclis situats al marge septentrional d'aquests refugis glacials; l'augment de les temperatures hauria eliminat moltes de les poblacions del sud, seguint per tant un esquema d'oscil·lació N-S durant els diversos cicles climàtics, convertint, d'aquesta manera, les poblacions centrals probablement en les de màxima supervivència (Hewitt, 1996). Les zones muntanyenques dels refugis glacials del sud d'Europa haurien, però, actuat també com a refugi de les espècies durant els períodes d'escalfament interglacial, mitjançant l'expansió de les espècies cap a zones de major altitud, i retornant a zones de baixa altitud amb una nova formació dels gels (Hewitt, 1996; Bauert *et al.*, 1998; Hewitt, 1999; Petit *et al.*, 2003). A l'Amèrica del Nord s'haurien produït processos molt similars, ben documentats per dades pol·líniques (Davis, 1976; 1981; Pielou, 1991). Els refugis glacials del sud d'Europa es localitzaren sobretot en les zones muntanyenques de la conca Mediterrània, on una topografia molt complexa oferia tota una varietat de microclimes i hàbitats adequats per a la supervivència de la flora durant tant els períodes freds com els càlids (Hewitt, 1999; Taberlet & Cheddadi, 2002). Els refugis més importants foren les zones muntanyoses del sud de la península Ibèrica, de la península Italiana i

de la península Balcànica, i en menor mesura, de Grècia, de Turquia i del Pròxim Orient (Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998; Tzedakis *et al.*, 2002; vegeu Figura 1.4), encara que també s'han hipotetitzat altres refugis, com ara Còrsega, Bulgària, Crimea i el Càucas (Hewitt, 1999). Mentre que el nord d'Europa sembla que es va recolonitzar a partir dels refugis ibèrics i balcànics, la barrera alpina hauria impedit la majoria de rutes migratòries des de la península Itàlica (Taberlet *et al.*, 1998; Utelli *et al.*, 1999), encara que s'han presentat com a hipòtesi rutes migratòries des d'Itàlia per a *Abies alba* (Konnert & Bergmann, 1995) i per a roures (Dumolin-Lapègue *et al.*, 1997; Ferris *et al.*, 1998). Sembla que els Pirineus també haurien actuat com a barrera a la dispersió de les espècies en els períodes interglacials, però en menor mesura que els Alps (Hewitt, 1999; Petit *et al.*, 2003). Les migracions des dels refugis de Grècia i Turquia sembla que haurien quedat bloquejades per les colonitzacions empreses pel refugi balcànic, situat més al nord.

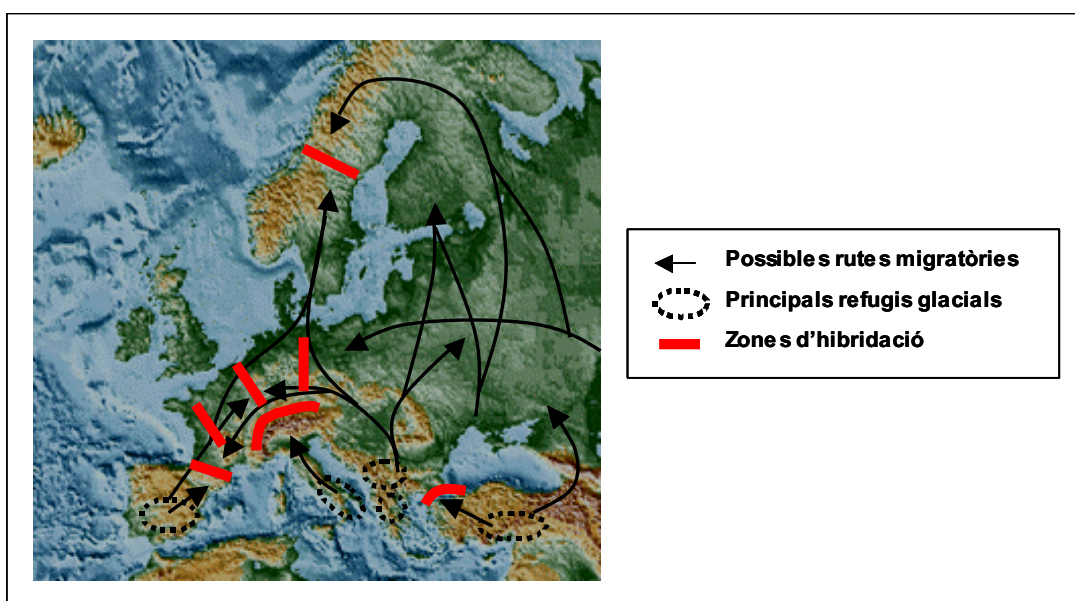


FIGURA 1.4. POSSIBLES RUTES MIGRATÒRIES I REFUGIS GLACIALS DURANT EL QUATERNARI A EUROPA [ELABORAT A PARTIR DE DADES DE HEWITT (1996, 1999)].

Els efectes de les glaciacions en la configuració de la flora són ben visibles si hom contempla les Taules 1.4, 1.5 i 1.9, i les Figures 1.3, 1.4 i 1.5. Per una banda, els països que contenen els hipotètics refugis glacials (la ribera nord de la mar Mediterrània) són els que tenen un nombre més alt d'espècies de plantes (vegeu Taula 1.5), a causa del paper jugat pels refugis glacials com a lloc de supervivència però també de creació de noves espècies, atesa la gran diversitat de relleu, hàbitats i microclimes de les zones muntanyoses dels països del sud d'Europa (Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998). Per altra banda, si hom observa la Figura 1.3, es pot deduir un gradient creixent en la taxa d'endemicitat de nord a sud: les taxes d'endemicitat relativament petites dels massissos septentrionals de la conca Mediterrània (Pirineus, Alps, Apenins i Nord de Grècia) contrasten amb els del sud de la península Ibèrica, el Peloponès i el sud de Turquia, àrees sense possibilitat d'expansió de les seves poblacions per un efecte de "bloqueig" per a les migracions des de les àrees més septentrionals dels refugis glacials i per la presència dels grans massissos muntanyosos més al nord (Alps i Pirineus, bàsicament). D'aquesta manera, aquestes

poblacions, en els períodes interglacials, restaven obligades a sobreviure al lloc on eren o a ascendir les muntanyes en busca de millors condicions, on trobaven moltes oportunitats per a la vicariança i per a l'especiació al·lopàtrica. De fet, les zones de més altitud de les serralades muntanyoses de la Mediterrània són més riques en endemismes que no pas les zones de baixa altitud, probablement a causa del paper que les zones culminals haurien jugat com a refugi d'espècies en les etapes d'escalfament interglacial. Així, per exemple, a les zones altes de Sierra Nevada, l'índex d'endemicitat global està al voltant del 30-40%, i en determinades àrees pot arribar a un 80% (Blanca *et al.*, 1998).

TAULA 1.5. RIQUESA FLORÍSTICA TOTAL I ENDÈMICA DELS DIFERENTS PAÏSOS I/O TERRITORIS DE LA CONCA MEDITERRÀNIA.

País o territori	Flora vascular total	Flora endèmica total (i %)	Flora endèmica / 10.000 km ²
Albània	3.000 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	24 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,80%)	8,76
Alemanya	2.700 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	6 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,22%)	0,17
Àustria	3.100 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	35 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (1,13%)	4,23
Balears	*1.500 (Médail & Verlaque, 1997)	180 (Médail & Verlaque, 1997) (12,00%)	358,99
Bèlgica	1.550 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	1 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,06%)	0,33
Bulgària	3.600 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	320 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (8,89%)	28,95
Còrsega	2.465 (Jeanmonod <i>et al.</i> , 2001)	131 (Jeanmonod <i>et al.</i> , 2001) (5,31%)	150,92
Creta	*1.706 (Turland <i>et al.</i> , 1993)	*171 (Turland <i>et al.</i> , 1993) (*10,02%)	196,55
Dinamarca	1.450 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	1 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,07%)	0,23
Espanya continental	*5.000 (Simón-Zarzoso, 1994)	*720 (Barreno <i>et al.</i> , 1984) (14,40%)	14,59
Finlàndia	1.045 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	0 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0%)	0,00
França	4.650 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	133 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (2,86%)	2,48
Grècia continental	5.000 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	742 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (14,84%)	60,32
Hongria	2.200 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	38 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (1,73%)	4,11
Irlanda	950 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	?	?
Israel i Palestina	2.225 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	165 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (7,41%)	79,71
Itàlia continental	4.870 (Médail & Quézel, 1997)	570 (Médail & Quézel, 1997) (11,70%)	22,66
Ex-Iugoslàvia	5.350 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	137 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (2,56%)	5,35
Jordània	2.100 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	145 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (6,90%)	16,23
Líban	2.600 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	311 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (11,96%)	299,04
Noruega	1.600 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	1 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,06%)	0,03
Països Baixos	1.200 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	?	?
Polònia	2.450 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	3 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,12%)	0,10
Portugal	2.600 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	114 (Gómez-Campo <i>et al.</i> , 1984) (4,38%)	12,76
Regne Unit	1.550 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	16 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (1,03%)	0,66
Romania	3.400 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	41 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (1,20%)	1,78
Sardenya	*2.054 (Bocchieri, 1995)	*200 (Médail & Quézel, 1997) (*9,74%)	83,02
Sicília	*2.700 (Raimondo <i>et al.</i> , 1994)	*310 (Médail & Quézel, 1997) (*11,48%)	120,58
Síria	3.100 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	395 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (12,74%)	21,33
Suècia	1.750 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	1 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,06%)	0,02
Suïssa	3.000 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	1 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (0,03%)	0,25
Turquia	8.998 (Güner <i>et al.</i> , 2001)	2.675 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (29,7%)	34,32
Ex-Txecoslovàquia	2.600 (Davis <i>et al.</i> , 1997)	62 (Davis <i>et al.</i> , 1997) (2,38%)	4,86
Xipre	*1.620 (Alziar, 1995)	*170 (Alziar, 1995) (*10,49%)	183,76

*S'inclouen subespècies i varietats.

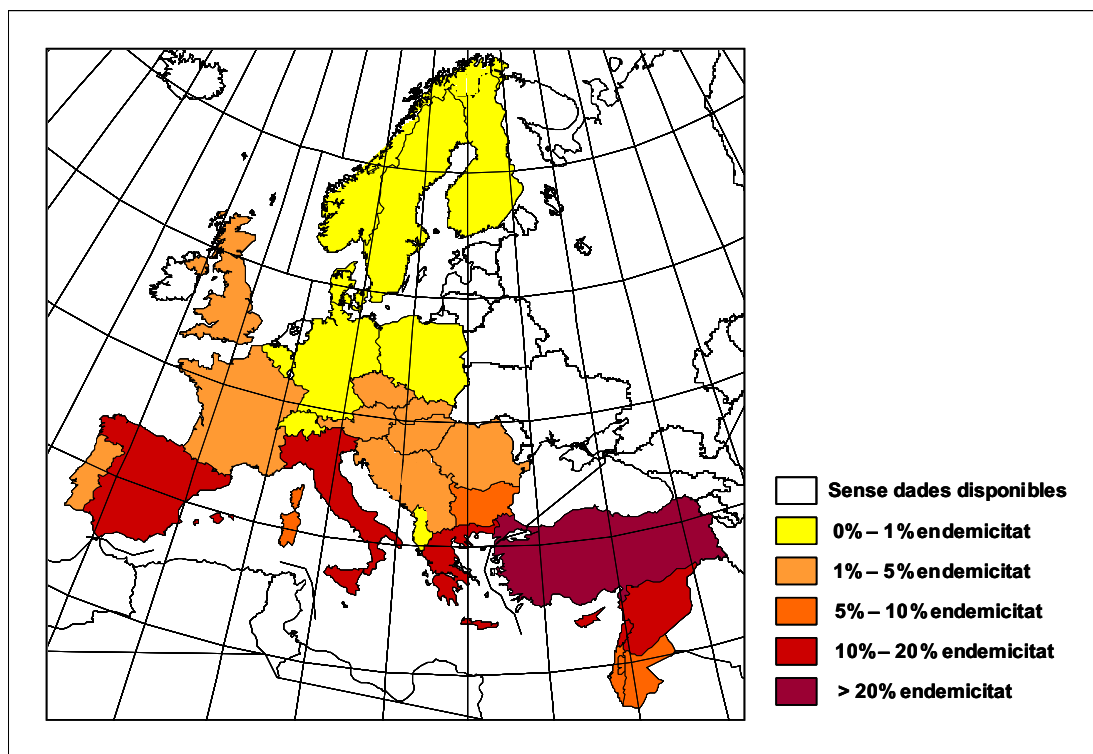


FIGURA 1.5. TAXA D'ENDEMICITAT ALS DIFERENTS PAÏSOS I/O TERRITORIS EUROPEUS, SEGONS DADES DE LA Taula 1.5.

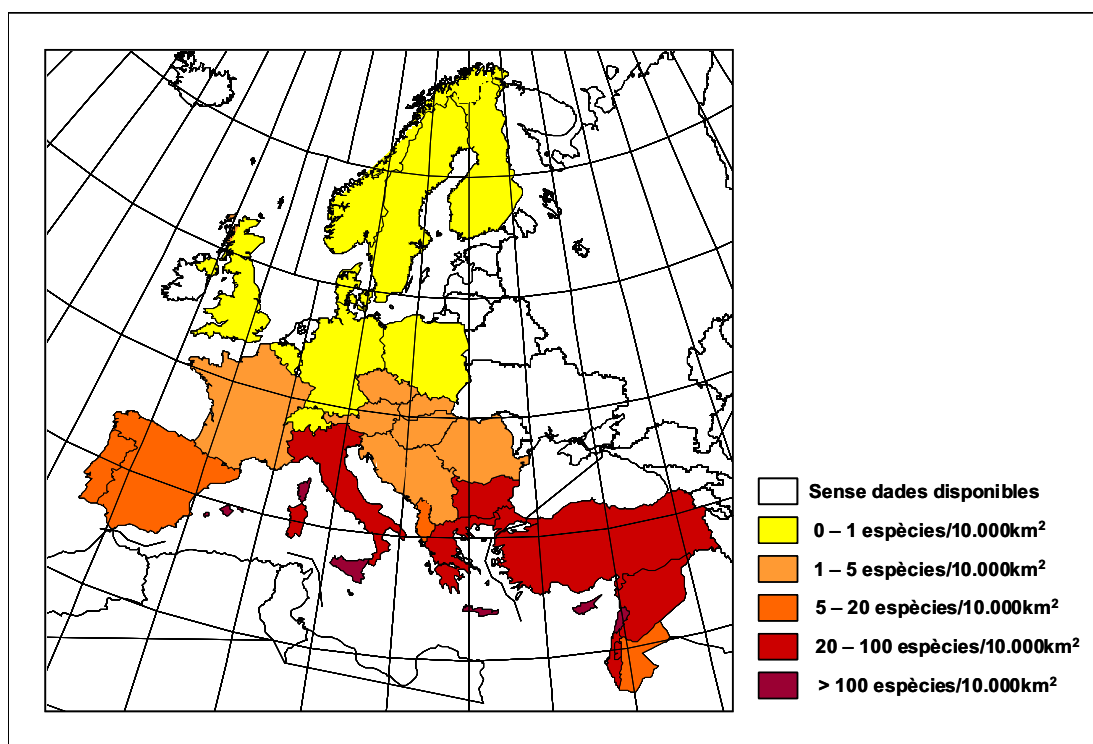


FIGURA 1.6. NOMBRE D'ESPÈCIES ENDÈMIQUES CADA 10.000 Km² ALS DIFERENTS PAÏSOS I/O TERRITORIS EUROPEUS, SEGONS DADES DE LA Taula 1.5.

1.3.3. *Endemismes i diversitat genètica*

Un altre efecte de les glaciacions del Quaternari pot trobar-se en els patrons de distribució actuals de la variabilitat genètica intraespecífica. Els ràpids (fins a 2000 m/any per a algunes espècies d'arbres; Hewitt, 1999) i extensius processos de colonització (dispersió leptocúrtica) de les espècies des dels refugis del sud en cadascun dels períodes interglacials haurien implicat "colls d'ampolla" derivant en una pèrdua de diversitat genètica (pèrdua d'al·lels i davallada de l'heterozigosi) en les poblacions del nord, mentre que les poblacions més estables del sud mantindrien nivells de diversitat més elevats. L'extinció de les poblacions del nord a cada nou període glacial hauria accentuat aquest gradient de diversitat sud-nord. Aquests patrons han estat demostrats amb l'ajuda de marcadors moleculars (isoenzims i DNA citoplasmàtic) per al territori europeu tant en animals (Wallis & Arntzen, 1989; Cooper *et al.*, 1995; Taberlet *et al.*, 1998) com en plantes (Demesure *et al.*, 1996; Dumolin-Lapègue *et al.*, 1997; King & Ferris, 1998; Taberlet *et al.*, 1998; Utelli *et al.*, 1999). A Nord-Amèrica, ha estat documentada una manca de diversitat genètica en les poblacions septentrionals, lluny dels refugis glacials, respecte de les meridionals per a moltes espècies vegetals (Chritchfield, 1984; Cwynar & MacDonald, 1987; Lewis & Crawford, 1995; entre d'altres). Els moviments de les espècies cap a altituds més grans durant els períodes interglacials i cap a menors altituds durant els màxims glacials no haurien suposat, en canvi, una pèrdua substancial de la seva variabilitat genètica, ja que aquest tipus de colonització implica una menor incidència dels "colls d'ampolla" per motiu de les menors distàncies de dispersió (Hewitt, 1996; 1999). En determinats casos, aquests moviments "verticals" haurien afavorit l'entrada en contacte de diversos *pools* genètics relativament propers entre sí provocant fenòmens d'especiació reticulada, com ha estat demostrat, per exemple, en *Armeria* (Gutiérrez *et al.*, 2002).

Per altra banda, les poblacions de les espècies en els diferents refugis del sud d'Europa generalment mostren una diferenciació genètica molt marcada, degut, bàsicament, al seu aïllament geogràfic. Durant els períodes glacials, l'aïllament d'aquestes espècies al nord per les capes de gel i per la Mediterrània i els deserts al sud, hauria impedit qualsevol intercanvi florístic o reforçament poblacional (Hewitt, 1996). Per altra banda, els diferents estudis amb marcadors moleculars han revelat una divergència genètica considerable entre els diferents refugis de la Mediterrània, probablement a causa de l'aïllament geogràfic no només en els períodes glacials, sinó també durant els interglacials (Tzedakis *et al.*, 2002). Aquest aïllament geogràfic, amb el conseqüent aïllament genètic, hauria promogut els processos de divergència i d'especiació, junt amb l'adaptació a les condicions de cada un dels refugis (Hewitt, 1996; Thompson, 1999; Tzedakis *et al.*, 2002); procés especialment marcat sobretot en les poblacions que no haurien estat font d'expansió cap a les terres del nord (Petit *et al.*, 1998), com són els casos de la península Itàlica, de Grècia i de Turquia. La enorme variabilitat topogràfica i microclimàtica de les penínsules muntanyoses del sud d'Europa hauria afavorit la divergència al·lopàtrica i la posterior especiació. Alguns estudis genètics realitzats en poblacions actuals en els diferents refugis glacials han revelat, però, dates cronològiques de divergència de centenars de milers d'anys o fins i tot més, cosa que excedeix el període de variacions climàtiques pleistocèniques (Taberlet *et al.*, 1998; Hewitt, 2000; Stewart & Lister, 2001), i que suggereix que molts fenòmens de divergència i d'especiació haurien començat des del moment de l'arribada d'aquestes espècies al continent europeu des d'Àsia o Àfrica per un simple procés d'aïllament per distància a les noves poblacions establertes (Taberlet *et al.*, 1998; Hewitt, 1999).

Tot i això, cada cop sembla que té més pes la hipòtesi de l'existència de refugis glacials més al nord dels que clàssicament s'han considerat. Dades de radiocarboni, tant en animals com

en vegetals, durant el darrer màxim glacial, fan pensar que diversos punts de l'est, centre i oest d'Europa haurien servit també com a refugis glacials secundaris o críptics (Stewart & Lister, 2001; Petit *et al.*, 2003) i per tant possibles punts de partida de colonització de les àrees que s'anaven alliberant de les plaques de gel. Així, per exemple, estudis amb isoenzims i DNA mitocondrial han revelat que les poblacions de *Pinus sylvestris* del nord-oest d'Escòcia són molt diferents de les britàniques i de les de l'Europa continental, i que podrien provenir d'un refugi situat al sud-oest d'Irlanda (Kinloch *et al.*, 1986; Bennett, 1995; Sinclair *et al.*, 1999); per contra, les poblacions britàniques provindrien del continent (Birks, 1989). Els Càrpats també haurien actuat com a refugi glacial per a diverses espècies, com ara *Alnus glutinosa* (King & Ferris, 1998) i *Aconitum lycoctonum* (Utelli *et al.*, 1999). Tant animals com plantes haurien sobreviscut en hàbitats protegits, com ara coves, valls profundes i massissos calcaris (Stewart & Lister, 2001) en diverses regions com ara el sud-oest d'Irlanda, el sud d'Alemanya, nord de la ex-Iugoslàvia, Hongria, Eslovàquia i Romania (Stewart & Lister, 2001; Petit *et al.*, 2003).

La presència d'aquests refugis glacials més al nord podria fer perdre part de seva validesa a les prediccions de menor diversitat genètica en les zones al nord dels refugis glacials. Petit *et al.* (2003) van investigar els patrons de diversitat del DNA cloroplàstic en 22 espècies d'arbres, i van trobar que les poblacions genèticament més divergents eren les situades al sud i centre d'Itàlia, Còrsega i les de la Península Balcànica i Grècia, però, a diferència de les prediccions pre-establertes, les poblacions de la Península Ibèrica no eren tant divergents com s'esperava (potser degut a possibles colonitzacions des de la península Itàlica o els Balcans) i apareixien poblacions també força divergents als Càrpats (Romania) i als Alps Dinàrics (Croàcia). El que sí sorprenia eren les zones amb més diversitat genètica, que corresponien a àrees al nord de les principals serralades muntanyoses (França central, nord de Suïssa, sud d'Alemanya i Eslovàquia), mentre que les poblacions més al nord i més al sud estaven més depauperades genèticament. Petit *et al.* (2003) expliquen aquest fet argumentant una convergència en les rutes de colonització i una mescla d'haplotips de cpDNA divergents, sobretot en el cas que els refugis glacials que haurien servit de font de colonització no estiguessin massa allunyats d'aquestes regions d'alta diversitat genètica. De fet, les zones de contacte o de mescla entre les diferents poblacions colonitzadores, conegudes com *suture zones* (Remington, 1968), s'han proposat com àrees d'hibridació, evolució de formes recombinants i d'espècies (Hewitt, 1999), essent també zones amb una diversitat genètica superior a l'esperada (Taberlet *et al.*, 1998), moltes de les quals coincidirien amb aquests refugis críptics (vegeu Figura 1.4). L'augment de les temperatures en els períodes interglacials, per altra banda, hauria provocat la desaparició de poblacions del sud, amb la conseqüent pèrdua de diversitat genètica (Petit *et al.*, 2003).

1.3.4. Tipologia de l'endemicitat a la conca Mediterrània

Sigui com sigui, la conjugació de factors geològics i climàtics ha resultat en una enorme riquesa florística tant a nivell de nombre d'espècies com de taxes d'endemicitat. Tal i com ha quedat reflectit anteriorment, les regions que han patit grans canvis geològics i les que han estat refugis quaternaris de flora contenen un alt nombre d'espècies endèmiques, tant d'origen relicte (paleoendemismes i patroendemismes) com d'origen més recent (esquizoendemismes i apoendemismes; *cf.* Favarger & Contandriopoulos, 1961). La creació d'un gran nombre de sistemes aïllats orogràfics, insulars o edàfics ha permès tant la conservació (paleoendemismes) com la diferenciació (neoendemismes) de les espècies endèmiques (Verlaque *et al.*, 1997). Els

paleoendemismes (espècies filogenèticament aïllades per extinció dels seus avantpassats i habitualment d'origen terciari, amb distribucions restringides fruit dels canvis climàtics severos del Quaternari) i els patroendemismes (endemismes diploides primitius que poden ser l'origen d'espècies de distribució més àmplia i generalment d'un nivell de ploïdia més alt) constitueixen l'element conservatiu o "passiu" de la flora endèmica, mentre que els esquizoendemismes (tàxons que divergeixen d'un avantpassat comú per fragmentació de la seva àrea i que mantenen el mateix nivell de ploïdia, i que són entre ells endemoviciants) i els apoendemismes (endemismes poliploides que poden ser simpàtrics o parapàtrics respecte a un avantpassat diploide d'àmplia àrea de distribució) en representen l'element "actiu" (Verlaque *et al.*, 1995), ja que són tàxons que presenten una diferenciació recent que pot continuar encara a l'actualitat. Hi ha dos grans centres d'endemicitat a la conca Mediterrània: un centre occidental, que inclou la península Ibèrica i el Marroc, i un centre oriental, format per Grècia i Turquia (Médail & Quézel, 1997), configurant així un model bipolar d'endemicitat.

TAULA 1.6. TIPOLOGIA DE L'ENDEMICITAT EN DIFERENTS TERRITORIS DE LA CONCA MEDITERRÀNIA.

Territori	Paleoendemismes	Patroendemismes	Esquizoendemismes	Apoendemismes
Illes Canàries ¹	27%	4%	59%	10%
Illes Balears ²	21%	9%	60%	10%
Provença ³	12%	16%	55%	17%
Còrsega ⁴	18,5%	13,5%	49%	19%
Creta ⁵	14%	3%	78%	5%
Peloponès ⁶	6%	9%	73%	12%
Atlas (Marroc) ⁷	13%	0%	83%	4%

¹Borgen (1979); ²Contandriopoulos & Cardona (1984); ³Verlaque *et al.* (1997); ⁴Verlaque *et al.* (1995); ⁵Montmollin (1991); ⁶Iatrou (1986); ⁷Galland (1988).

Molts dels paleoendemismes i d'altres tàxons d'origen antic es caracteritzen per una distribució molt limitada i/o disjunta, solen pertànyer a grups taxonòmics amb una ràtio baixa espècies/gènere, presenten una estratègia biològica de vida llarga i solen trobar-se en hàbitats insulars o oròfils (Comes, 2004). La majoria dels endemismes insulars i oròfils mediterranis són, però, esquizoendemismes, formats per fragmentació d'àrees contínues (per causes geològiques – deriva de microplaques, fenòmens d'orogènesi, formació d'illes- o climàtiques –glaciacions del Quaternari- i posterior aïllament genètic. Els fenòmens de vicariància regional en espècies congenèriques són molt nombrosos a la conca Mediterrània, i destaquen alguns casos força espectaculars com els vicariants localitzats als extrems est i oest de la Mediterrània (model bipolar), com per exemple *Viola cazorlensis* (endèmica de la serra de Cazorla) i *Viola delphinantha* (endèmica de Grècia i del sud de Bulgària; Akeroyd, 1999). Molts d'aquests neoendemismes es caracteritzen per una estratègia de vida curta, i pertanyen a grups taxonòmics que contenen un alt nombre de nous tàxons creats per processos de divergència ecogeogràfica fruit de radiacions relativament recents i ràpides (Comes, 2004). La flora Mediterrània és especialment rica en distribucions disjunctes d'espècies emparentades, subespècies o fins i tot de poblacions dins una mateixa espècie, fenomen que s'ha atribuït al moviment i aïllament de microplaques tectòniques, a l'aïllament insular per canvi del nivell del mar i formació de sistemes muntanyosos, així com a fenòmens de dispersió a llarga distància (Thompson, 1999), però també a una especialització ecològica (Debusche & Thompson, 2003).

Si hom observa la taula 1.6 (descartant les Canàries i l'Atlas), la part occidental de la conca Mediterrània presenta unes taxes relativament altes (28-32%) d'endemismes relictos (paleo- i

patroendemismes), mentre que la resta són neoendemismes (al voltant del 50% són esquizoendemismes i entre el 10-19% són apoendemismes). Aquests valors s'han relacionat amb l'antiguitat de la plataforma geològica i les glaciacions del Quaternari (Verlaque *et al.*, 1997). A la part oriental hi ha una preponderància dels endemismes vicariants (esquizoendemismes) (73-78%) a causa de la relativa joventut geològica d'aquesta regió, a un paper més moderat de les glaciacions del Quaternari i a la presència de roques ultramàfiques (Verlaque *et al.*, 1997; Médail & Quézel, 1999). En ambdós casos però, l'aïllament insular ha permès una millor preservació de les espècies paleoendèmiques (Greuter, 1995). Les Balears i Còrsega destaquen pel seu alt percentatge en endemismes relictos, reflex de la seva ja molt antiga separació respecte el sud-est de la placa Ibèrica, que ha permès la seva conservació. Per altra banda, en un estudi de la flora endèmica de Còrsega (Verlaque *et al.*, 1995), sembla que els diferents tipus d'endemismes segueixen una distribució altitudinal: mentre que la majoria de paleoendemismes i apoendemismes es localitzen en regions de baixa altitud, generalment lligades a l'element mediterrani, els esquizoendemismes i els patroendemismes solen habitar majoritàriament en els estatges superiors, lligats a diferents elements biogeogràfics.

S'havia postulat per als endemismes de la conca Mediterrània que la seva estratègia de vida era de tolerància a l'estrés (Verlaque *et al.*, 1997; Médail & Verlaque, 1997), segons el model del triangle CSR de Grime (1985), que situa set estratègies de vida diferent en un triangle, amb tres estratègies extremes en cada un dels vèrtexs, competitiva, ruderal i de tolerància a l'estrés. No obstant, estudis recents (Lavergne *et al.*, 2003; Lavergne *et al.*, 2004), on es compara la biologia i l'ecologia en detall de 20 parells d'espècies endèmiques restringides envers d'àmplia distribució, demostra que les espècies endèmiques no mostren una tolerància superior a l'estrés respecte a les d'àmplia distribució. Els endemismes mediterranis sí que tenen, però, una clara relació amb hàbitats dràstics (sotmesos a sequedat, vent, etc.) o especialitzats, de recursos limitats, i presenten una clara ineptitud a les situacions de forta competició i pertorbació, degut a la seva manca de flexibilitat ecològica. Tot i això, les espècies endèmiques poden tolerar algunes pertorbacions si aquestes redueixen la competició i no s'esdevenen amb massa freqüència (Verlaque *et al.*, 1997; Médail & Verlaque, 1997).

Segons diversos autors (Verlaque *et al.*, 1997; Médail & Verlaque, 1997; Lavergne *et al.*, 2005) el factor edàfic juga un paper determinant en aquest fet, atès que molts dels endemismes són rupícoles, lligats a l'absència de sòls evolucionats o bé es desenvolupen en sòls molt particulars (àcids, etc), en llocs de pendents molt pronunciats, poques espècies acompanyants i pobre cobertura vegetal, on hi ha una baixa intensitat de competició entre espècies. Els afloraments de diferents tipus de roques (dolomítiques, serpentines, etc) han permès l'aparició d'una flora rica lligada a cada tipus de roques. Els biòtops especialitzats, sovint rupícoles i/o oròfils, tant propicis per a les espècies endèmiques, són del tot desfavorables per a les espècies anuals, que necessiten d'un sòl capaç de conservar llurs bancs de granes. La tendència oròfila tant marcada dels endemismes mediterranis (al voltant de la meitat dels endemismes del sud-est de França i de Còrsega viuen a la muntanya mitjana; Verlaque *et al.*, 1997) es deu a que als sistemes muntanyosos els tàxons es beneficien d'una gran quantitat de microhàbitats especialitzats i d'una competició interespecífica limitada. En el treball de Médail & Verlaque (1997), la majoria de les espècies endèmiques del sud-est de França i de Còrsega pertanyien a comunitats relativament inhòspites, com ara herbassars sobre roca calcària a mitjanes i elevades altituds, tarteres, penya-segats tant muntanyencs com costaners, gorges, etc.

Dels estudis de Lavergne *et al.* (2003; 2004) se'n desprèn que les espècies endèmiques mediterrànies responen a un patró biològic comú: són significativament més petites, produeixen

menys flors i aquestes són més petites, amb una separació estigma-antera menor, amb ràtios pol·len/òvul més petites i produeixen menys llavors per planta que les d'àmplia distribució. El conjunt d'aquests factors pot derivar en uns nivells més elevats de consanguinitat, en una menor transferència de pol·len i llavors, i en una limitada capacitat colonitzadora i pobre creixement demogràfic respecte a les espècies d'àmplia distribució. Això, sumat al fet que les poblacions dels endemismes restringits solen tenir una mida petita, una elevada homogeneïtat dels hàbitats que ocupen i una baixa taxa de competitivitat interespecífica, pot conduir a una erosió de la diversitat genètica i a una alta taxa de divergència entre poblacions (Ellstrand & Elam, 1993; Young *et al.*, 1996).

1.4. Amenaces sobre la biodiversitat vegetal de la conca Mediterrània

La conca Mediterrània és una de les àrees del planeta més modificades per la mà de l'home, a causa de la seva influència sobre els ecosistemes des de fa més de 10.000 anys (Lavergne *et al.*, 2005). Activitats com ara el desenvolupament de l'agricultura i la ramaderia han suposat un enorme canvi en l'ús del sòl. La necessitat de nous terrenys de cultiu va provocar ja des d'antuvi la deforestació mitjançant la crema de boscos (els primers indicis d'incendis forestals deliberats daten del 7.000 a.C.; Por, 2003). La vegetació mediterrània actual té poc a veure amb la vegetació primigènica, fruit d'una co-evolució amb l'home (Pignatti, 2003). L'actual màquia esclerofil·la que domina el paisatge mediterrani és el fruit d'aquesta interacció home-ecosistema; la presència d'una gran quantitat d'espècies holomediterrànies també es deu a la dispersió, voluntària o involuntària, per part de l'home (Por, 2003).

Tot i això, les pertorbacions més agressives sobre el medi natural s'han produït durant el segle XX, el canvi d'ús del territori ha estat molt substancial, i poden distingir-se dues situacions ben diferents a la ribera nord i sud de la conca Mediterrània (Barbero *et al.*, 1990; Médail & Quézel, 1997). A la part nord de la conca, els ecosistemes no litorals estan en general relativament lliures de pertorbacions humanes, degut al despoblament de les àrees rurals i a l'abandonament de l'agricultura, la ramaderia i la silvicultura en aquestes zones durant els darrers 100 anys. Això ha dut a l'expansió de les àrees de pre-bosc i de bosc dominades per espècies competitives com ara les del gènere *Pinus* (*P. halepensis* en les zones baixes i *P. sylvestris* a les zones d'alçada mitjana). Aquest fet ha derivat en la regressió dels hàbitats oberts semi-naturals, com ara les pastures i els herbassars rocallosos, que figuren entre els ecosistemes més rics en espècies mediterrànies i endemismes, i també en la homogenització progressiva de les comunitats tant de flora com de fauna (Médail & Quézel, 1997; Lavergne *et al.*, 2005). Aquesta estandarització de la vegetació pot comportar la substitució dels elements mediterranis per d'altres de tendència euro-siberiana, que són més generalistes (Médail & Quézel, 1997). En canvi, la terra baixa, els hàbitats costaners i les zones humides litorals han sofert una enorme pressió antròpica durant l'últim segle. La ràpida urbanització i la intensificació de l'agricultura i la ramaderia en aquestes àrees han dut a un empobriment constant de la seva biodiversitat. Els danys són especialment intensos en la vegetació de les platges i dels penya-segats litorals, i especialment a les illes, on el turisme de massa i les seves implicacions (construcció d'infraestructures) han provocat la regressió de moltes espècies, com *Anchusa crispa*, *Scrophularia ramosissima*, *Romulea arnaudi*, *Tetragonolobus maritimus*, *Atriplex halimus* i *Otanthus maritimus*, entre d'altres; Médail & Verlaque, 1997; López-Pujol *et al.*, 2003), i fins i tot la seva extinció (per exemple *Silene sericea*; Médail & Verlaque, 1997).

Per altra banda, els hàbitats naturals dels països de la ribera sud de la conca Mediterrània estan sotmesos més aviat als impactes relacionats amb el creixement demogràfic (la població actual en aquesta zona ronda els 263 milions d'habitants i podria assolir els 415 a l'any 2050; UNFPA, 2004) i del bestiar, que, juntament amb l'expansió de l'agricultura mecanitzada, han provocat la desestructuració dels ecosistemes i dels sòls, conduïnt a fenòmens d'erosió intensa i de pobra regeneració (Médail & Quézel, 1997). La carència d'aigua i la desertificació són factors que agreugen aquesta pèrdua de biodiversitat. A més, el recent desenvolupament del turisme en algunes àrees del nord d'Àfrica (litoral del Marroc i Tunísia) pot dur a uns efectes similars als soferts pels països de la ribera nord.

En l'estudi de Lavergne *et al.* (2005), on es compara la persistència i el risc d'extinció de les espècies rares a la regió mediterrània francesa de l'Hérault en un període de 115 anys (1886-2001), s'evidencia que la riquesa d'espècies rares és més gran a les zones elevades i, en particular, sobre llit rocós, i en hàbitats oberts semi-naturals (màquia i garriga). La riquesa d'espècies rares, en canvi, és menor en zones amb una intensificació recent de l'agricultura i a les zones litorals i de terra baixa, tot i que s'ha produït un augment en les últimes dècades degut a la rarefacció de moltes espècies presents en aquests hàbitats com a conseqüència de l'assecament de zones humides, la urbanització, la instal·lació d'infraestructures i el desenvolupament del turisme. Contràriament, la persistència de les espècies rares s'ha mantingut en el darrer segle en les zones d'elevada altitud, zones de pendent pronunciat, afloraments rocosos bàsics, àrees amb un impacte menor de l'agricultura i d'altres activitats humanes per la seva relativa inaccessibilitat i poca disponibilitat de terres aptes per al cultiu.

Les extincions d'espècies durant l'últim segle s'han produït sobretot en les àrees on s'han incrementat la pressió humana i les activitats agrícoles, ramaderes, industrials i turístiques, bàsicament àrees costaneres i de terra baixa. Les espècies rares que habiten en aquestes àrees, on abunden espècies paleo- i apocèniques, són per tant les més amenaçades, degut a la conjunció d'una alta pressió humana, un nombre inferior d'hàbitats favorables (generalment en regressió) i una més alta competició interespecífica. A més, són les zones baixes on es solen trobar més freqüentment les espècies exòtiques (Médail & Verlaque, 1997). Les connexions entre canvi d'ús del sòl i introducció d'espècies invasives es troben documentades a Vilà & Muñoz (1999), Vilà *et al.* (2001) i Vilà & Pujadas (2001), pel que fa als territoris mediterranis occidentals (Península Ibèrica, Balears i Nord d'Àfrica). En indrets particularment afectats per l'alteració dels hàbitats, com ara les Illes Balears, el percentatge d'espècies exòtiques (8,4%) pot arribar a superar el de les endèmiques (6%; Vilà & Muñoz, 1999).

Les espècies que habiten en altituds elevades i intermèdies, on abunden els neoendemismes, estan en canvi menys amenaçades gràcies a la presència d'hàbitats variats i altament especialitzats, on hi ha una reduïda competició per l'espai i per la llum i poca probabilitat de sofrir canvis dràstics en l'ús del sòl (Médail & Verlaque, 1997; Lavergne *et al.*, 2005). L'afinitat biogeogràfica de les espècies també es revela, però, com un factor relatiu al risc d'extinció: les espècies amb afinitats eurosiberianes, per a les quals la conca Mediterrània representa la zona marginal de la seva àrea de distribució, sembla que presenten més risc d'extinció que les espècies amb afinitats mediterrànies, fet que Lavergne *et al.* (2005) associen al canvi climàtic. La desaparició de les poblacions mediterrànies d'aquestes espècies pot suposar una important pèrdua, a causa de la singularitat genètica de les poblacions que fan de marge d'àrea i al seu potencial de diferenciació i/o especiació (Lesica & Allendorf, 1995), a part de la seva més gran diversitat genètica conseqüència del seu paper com a refugi glacial.

A la conca Mediterrània s'han documentat un total de 33 extincions a escala global entre espècies i subespècies (Greuter, 1994), el que representaria una taxa d'extinció de l'1,1% sobre una flora estimada al voltant de 30.000 tàxons de flora vascular. Tot i això, en molts territoris de la conca Mediterrània el coneixement de la flora és encara insuficient (com per exemple diversos territoris del nord d'Àfrica), i fins i tot als països de la ribera nord manquen estudis detallats en certes àrees. Quan s'han realitzat revisions intenses sobre un determinat territori, apareixen dades més elevades. Per exemple, a la Península Ibèrica, després de la primera fase del projecte AFA (*Atlas de Flora Amenazada*), s'ha revelat la desaparició de fins a 28 tàxons diferents (Taula 1.9), dels quals 7 s'han extingit a escala mundial. Per tant, seria prudent assumir un nombre d'extincions no registrades, que inclourien també les produïdes abans de les primeres exploracions botàniques. Com que habitualment s'assumeix que els "pics" d'eliminació d'espècies es produeixen en les primeres fases dels canvis dràstics induïts per la mà de l'home (Greuter, 1994), moltes de les extincions a la Mediterrània s'haurien produït molt abans que els botànics comencessin a explorar el territori, atès que els impactes humans sobre els ecosistemes van començar com a mínim fa 8.000 anys, fet que explicaria la relativa baixa taxa d'extinció a la conca Mediterrània. Pel contrari, àrees on les activitats antròpiques amb un impacte important han començat fa relativament poc, com ara Califòrnia, Austràlia, Sud-Àfrica o la Xina, presenten taxes d'extinció molt més elevades (vegeu taula 1.7).

TAULA 1.7. TAXES D'EXTINCIÓ I AMENANÇA DE PLANTES VASCULARS EN DIVERSOS TERRITORIS.

Territori	Flora vascular nativa	Tàxons extingits	Taxa d'extinció (%)	Tàxons amenaçats	Taxa d'amenaça (%)
Conca Mediterrània	25.000 ⁰ ; *30.000 ¹	31 ² ; *33 ²	0,11	*4.251	14,2
Província florística del Cap (Sud-Àfrica)	8.580 ³	26 ⁴	0,30	1.300 ⁴	15,1
Califòrnia	5.867 ⁵ ; *7.036 ⁵	24 ⁶ ; *28 ⁶	0,40	*718 ⁶	10,2
Oest d'Austràlia	7.465 ⁷ ; *8.300 ⁷	54 ⁷ ; *55 ⁷	0,66	*1.451 ⁷	17,5
Austràlia (sencera)	17.590 ⁷	82 ⁷ ; *83 ⁷	0,47	—	—
Xina	30.000 ⁸	200 ⁸	0,67	5.000 ⁸	16,7

⁰Quézel (1985); ¹Greuter (1991); ²Greuter (1994); ³Bond & Goldblatt (1984); ⁴Hall & Veldhuis (1985); ⁵Hickman (1993);

⁶Smith & York (1984); ⁷Leigh & Briggs (1992); ⁸López-Pujol & Zhao (2004).

*S'inclouen subespècies i varietats.

1.5. Biodiversitat, amenaces i conservació als Països Catalans

Els Països Catalans, l'àrea geogràfica en la que s'adscriuen totes les espècies estudiades en el marc d'aquesta Memòria (només *Thymus loscosii* té una part de la seva àrea de distribució situada fora d'aquesta regió), té una extensió de prop de 70.000 km² i està formada per un estat sobirà (Andorra), tres Comunitats Autònomes (Balears, Catalunya i el País Valencià), a part d'alguns territoris orientals de l'Aragó i la regió administrativament francesa de la Catalunya Nord (Departament dels Pirineus Orientals). Es tracta d'una àrea florísticament prou ben estudiada, amb diverses flors que cobreixen diferents territoris i una obra específica per a tota la regió, la *Flora dels Països Catalans* (Bolòs & Vigo, 1984-2001). Algunes d'aquestes flors parcials daten del segle XIX, com ara la *Flora de las Islas Baleares* (Barceló, 1879-1881) o *Introducción a la Flora de*

Cataluña (Costa, 1864; 1877), el que denota el coneixement florístic de la nostra terra des d'antuvi.

Els Països Catalans representen una de les àrees florísticament més riques de la conca Mediterrània, amb un total de 3.627 espècies i 4.605 tàxons incloent espècies, subespècies i varietats (Bolòs & Vigo, 1997). Per territoris, l'àrea més rica quant a nombre d'espècies és Catalunya, que compta amb uns 3.700 tàxons (Sáez, 1999), seguit del País Valencià, que compta amb prop de 3.000 tàxons (Mateo & Crespo, 1998), i les Illes Balears (1.700; Gradaille, 2001), fet bàsicament lligat a l'extensió de cada territori. Del total de tàxons dels Països Catalans, hi són 279 endèmics (Sáez *et al.*, 1998). Per territoris, només disposem dades d'endemicitat de les Illes Balears (129 tàxons endèmics sobre un total de 1.700; Gradaille, 2001) i del País Valencià (59 tàxons endèmics sobre un total de 3.048; Mateo & Crespo, 1998). Respecte a les espècies de flora que estan sofrint algun grau d'amenaça, no disposem de dades globals dels Països Catalans però sí dades parcials dels territoris que els componen (vegeu Taula 1.8). La flora de les Illes Balears compta amb 173 tàxons llistats en el *Llibre Vermell de la Flora Vasculard de les Illes Balears* (Sáez & Rosselló, 2001). A més, es tracta de l'únic territori on s'ha fet l'avaluació amb les darrera edició de les categories de la UICN (UICN, 2001). Catalunya compta amb un total de 136 tàxons, llistats en alguna de les 3 categories d'amenaça de la UICN del 1994 (UICN, 1994), que apareixen al *Catàleg de plantes vasculars endèmiques, rares o amenaçades de Catalunya* (Sáez *et al.*, 1998; Sáez & Soriano, 2000). Al País Valencià, 225 tàxons figuren en alguna de les categories d'amenaça de la UICN del 1994 (UICN, 1994) en la proposta de llista vermella continguda en el recull de *Flora Endèmica, Rara o Amenazada de la Comunidad Valenciana* (Laguna *et al.*, 1998).

TAULA 1.8. FLORA AMENAÇADA ALS PAÏSOS CATALANS.

Territori	EX o EW	CR	EN	VU	Total amenaçades	Resta de categories UICN
Illes Balears	6 ^b	27 ^b	40 ^b	100 ^b	173 ^b ; *10,2%	307b
Catalunya	12 ^a	10 ^a	16 ^a	98 ^a	136 ^a ; *3,4%	5 ^a (LR nt), 84 ^a (LR lc), 116 ^a (NT), 52 ^a (DD)
País Valencià	12 ^a	37 ^a	28 ^a	148 ^a	225 ^a ; *7,4%	—

^aAvaluació segons les categories de la UICN de 1994 (UICN, 1994).

^bAvaluació segons les categories de la UICN de 2001 (UICN, 2001).

* percentatge de flora amenaçada respecte la flora total.

Fonts: Per a les Illes Balears, Sáez & Rosselló, 2001; per Catalunya, Sáez *et al.*, 1998; Sáez & Soriano, 2000; pel País Valencià, Laguna *et al.*, 1998.

Els Països Catalans pateixen un grau de transformació del territori molt elevat, sobretot des de la dècada dels 50 quan va començar el creixement econòmic després del llarg període de postguerra. Les àrees més transformades avui dia des del punt de vista paisatgístic són les litorals, i, en el cas de la franja litoral dels Països Catalans, la modificació d'aquesta ha estat profundament agreujada pel turisme. El naixement de la indústria turística als anys 60 i el seu posterior desenvolupament ha suposat la urbanització gairebé "completa" de tot el litoral, amb comptades excepcions d'algunes zones protegides, com ara el Delta de l'Ebre o l'Albufera de València (Folch, 1988).

La transformació i el canvi d'ús del territori a la terra baixa s'ha traduït de diferents maneres:

(1) l'urbanització, tant en forma de construcció de nous habitatges (urbanitzacions de xalets, àrees hoteleres), com en l'ampliació de la xarxa de carreteres i en la construcció de nombrosos polígons industrials i de serveis;

(2) l'increment de les activitats agrícoles i ramaderes (per exemple l'expansió de la vinya en diferents àrees de Catalunya i el País Valencià) i el sobre-pasturatge;

(3) l'alta incidència dels incendis forestals, de vegades amb un origen intencionat amb la finalitat de requalificar terrenys (WWF, 2002), i

(4) l'ús recreacional del sòl, com ara l'enorme freqüentació de les platges i les zones humides litorals.

Els efectes sobre la vegetació són especialment greus en determinats trams de costa de les demarcacions de Girona i Barcelona, així com al sud de la de València i la totalitat de la d'Alacant. A Catalunya, s'ha reportat la desaparició de les úniques poblacions ibèriques de *Polygonum robertii*, resultat de la transformació urbanística del litoral barceloní i gironí (Sáez, 2003), i de *Ranunculus lingua*, degut a la pèrdua de qualitat i a la dessecació de les zones humides (Simon *et al.*, 2003). Al País Valencià, com a conseqüència de la destrucció d'hàbitats litorals, s'ha reportat la regressió de *Limonium dufourii* i *Silene cambessedesi* (Laguna *et al.*, 1998) i la desaparició de *Serapias lingua* (Serra *et al.*, 2001). Les Illes Balears és, però, potser l'àrea que està sofrint un major impacte, degut a que són un dels principals destins turístics d'Europa. S'ha citat la desaparició de poblacions de nombroses espècies (*Echinophora spinosa*, *Otanthus maritimus*, *Limonium magallufianum* i *Teucrium campanulatum*, entre d'altres) com a conseqüència de la destrucció dels seus hàbitats naturals (Gradaille, 2001; Sáez & Rosselló, 2001).

A les àrees de l'interior l'impacte, en canvi, és molt menor, com a conseqüència del despoblament i de l'abandonament de les activitats tradicionals com ara l'agricultura i la ramaderia. Per altra banda, s'han incrementat els riscos derivats de les activitats turístiques, sobretot pel que fa a tot el relacionat amb els esports d'hivern (l'esquí particularment, que ha suposat la construcció de nombroses estacions d'esquí en les últimes dècades i un creixement urbanístic fins aleshores desconegut) i, en menor mesura, els esports d'aventura. A tall d'exemple, s'ha reportat la desaparició de la localitat europea més meridional i única a la vessant sud dels Pirineus de *Lycopodium annotium* com a conseqüència de la construcció de l'estació d'esquí d'Arcalís, al Principat d'Andorra (Villar, 1982). Altres riscos en les àrees interiors són l'expansió de les àrees boscoses o de les espècies més competitives en detriment d'espècies amb una menor plasticitat ecològica, fruit de l'abandonament de les activitats agrícoles i ramaderes. Aquest és el cas per exemple de *Silene diclinis*, un endemisme de València, on l'abandonament dels cultius ha suposat el seu desplaçament per espècies més ben adaptades a la brolla acidòfila mediterrània (Montesinos & Güemes, 2003).

Altres amenaces comunes a la flora dels Països Catalans són la introducció d'espècies invasives. Les àrees més afectades per la introducció d'espècies al·lòctones són les costaneres, on disposen de més disponibilitat de microhàbitats. Alguns dels casos més greus són la colonització de nombroses platges i penya-segats per *Carpobrotus edulis*. En el cas de Menorca, el control i la erradicació de les poblacions d'aquesta espècie, que són presents en una gran part de l'illa, són un dels principals objectius d'un programa LIFE (Fraga *et al.*, 2004). Una de les pitjors espècies invasores als Països Catalans és *Senecio inaequidens* (García-Serrano *et al.*, 2004), que ja és present en moltes comarques del nord de Catalunya, però també al Rosselló i Vallespir (Recasens & Aymerich, 2001) i al Principat d'Andorra, on compta amb un programa d'erradicació. Finalment, un darrer tipus d'amenaça, especialment greu en el cas de les espècies que compten amb molts pocs individus, és la recolecció de plantes amb finalitats científiques (herboritzacions), per

col·leccionisme o degut al seu ús tradicional (medicinal, culinari, etc). *Leontopodium alpinum* (flor de neu, pinzell de roca), *Erodium glandulosum* (cargola), *Dictamnus albus* (gitam) o *Hypericum ericoides* en serien alguns exemples que fins i tot han motivat la seva inclusió en llistats oficials de protecció d'espècies.

Bàsicament hom disposa de dos instruments de protecció de la flora: un de directe sobre les espècies, però en l'àmbit legal, com ara poden ésser els catàlegs de flora protegida, i, en general la legislació amb implicacions sobre la conservació de la natura, i un de indirecte, que sol traduir-se en la protecció *in situ* de determinats espais. No parlarem, però, d'un tercer instrument de protecció, els mecanismes *ex situ*, com per exemple els jardins botànics. Respecte al primer grup de mesures, pel que fa a l'àmbit de la flora catalana, el primer nivell està constituït per normes internacionals: el Conveni de Washington (1973), més conegut com CITES (Conveni sobre el Comerç Internacional d'Espècies Amenaçades de Flora i Fauna Silvestres), d'àmbit mundial, on es recullen algunes orquídiades presents als Països Catalans, com ara *Epipactis cardina*. Una segona norma és el Conveni de Berna (1979), d'àmbit europeu, on en l'Annex 1 es recull tota una sèrie de plantes que han de sotmetre's a una protecció estricta (Consell d'Europa, 1998), com per exemple *Petrocoptis montsicciana*, una de les espècies que s'estudien en el marc del present treball. El Conveni de Berna ha estat una de les bases per a la redacció de la Directiva Hàbitats (92/43/CEE; DOCE, 1992), que té com a principal objectiu la conservació dels hàbitats naturals, de la fauna i de la flora silvestre. Els Annexos II, IV i V inclouen tota una sèrie d'espècies que cal conservar, com per exemple *Silene hifacensis*. La Directiva també estableix les bases per a la creació d'una xarxa d'espais protegits, la *Xarxa Natura 2000*.

A nivell estatal, la llei 4/1989 de 27 de març, de *Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestres*, estableix la creació del *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas*, que inclou a l'actualitat un total de 133 espècies vegetals (Moreno *et al.*, 2003), d'entre les quals hi ha *Thymus loscosii*, una de les espècies que també estudiem en el marc d'aquest treball. La majoria de Comunitats Autònomes, que disposen de plenes competències per a la gestió de la natura, han creat els seus propis catàlegs autonòmics de flora amenaçada, com és el cas del *Catàleg Balear d'espècies vegetals amenaçades*, al 1992 (BOCAIB, 1992), i el País Valencià, al 1985 (DOGV, 1986), encara que la seva actualització, el *Catàleg Valencià de Flora Amenazada*, està ja en fase d'elaboració (Laguna, 2003). Catalunya no disposa d'un catàleg de flora amenaçada en el sentit estricte de la paraula, però en el Decret 328/1992 de 14 de desembre, d'aprovació del *Pla d'Espais d'Interès Natural*, disposa d'un annex (l'annex 3), que llista 215 tàxons amb protecció legal, però només si es troben dins d'algun espai PEIN (en total es troben en 56 dels 145 espais de la xarxa PEIN; Sáez, 1999), quedant sense protecció legal a la resta del territori. En conjunt però, només està protegida una tercera part de la flora endèmica catalana (Sáez, 1999).

Pel que fa a la protecció d'espais, són d'aplicabilitat als Països Catalans la Directiva Hàbitats, que estableix la creació d'una xarxa d'espais protegits (*Natura 2000*). Per exemple, el País Valencià ha seleccionat una llista de 94 espais (que representen el 27% del territori d'aquella Comunitat, que podrien formar part de la xarxa europea (Laguna *et al.*, 2003). L'estat de tramitació de les reserves *Natura 2000* a Catalunya pot trobar-se a la pàgina web del departament de Medi Ambient de la Generalitat de Catalunya (www.mediambient.gencat.net/cat/el_departament/cartografia/fitxes/zepa.jsp). Algunes àrees també disposen d'altres tipus de reconeixement internacional, com ara el Montseny i l'illa de Menorca, que són Reserves de la Biosfera. Hi ha algunes zones humides que estan també recollides dins la convenció RAMSAR, com ara els Aiguamolls de l'Empordà, S'Albufera de Mallorca o les Salines de Santa Pola. L'Estat espanyol només manté competències en la xarxa de

Taula 1.9. Riquesa, taxa d'endemicitat i grau d'amenaça de la flora dels diferents països i/o territoris de la conca mediterrània.

Territori	Àrea total (AT), en km ²	Àrea dins el bioclima mediterrani (ABM), en km ²	Nombre d'espècies		Nombre d'espècies endèmiques a l'AT (o a l'ABM quan coincideixin); entre parèntesi i en negreta, % d'endemicitat	Nombre d'espècies extingides	Nombre d'espècies amenaçades segons categories UICN (inclouent totes les categories UICN: EX, EW, CR, EN, VU, NT, LC i DD); entre parèntesi i en negreta, % de tàxons amenaçats respecte els presents en l'AT
			A l'AT	A l'ABM			
Portugal continental	89.324	70.000 ^a	2.600 (Davis et al., 1997)	2.500 ^a	114 (Gómez-Campo et al., 1984) (4,4%)	7 (Anònim, 2004)	+330 (Anònim, 2004) (12,7%)
Arxipèlag de Madeira	797	797	670 (Dalgaard, 1994)		113 (Dalgaard, 1994); *175 (Dalgaard, 1994) (16,9%)	0 (Médail & Quézel, 1997)	**137 (Médail & Quézel, 1997) (20,4%)
Espanya continental	493.550	400.000 ^a	*5.000-8.000 (Simón-Zaroso, 1994)	5.000 ^a	*720 (Barreno et al., 1984) (*9-14,4%)	22 (Bañares et al., 2003); *24 (Bañares et al., 2003)	*1.414 (Aizpuru et al., 2000) (*17,7-28,3%)
Illes Balears	5.014	5.014	*1.700 (Gradaille, 2001)		*129 (Gradaille, 2001) (*7,6%)	6 (Sáez & Rosselló, 2001)	*344 (Sáez & Rosselló, 2001) (*20,2%)
Illes Canàries	7.273	7.273	2.176 (Beltrán et al., 1999)		526 (Beltrán et al., 1999); *705 (Beltrán et al., 1999) (24,2%)	4 (Bañares et al., 2003)	+300 (Beltrán et al., 1999) (13,8%)
França continental	535.285	50.000 ^a	4.650 (Davis et al., 1997)	3.200 ^a	133 (Davis et al., 1997) (2,9%)	22 (Olivier et al., 1995); *25 (Olivier et al., 1995)	**486 (Olivier et al., 1995) (10,4%)
Còrsega	8.680	8.680	2.465 (Jeanmonod et al., 2001); *2.940 (Jeanmonod et al., 2001)		131 (Jeanmonod et al., 2001); *240 (Médail & Verlaque, 1997) (5,3%)	7 (Olivier et al., 1995)	*51.333 (Jeanmonod et al., 2001) (54,1%)
Itàlia continental	251.479	200.000 ^a	4.870 (Médail & Quézel, 1997)	3.850 ^b	570 (Médail & Quézel, 1997) (11,7%)	29 (Conti et al., 1997)	**1.011 (Conti et al., 1997) (20,7%)
Sardenya	24.090	24.090	*2.054 (Bocchieri, 1995)		106 ^b ; *200 ^b (*9,7%)	0 (Médail & Quézel, 1997)	*539 (Leon et al., 1985) (*1,9%)
Sicília	25.708	25.708	*2.700 (Raimondo et al., 1994)		260 ^b ; *310 ^b (*11,5%)	0 (Raimondo et al., 1994)	*654 (Raimondo et al., 1994) (*24,2%)
Malta	316	316	*900 (Darrin & Stevens, 2002)		*32 ^b (*3,5%)	115 (Darrin & Stevens, 2002)	+418 (Darrin & Stevens, 2002) (46,4%)
Països de l'antiga Iugoslàvia	255.804	40.000 ^a	5.350 (Davis et al., 1997)	2.500 ^a	137 (Davis et al., 1997) (2,6%)	?	?
● Croàcia	56.538	25.000	4.283 (Anònim, 2004); *5.379 (Anònim, 2004)	?	*280 (Anònim, 2004) (*5,2%)	4 (Anònim, 2004)	+401 (Anònim, 2004) (9,4%)
● Bòsnia i Hercegovina	51.129	7.000	?	?	?	8 (Silic, 1996)	+678 (Silic, 1996)

• Sèrbia i Montenegro	102.173	8.000	3.272 (Čeřovský, 2001); *3.662 (Čeřovský, 2001)	?	?	*23 (Stevanovic, 1999)	*171 (Stevanovic, 1999) (5,2%)
Albània	28.748	20.000 ^a	3.000 (Davis et al., 1997)	2.200 ^a	24 (Davis et al., 1997) (0,8%)	4 (Walter & Gillet, 1997)	320 (Vangieli et al., 1995) (10,7%)
Grècia continental i illes menors	123.000	90.000 ^a	5.000 (Davis et al., 1997)	*4.000 ^a	742 (Davis et al., 1997) (14,8%)	Δ7 (Walter & Gillet, 1997)	*+263 (Phitos et al., 1995); +Δ571 (Walter & Gillet, 1997) (11,4%)
Crèta i Karpathos	8.700	8.700	*1.706 (Turland et al., 1993)		*171 (Turland et al., 1993) (*10%)	0 (Montmollin & Iatrou, 1995)	*+119 (Montmollin & Iatrou, 1995) (*7,0%)
Xipre	9.251	9.251	*1.620 (Alziar, 1995)		130 (Alziar, 1995); *170 (Alziar, 1995) (*10,5%)	0 (Walter & Gillet, 1997)	*521 (Arnold et al. 1991), +51 (Walter & Gillet, 1997) (3,1%)
Rodes	1.460	1.460	1.130 (UOA, 2004); *1.160 (UOA, 2004)		10 (UOA, 2004); *12 (UOA, 2004) (0,9%)	?	?
Turquia	779.452	480.000 ^a	8.998 (Güner et al., 2001)	5.000 ^a	2.675 (Davis et al., 1997) (29,7%)	11 (Walter & Gillet, 1997)	*2.494 (Ekim et al., 2000) (27,7%)
Síria	185.180	50.000 ^a	3.100 (Davis et al., 1997)	2.600 ^b	395 (Davis et al., 1997) (12,7%)	2 (Walter & Gillet, 1997)	8 (Walter & Gillet, 1997) (0,3%)
Líban	10.400	10.000 ^a	2.600 (Davis et al., 1997)	2.600 ^a	311 (Davis et al., 1997) (12%)	1 (Walter & Gillet, 1997)	5 (Walter & Gillet, 1997) (0,2%)
Israel i Palestina	20.700	10.000 ^a	2.225 (Davis et al., 1997)	2.000 ^a	165 (Davis et al., 1997) (7,4%)	2 (Walter & Gillet, 1997)	32 (Walter & Gillet, 1997) (1,4%)
Jordània	89.342	10.000 ^a	2.100 (Davis et al., 1997)	1.800 ^b	145 (Davis et al., 1997) (6,9%)	0 (Walter & Gillet, 1997)	9 (Walter & Gillet, 1997) (0,4%)
Egipte	995.793	15.000 ^a	2.121 (Boulos, 1995); *2.274 (Boulos, 1995)	1.100 ^a	61 (Boulos, 1995) (2,9%)	2 (Walter & Gillet, 1997)	*388 (Hadidi et al., 1992) (18,3%)
Líbia	1.775.500	100.000 ^a	1.825 (Davis et al., 1997)	1.400 ^a	134 (Davis et al., 1997) (7,3%)	0 (Walter & Gillet, 1997)	57 (Walter & Gillet, 1997) (3,1%)
Tunísia	164.150	100.000 ^a	2.162 (Neffati et al., 1999)	1.600 ^a	15 (Neffati et al., 1999); *41 (Neffati et al., 1999) (0,7%)	0 (Walter & Gillet, 1997)	24 (Walter & Gillet, 1997) (1,1%)
Algèria	2.381.741	300.000 ^a	3.164 (Davis et al., 1997)	2.700 ^a	178 (Enriquez-Barroso & Gómez-Campo, 2001); *289 (Enriquez-Barroso & Gómez-Campo, 2001) (5,6%)	0 (Walter & Gillet, 1997)	141 (Walter & Gillet, 1997) (4,4%)
Marroc	710.850	300.000 ^a	4.200 (Valdés et al., 2002)	*3.800 ^a	570 (Fennane & Ibn Tattou, 1999); *940 (Fennane & Ibn Tattou, 1999) (13,6%)	1 (Walter & Gillet, 1997)	5271 (Fennane & Ibn Tattou, 1999); *5429 (Fennane & Ibn Tattou, 1999) (6,4%)

*S'inclouen subespècies i varietats; +Categories d'amença UICN prèvies a 1994; ^aCategories d'amença no UICN; ^bNomés s'inclouen EX, EW i CR; ^ΔDades per tota Grècia; [†]Percentatges aproximats, ja que per un dels dos dividends del quocient taxons amenaçats/taxons a l'AT disposem de dades a nivell d'espècie i per l'altre a nivell de taxon (espècies i subespècies).
^aQuézel (1985); ^bMédail & Quézel (1997).

parcs nacionals, dels quals només dos (Aigüestortes-Sant Maurici i l'arxipèlag de Cabrera) es troben dins els Països Catalans. A nivell de Comunitat Autònoma, atès que cada Comunitat té plenes competències per legislar sobre conservació de la natura, la situació és ben desigual entre els diferents territoris que componen els Països Catalans. El País Valencià destaca per la implantació, a part de la xarxa pròpia d'espais naturals (una quinzena en total), d'un sistema de micro-reserves de flora (DOGV, 1994), que són petites àrees (2-20 Ha) dissenyades per a la protecció de la flora endèmica, rara i/o amenaçada; en total, s'han establert 207 micro-reserves fins a la data, que protegeixen el 57% de les poblacions més importants de les espècies críticament amenaçades (CR) al País Valencià (Laguna *et al.*, 2004). Per la seva banda, les Illes Balears compten amb 5 parcs naturals de designació autonòmica i 85 àrees especials de conservació de la flora (Govern Balear, 2005). A més, el Govern Balear està estudiant la implantació d'un sistema de micro-reserves (Fraga *et al.*, 2004). A Catalunya, la xarxa autonòmica d'espais protegits compta amb un total de 11 Parcs Naturals, 2 Paratges Natural d'Interès Nacional, i una Reserva Natural i 145 espais dins la xarxa PEIN (Generalitat de Catalunya, 2005); lamentablement, cap dels espais s'ha dissenyat fins ara per a la protecció específica de flora.

1.6. Genètica de la conservació

1.6.1. Poblacions petites; probabilitat d'extinció

Els esforços actuals per a fer front a l'actual crisi de biodiversitat han derivat en la creació d'una ciència multidisciplinària, la Biologia de la Conservació. Aquesta té tres objectius principals: l'inventari i la descripció de la biodiversitat de la natura, el coneixement dels efectes de les activitats humanes sobre les espècies, comunitats i ecosistemes, i el desenvolupament de mètodes interdisciplinaris pràctics encaminats a la protecció i recuperació de la diversitat biològica (Frankham *et al.*, 2002; Primack & Ros, 2002). Aquesta nova ciència, desenvolupada a finals del segle XX, es nodreix de diferents disciplines científiques, com ara la taxonomia, la biogeografia, l'ecologia amb les seves diferents branques, la biologia de poblacions, la biologia evolutiva, la genètica, el dret, la política ambiental, la gestió de recursos, la climatologia, etc. La biologia de poblacions constitueix el nucli de la Biologia de la Conservació, i està dirigida a determinar l'estructura demogràfica, la genètica de les poblacions, així com la seva dinàmica i biologia reproductiva (Bañares *et al.*, 2001).

Una població es considera, bàsicament, com la unitat d'estudi en els treballs de conservació i protecció de les espècies, perquè constitueix la veritable unitat funcional ecològica i evolutiva dels organismes, i el nexa d'unió entre la biodiversitat de les espècies i la biodiversitat ecològica (Bañares *et al.*, 2001). Les poblacions naturals representen per tant, el nivell més assequible, tant des del punt de vista metodològic com aplicat, per a abordar els problemes de conservació de les espècies (Bañares *et al.*, 2001; Primack & Ros, 2002), donada la seva enorme transcendència sobre la demografia, la genètica i l'ecologia de les espècies (Iriando, 2001).

Les activitats humanes bàsicament, encara que també poden intervenir-hi fenòmens naturals, solen ser la primera causa de la disminució en l'abundància de les espècies, incrementant així el seu perill d'extinció. La supervivència de les espècies que estan sotmeses a amenaces, siguin del tipus que siguin, només pot assegurar-se mitjançant l'estabilitat de les seves poblacions (Primack & Ros, 2002), per la qual és necessari un nombre o una densitat mínima

d'individus que les componguin. Es defineix la població mínima viable (*minimum viable population*, MVP), com el mínim nombre d'individus que ha de tenir una població per gaudir d'una alta probabilitat de persistència en un futur immediat, el que permet estimar quantitativament el nombre d'individus necessaris per a conservar una espècie determinada (Shaffer, 1981; Menges, 1991; Iriondo, 1996; Primack & Ros, 2002). La mida de les poblacions constitueix la pedra angular de la supervivència de les espècies; si les poblacions pateixen una disminució de la seva mida es tornen més vulnerables a tota una sèrie d'efectes, tant estocàstics com induïts per l'home, podent desembocar en la seva extinció. Com és lògic, les poblacions grans tindran una major capacitat de respondre a qualsevol alteració.

Les poblacions petites presenten, per tant, una major susceptibilitat a patir una sèrie d'efectes negatius que augmenta el seu risc de desaparició, els més importants dels quals són l'estocasticitat demogràfica, l'estocasticitat ambiental, les catàstrofes naturals, l'estocasticitat genètica, i altres efectes relacionats, com ara l'"efecte marge" i l'"efecte Allee" (Lande, 1998; Oostermeijer *et al.*, 2003). Les activitats humanes poden magnificar, en el millor dels casos, aquests efectes; resulta força freqüent l'extinció directa de poblacions vegetals com a conseqüència d'accions antropogèniques. S'han reportat nombrosos casos de desaparició de poblacions naturals a causa de la construcció de noves infraestructures, de la sobreexplotació d'espècies, de la contaminació ambiental, etc. Quan no hi ha extinció directa de les poblacions, les amenaces humanes acaben derivant de forma irremeiable en una fragmentació de l'hàbitat, que té un triple efecte sobre les poblacions (vegeu Figura 1.7): la disminució de la mida de les poblacions (a mesura que els nuclis poblacionals es van fragmentant, va disminuint la seva mida), l'aïllament d'aquestes i la pèrdua de nuclis poblacionals (Young *et al.*, 1996; Primack & Ros, 2002; Hobbs & Yates, 2003; Oostermeijer *et al.*, 2003). Aquest triple efecte negatiu augmenta la probabilitat d'ocurrència dels fenòmens estocàstics, que es detallen tot seguit.

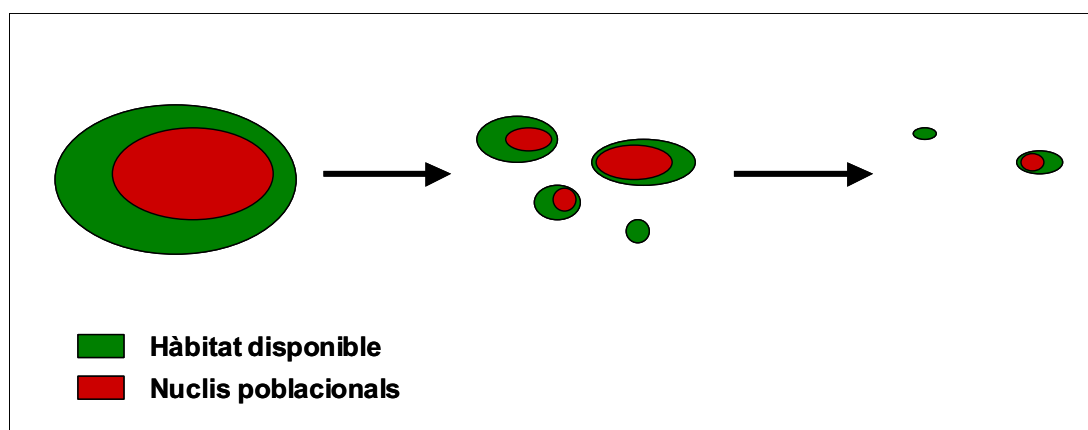


FIGURA 1.7. CONSEQÜÈNCIES POBLACIONALS DE LA FRAGMENTACIÓ DE L'HÀBITAT: DISMINUCIÓ DE LA MIDA DE LES POBLACIONS, AÏLLAMENT D'AQUESTES I PÈRDUA DE NUCLIS POBLACIONALS.

(1) L'**estocasticitat demogràfica** es refereix a les variacions en les taxes de natalitat i de mortalitat (de supervivència i reproducció) en els diferents individus que componen una població. Aquest fet provoca fluctuacions aleatòries en la mida de la població quan aquesta és molt petita, que pot provocar, per atzar, la seva extinció. L'estocasticitat demogràfica és, però, només rellevant en aquelles poblacions en què la seva mida ha caigut per sota dels 50 individus

(Keiding, 1975; Menges, 1991). La fragmentació de l'hàbitat per l'home potencia l'efecte de l'estocasticitat demogràfica, donat que condueix a moltes poblacions a mides massa petites per fer front a aquest factor. L'"efecte Allee" té a veure amb la disminució de la densitat de les poblacions d'espècies vegetals (augmenta la distància mitjana entre individus), que es produeix quan disminueix la mida de les poblacions. Això fa que els pol·linitzadors no se sentin atrets per les poques flors que resten, o bé que no puguin visitar més d'una de les plantes, afavorint els moviments dins només d'una mateixa planta i la geitonogàmia, disminuint la producció de granes (Oostermeijer *et al.*, 2003).

(2) L'**estocasticitat ambiental** consisteix en les fluctuacions a l'atzar de les condicions medioambientals (físiques i biòtiques) d'una població, que sovint consisteixen en canvis imprevisibles de l'entorn (l'adveniment de períodes de sequera, pluges continuades, augment de l'herbivoria, disminució dels pol·linitzadors, etc). Lògicament, les poblacions grans seran més resistents a aquesta mena de canvis, encara que s'estima que caldria una mida mínima de l'ordre de 10^3 - 10^6 individus per a prevenir amb unes mínimes garanties les poblacions del seu efecte pernicios (Shaffer, 1987; Menges, 1991). Aquesta mida però pot no ésser suficient en el cas d'un tipus d'estocasticitat extrema, les catàstrofes naturals. Les inundacions, els incendis, les sequeres perllongades, les tempestes o la irrupció de malalties poden ocasionar disminucions dràstiques de la mida poblacional i fins i tot l'extinció de poblacions senceres. Lamentablement, les activitats humanes poden potenciar o produir directament aquests tipus de catàstrofes; la literatura científica n'és plena d'exemples (*cf.* Primack & Ros, 2002).

(3) Els **efectes de marge** solen magnificar l'estocasticitat ambiental, i poden també augmentar la probabilitat de catàstrofes. Alguns dels efectes de marge descrits consisteixen en canvis en les característiques microclimàtiques en les zones de marge d'hàbitat, com ara increments en la intensitat lumínica, alteració dels règims de temperatura i humitat, i poden suposar un increment en la probabilitat d'incendis, invasió d'espècies exòtiques i virulència de plagues i malalties (Primack & Ros, 2002; Hobbs & Yates, 2003). La principal causa que porta a un augment en la superfície de marge dels hàbitats és la fragmentació d'aquests com a conseqüència de la irrupció de les activitats humanes.

(4) L'**estocasticitat genètica**, que també s'anomena **deriva genètica** aleatòria, suposa la pèrdua d'al·lels a l'atzar en poblacions de mida petita i, com a conseqüència, la seva freqüència pot variar d'una generació a l'altra de manera aleatòria. Per tant, no tots els al·lels estaran representats en les següents generacions, i la possibilitat de pèrdua serà molt superior en el cas dels al·lels rars (aquells que es troben en freqüències petites dins les poblacions vegetals). L'estocasticitat genètica pot tenir uns efectes negatius molt greus en espècies de plantes auto-incompatibles, dioeiques i amb heteromorfisme floral, degut a que la deriva genètica pot conduir a la fixació d'un al·lel *S*, d'un sexe o d'una única forma floral determinada (Kéry, 2000; Oostermeijer *et al.*, 2003). Les estimacions de la mida mínima d'una població per tal de contrarestar aquesta pèrdua de variabilitat genètica van dels 50 (per evitar la depressió per endogàmia) als 500 individus (per contrarestar la pèrdua de flexibilitat evolutiva (Menges, 1991; Iriondo, 1996).

Així, les poblacions, com acabem d'esmentar, estan sotmeses als efectes de la variabilitat ambiental, demogràfica i genètica a mesura que disminueix la seva mida. Tots aquests factors produeixen, a la vegada, una reducció de la mida poblacional, abocant a les poblacions petites a un vòrtex d'extinció, que no té altra conseqüència que la seva desaparició (Gilpin & Soulé, 1986; Frankham *et al.*, 2002; Primack & Ros, 2002). Els tres factors actuen conjuntament, de manera que

la reducció de la mida poblacional d'una població per algun dels fenòmens estocàstics, augmenta la seva vulnerabilitat als altres dos factors.

En conclusió, tot i la dificultat d'establir xifres "màgiques" que contrarestin els factors descrits amb anterioritat, atesa la gran variabilitat entre organismes, aquestes s'empren amb molta freqüència quan s'aborda la conservació d'una espècie vegetal amenaçada i es consideren com a sinònim de la MVP (Menges, 1991). D'aquesta manera, una MVP de l'ordre de 10^3 - 10^6 individus és en principi suficient per amortir l'estocasticitat ambiental i les catàstrofes, nombre que cau a un interval entre 50 i 500 per a contrarestar l'estocasticitat genètica, i a només 50 per a prevenir l'estocasticitat demogràfica (Menges, 1991; Iriondo, 1996). La MVP, però, depèn en realitat de la ràtio entre la mida poblacional efectiva (N_e) i la total o absoluta (N) (Booy *et al.*, 2000). La N_e sempre és inferior a la N perquè no tots els membres tenen la mateixa probabilitat de reproduir-se i així contribuir en la següent generació. Aquesta disparitat està produïda per diferents factors, com ara una repartició de sexes desigual, fluctuacions poblacionals temporals, una diferent fertilitat entre individus, un aparellament dirigit (que no és a l'atzar), una composició desequilibrada dels diferents grups d'edat, l'existència de "colls d'ampolla" i "efectes fundadors" dins les poblacions, el solapament de generacions i la subdivisió en subpoblacions (Barrett & Kohn, 1991; Booy *et al.*, 2000; Graur & Li, 1999). Conèixer la mida efectiva de la població és de gran importància; presumptes poblacions grans poden no ser-ho tant i sofrir els efectes de la variabilitat demogràfica, ambiental o genètica (Booy *et al.*, 2000).

1.6.2. Diversitat genètica

El nou camp de la Genètica de la Conservació ha emergit en els darrers 25 anys com a conseqüència del reconeixement de la genètica de poblacions com una eina essencial en el manteniment o en el restabliment de la viabilitat de les poblacions (Frankham *et al.*, 2002). Mentre que diversos investigadors (Falk & Holsinger, 1991; Ellstrand & Elam, 1993; Loeschcke *et al.*, 1994; Hamrick & Godt, 1996a; Booy *et al.*, 2000; Sosa *et al.*, 2002) reconeixen l'enorme utilitat que té el coneixement de la diversitat genètica a l'hora de dissenyar plans de conservació per a les espècies, d'altres (Lande, 1988; Holsinger & Gottlieb, 1991; Schemske *et al.*, 1994) afirmen que la variabilitat genètica juga només un paper menor en la supervivència de les poblacions i de les espècies. Aquests mateixos autors argumenten que les poblacions s'extingeixen més aviat per raons ecològiques més que per disminució de la seva diversitat genètica. No hi ha dubte que la supervivència a curt termini de les poblacions i espècies depèn en gran mesura de factors ecològics i de les seves característiques demogràfiques, però també és igual de cert que la supervivència a llarg termini només resta garantida si es manté la seva diversitat genètica. Uns nivells òptims de variabilitat genètica permeten a les poblacions el manteniment dels processos evolutius en el marc d'un ambient que pot canviar i una eficàcia biològica suficient per tal de fer front a fluctuacions demogràfiques i a plagues i malalties (Barrett & Kohn, 1991; Frankham, 1995; Hamrick & Godt, 1996a; Primack & Ros, 2002; Bañares *et al.*, 2001; Sosa *et al.*, 2002). Sembla aconsellable per tant, que qualsevol estudi i/o acció encaminada a la conservació de poblacions o espècies s'abordi des d'una triple visió: ecològica, demogràfica i genètica (Sosa *et al.*, 2002; Oostermeijer *et al.*, 2003); només així es pot assegurar l'èxit en la seva preservació tant a curt com a llarg termini.

EROSIÓ GENÈTICA

En la nostra opinió, el coneixement de la variabilitat genètica d'una espècie i la seva preservació esdevenen essencials a l'hora de portar a la pràctica un pla de conservació complet (Frankel & Soulé, 1981; Simberloff, 1988). El "pitjor enemic" per la supervivència d'una població i d'una espècie en definitiva són els fenòmens d'erosió genètica, que consisteixen en una disminució de la variabilitat genètica pre-existent en una població o en una espècie. L'erosió genètica és un procés que pot tenir múltiples causes, d'entre les quals la més important és la fragmentació del l'hàbitat, que condueix a la disminució de la mida de les poblacions i a l'aïllament entre elles. Altres factors que poden provocar erosió genètica estan més relacionats amb l'autoecologia de les espècies (com ara el tipus de pol·linització, el sistema d'encreuament, el tipus de dispersió de les granes i la forma de vida) i amb la història evolutiva de les poblacions (si per exemple han sofert colls d'ampolla i s'han format per un "efecte fundador") i/o de l'espècie (per exemple el tipus d'especiació) (Hamrick & Godt, 1990; Booy *et al.*, 2000; Dodd & Helenurm, 2002).

L'erosió genètica comporta dos efectes fonamentals, la pèrdua de riquesa al·lèlica i la disminució en els nivells d'heterozigosi, que amenacen la seva viabilitat de dues maneres diferents. Per una banda, la pèrdua d'al·lells (bàsicament com a conseqüència de processos de deriva genètica) pot conduir a llarg termini a una disminució de la capacitat de les poblacions per contrarestar canvis i pressions selectives en el seu medi natural, mentre que una reducció en el nombre d'heterozigots (com a conseqüència sobretot de l'endogàmia) posa en perill la supervivència a curt termini de les poblacions, donat que una reducció en els nivells d'heterozigosi pot disminuir l'adaptabilitat (el *fitness*) dels individus (Young *et al.*, 1996; Booy *et al.*, 2000; Buza *et al.*, 2000).

El principal fenomen que ocasiona una pèrdua d'al·lells dins les poblacions és la deriva genètica, que, tal i com s'ha comentat anteriorment, pot conduir a la pèrdua d'al·lells importants del *pool* genètic d'una població, disminuint la riquesa al·lèlica d'aquestes i per tant la seva variabilitat genètica. La deriva genètica el que acaba produint és l'extinció d'uns determinats al·lells (aquells en què va disminuint la seva freqüència generació darrera generació fins que desapareixen) i la fixació d'uns altres, que, de rebot, acaba també derivant en una disminució de l'heterozigosi. Atès que la deriva genètica és un procés a l'atzar, poden fixar-se tant al·lells deleters com avantatjosos, el que significa que, en un primer moment, les conseqüències de la deriva genètica no tenen perquè ser negatives (Oostermeijer, 1996). No obstant, la pèrdua d'al·lells suposa, a la llarga, una reducció en la capacitat adaptativa de les poblacions (Booy *et al.*, 2000).

Els efectes de la deriva genètica poden contrarestar-se per la migració de material genètic entre poblacions (bàsicament a través del moviment del pol·len i de les granes), el que s'anomena flux genètic. Aquest intercanvi de gens està limitat, però, quan l'hàbitat es fragmenta i els nuclis poblacionals restants queden aïllats entre sí per unes distàncies que poden resultar insalvables per al vol dels pol·linitzadors, el seu transport pel vent o la dispersió de les granes (Young *et al.*, 1996; Foré & Guttman, 1999). Si no es produeix migració entre poblacions, aquestes acaben divergint genèticament (Young *et al.*, 1996). De vegades, la impossibilitat d'aquest efecte de "rescat" per immigració de pol·len o llavors es produeix a causa que la població està fixada per a un determinat sexe o morfisme (Oostermeijer *et al.*, 2003), i per tant no es produeix encreuament ni generació d'una nova progènie. La disminució del flux genètic entre poblacions potencia a la vegada els fenòmens de deriva genètica, puix que limita la introducció de nous

al·lells a dins les poblacions afavorint la fixació. Tot i això, s'estima que la migració de només un individu per generació és suficient per a contrarestar la pèrdua d'al·lells d'una població ocasionada per la deriva genètica (Wright, 1951; Oostermeijer, 1996; Young *et al.*, 1996).

De vegades, però, la migració pot ser perjudicial per a la viabilitat de les poblacions. Si una població presenta una certa adaptació local a l'hàbitat on viu, el flux genètic entre poblacions pot resultar en una depressió pel al·logàmia (*outbreeding depression*) de la progènie, és a dir, una menor adaptabilitat (*fitness*) d'aquesta (Barrett & Kohn, 1991), com a conseqüència del trencament dels complexos i associacions gèniques co-adaptades que han evolucionat en l'hàbitat de cada un dels parentals (Templeton *et al.*, 1986; Booy *et al.*, 2000).

Un altre fenomen que pot contribuir a fer front a la deriva genètica és l'ocurrència de mutacions. S'estima que la taxa de creació de variabilitat genètica mitjançant mutacions és suficient per a contrarestar la seva pèrdua per fenòmens de deriva genètica en poblacions que mantinguin una mida poblacional d'entre 500 (Franklin, 1980) i 5000 (Lande, 1995) individus. La probabilitat de creació de variabilitat genètica mitjançant mutació és molt baixa, per tant, en poblacions petites (Barrett & Kohn, 1991). A més, les mutacions poden resultar en molts casos perjudicials per a les espècies; poden crear al·lells deleteris o fins i tot letals, que produeixen una disminució del *fitness* i un augment del risc d'extinció (Lande, 1995). La selecció natural pot també contribuir a la pèrdua de diversitat genètica ja que pot eliminar certes variants al·lèliques.

COLLS D'AMPOLLA

Les poblacions poden sofrir al llarg de la seva història evolutiva reduccions severes temporals de la seva mida poblacional, el que s'anomena "colls d'ampolla" (*population bottleneck*), que solen venir acompanyats d'una reducció de la seva variabilitat genètica, és a dir, un coll d'ampolla genètic (Barrett & Kohn, 1991). Els colls d'ampolla solen produir-se com a conseqüència d'un fenomen estocàstic que afecta a la població (per exemple una catàstrofe), i aquesta restarà sotmesa als efectes perniciosos de la deriva genètica, produint-se una disminució de la seva diversitat. En general, la reducció de la riquesa al·lèlica sol ésser molt més severa que la de l'heterozigosi (Barrett & Kohn, 1991), donat que molts dels al·lells que la deriva genètica elimina són rars (en freqüències molt petites; Nei *et al.*, 1975), el que fa que l'heterozigosi s'afecti menys. A més, si la mida poblacional s'incrementa ràpidament després d'un coll d'ampolla, la disminució de l'heterozigosi és mínima, fins i tot en el cas que la mida de la població s'hagi reduït molt, atès que el creixement demogràfic restaura l'heterozigosi (Nei *et al.*, 1975; Allendorf & Leary, 1986). Això no succeeix en el cas de la riquesa al·lèlica, que està profundament afectada per la mida del coll d'ampolla (Barrett & Kohn, 1991).

Un tipus d'especial de coll d'ampolla són els efectes fundadors (Mayr, 1963), que consisteixen en l'establiment de noves poblacions a partir d'uns pocs individus, és a dir, d'una petita fracció de la població originària, que portarà per tant només una fracció de la seva diversitat genètica (Barrett & Kohn, 1991). Els colls d'ampolla i els efectes fundadors s'han postulat com a una de les causes principals que expliquen els baixos nivells de diversitat que en general presenten les espècies endèmiques i rares (Sosa *et al.*, 2002), atès que generalment s'assumeix que les espècies rares, endèmiques i/o amenaçades solen presentar unes mides poblacionals generalment petites i un alt nivell d'aïllament entre elles (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985; Barrett & Kohn, 1991).

DEPRESSIÓ PER ENDOGÀMIA

La reducció en el nombre d'heterozigots és conseqüència sobretot de l'endogàmia o consanguinitat (*inbreeding*), afavorida quan la mida de les poblacions és petita. Una alta incidència d'endogàmia pot venir ocasionada per un increment en els encreuaments entre individus genèticament emparentats (en plantes al·lògames, sobretot com a conseqüència de la fragmentació de poblacions o d'una estructura genètica en l'espai: autogàmia biparental) o quan augmenten les taxes d'autopol·linització (autogàmia monoparental) en espècies amb un sistema d'encreuament mixt per una davallada en les visites dels pol·linitzadors (Oostermeijer *et al.*, 2003). L'endogàmia no condueix en primera instància a una pèrdua d'al·lels, sinó que el que ocasiona és un augment de la freqüència dels homozigots en detriment dels heterozigots, perquè els encreuaments es produeixen entre individus genèticament emparentats i que per tant comparteixen molts al·lels.

Donat que un augment en la incidència de la consanguinitat pot permetre l'expressió d'al·lels recessius deleteris (fins i tot letals), aquesta està relacionada amb una menor viabilitat (*performance*) i adaptabilitat (*fitness*) de la progènie, el que es coneix com depressió per endogàmia (*inbreeding depression*): avortament superior de les granes, taxes de germinació menors, una mortalitat de plàntules més elevada, un creixement menor, menor producció de flors i de fruits, etc. (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Oostermeijer *et al.*, 1995; Oostermeijer *et al.*, 2003). La depressió per endogàmia és especialment greu en les espècies que són predominantment al·lògames; en canvi, moltes espècies que s'autopol·linitzen (és a dir, que presenten unes elevades taxes d'endogàmia de manera natural) no sofreixen els efectes de la depressió per endogàmia (Oostermeijer, 1996). Això suggereix que aquestes plantes possiblement hagin eliminat la seva càrrega genètica (*genetic load*), és a dir, el conjunt dels al·lels deleteris presents al *pool* genètic. Aquest és un fenomen habitual en algunes plantes domesticades autògames, com ara el blat, i consisteix en la eliminació o la "purga" de la càrrega genètica durant successives generacions en que es produeix endogàmia conjuntament amb selecció en contra dels homozigots que presenten menor *fitness*, desembocant en un restabliment del *fitness* original (Hedrick, 1994; Oostermeijer, 1996; Young *et al.*, 1996).

La reducció en el *fitness* que té es produeix quan hi ha una disminució de l'heterozigosi associada amb un augment de la incidència de la consanguinitat, explica per què un gran nombre d'estudis (tant en animals com en plantes) han mostrat una relació positiva i significativa entre l'heterozigosi individual i diversos components del *fitness*, com ara la viabilitat, la taxa de creixement, l'estabilitat per al desenvolupament (*developmental stability*) i diverses variables fisiològiques com ara el consum d'oxigen (Mitton & Grant, 1984; Allendorf & Leary, 1986; Mitton, 1994). Més recents són els estudis duts a terme amb determinades plantes perennes, com els de *Gentiana pneumonanthe* (Oostermeijer *et al.*, 1994; 1995), *Arnica montana* (Luijten, 2001) i *Swertia perennis* (Lienert *et al.*, 2002). En aquests treballs, s'han trobat correlacions positives entre l'heterozigosi individual i diversos components tant de l'adaptabilitat vegetativa (per exemple el nombre de fulles, l'alçada de la planta, les dimensions de la fulla més gran i el nombre de flors) com de l'adaptabilitat reproductiva (la producció de fruits, la producció de granes, el pes de les granes, el percentatge de germinació i la mortalitat de les plàntules).

S'han proposat tres hipòtesis principals per explicar aquesta associació positiva entre l'heterozigosi i l'adaptabilitat, encara que no poden descartar-se altres models (Mitton & Grant, 1984; Zouros & Foltz, 1987; Mitton, 1989; Mitton, 1994; Booy *et al.*, 2000; Thelen & Allendorf,

2001). La hipòtesi de la “sobre-dominància” (*overdominance hypothesis*) es basa en que els individus heterozigots per als *loci* estudiats tenen una adaptabilitat intrínsecament superior que els homozigots, i per tant s’assumeix que els marcadors isoenzimàtics s’allunyen bastant de la seva suposada neutralitat (Mitton & Grant, 1984; Savolainen & Hedrick, 1995; Booy *et al.*, 2000; Hansson & Westerberg, 2002). Aquest fet pot explicar-se perquè els heterozigots poden presentar una major eficiència bioquímica respecte els homozigots, donat que els primers produeixen diferents variants d’un mateix enzim (Thelen & Allendorf, 2001). Per altra banda, la hipòtesi de la “dominància” o de l’“endogàmia” (*dominance or inbreeding hypothesis*) es fonamenta en què els individus amb alts nivells d’heterozigosi tenen una adaptabilitat superior respecte als individus predominantment homozigots, atès que als individus heterozigots els al·lels recessius deleteris queden “amagats” o “emascarats” pels al·lels dominants; aquest fet implica que els *loci* isoenzimàtics són selectivament neutrals i només actuen com a marcadors dels nivells globals d’heterozigosi (Kimura, 1983). La tercera hipòtesi, la “sobre-dominància associativa” (*associative overdominance hypothesis*), suggereix que els *loci* isoenzimàtics són selectivament neutrals però en desequilibri de lligament (linkage disequilibrium) amb *loci* que sí que tenen efectes directes sobre diversos components del *fitness*; aquest fet pot comportar una aparent avantatge dels heterozigots per als *loci* isoenzimàtics analitzats, que actuarien com a marcadors prou adients (Ohta, 1971; Thelen & Allendorf, 2001).

1.7. Els isoenzims com a marcadors de la diversitat genètica

1.7.1. Avantatges dels marcadors moleculars

Fins a meitat dels anys 60, per a realitzar estudis de genètica de poblacions s’empraven dos tipus d’aproximacions. La primera consistia en la mesura de característiques morfològiques, com ara la mida, la forma o l’alçada, amb els inconvenients de que aquests paràmetres fenotípics estaven controlats per múltiples gens (herència poligènica), la seva variació era contínua (quantitativa i no qualitativa) i que alhora estaven sotmesos a múltiples influències ambientals. Això creava enormes dificultats per a determinar els efectes de cada *locus* separatament, impeding així la mesura dels paràmetres estàndard de diversitat genètica (Berg & Hamrick, 1997; Booy *et al.*, 2000). A més, per a la realització d’aquests estudis calia fer encreuaments controlats sota condicions ambientals homogènies, caracteritzar l’herència resultant i determinar el mecanisme d’herència dels caràcters estudiats (Sosa *et al.*, 2002). Per totes aquestes raons, aquest tipus d’aproximació no era la més idònia per a l’estudi dels diferents processos evolutius (sistema d’encreuament, flux genètic, selecció natural) que modelen l’estructura genètica de les poblacions (Hamrick, 1989). En canvi, l’estudi de les característiques fenotípiques controlades per un únic *locus*, que per definició presenta herència mendeliana (Berg & Hamrick, 1997), sí que permet abordar aquesta mena d’estudis. Aquesta aproximació però, també presentava una sèrie d’inconvenients importants, com ara que el nombre de *loci* disponibles és relativament petit (i per tant és qüestionable que representin una mostra a l’atzar del genoma), i que la seva expressió és generalment dominant-recessiva (Hamrick, 1989; Berg & Hamrick, 1997). Això feia que calguessin encreuaments controlats per a la determinació de les freqüències genotípiques.

A partir de la segona meitat dels anys 60, van començar a desenvolupar-se tècniques bioquímiques i moleculars que per primer cop permetien la identificació d'al·lels en una mostra relativament gran de *loci* gènics. El primer d'aquests marcadors monogenètics en emprar-se foren els isoenzims, que, degut a una sèrie d'avantatges que presenta (que presentarem a continuació), encara romanen com els més utilitzats. L'assumpció bàsica en l'ús d'aquests marcadors és que l'estructura genètica mesurada amb gens "neutrals" reflecteix els processos evolutius (*inbreeding* o consanguinitat, deriva genètica i flux genètic) que afecten el genoma sencer (Hamrick & Godt, 1996a). Amb el desenvolupament de la tècnica de PCR (*Polymerase chain reaction*) per a l'amplificació de fragments del DNA, l'ús dels marcadors de DNA en genètica de poblacions ha experimentat un *boom* notori des de principis dels anys 90. Els marcadors de DNA habitualment emprats en aquest camp, que discutirem més endavant, són els RFLPs, els RAPDs, els AFLPs, la seqüenciació de DNA amb PCR, i els microsatèl·lits.

1.7.2. Els isoenzims

Els isoenzims van ser originàriament descrits per Markert & Moller (1959) com a variants d'un mateix enzim, amb una funció catalítica idèntica o molt similar atès que actuen sobre el mateix substrat, i presents en un mateix individu, però que estructuralment són lleugerament diferents. Aquest fet implica que tenen diferent mobilitat electroforètica i, per tant, poden separar-se històquimicament i visualitzar-se amb l'ajuda de solucions específiques, propietat descoberta per Hunter & Markert (1957). Fou cabdal la introducció del gel de midó com a suport adient (Smithies, 1955) per poder dur a terme la separació electroforètica dels isoenzims en base a la seva relació càrrega/pes molecular i la seva posterior tinció. Per altra banda, s'ha passat de veure als isoenzims com a artefactes contaminants o productes de degradació, a variants moleculars que es troben en diferents compartiments cel·lulars o teixits i/o que actuen sota diferents condicions metabòliques o ontogèniques (Markert, 1975; Kephart, 1990).

L'aplicació dels isoenzims a la investigació va començar a desenvolupar-se a la dècada dels seixanta, quan es van realitzar nombrosos treballs tant amb animals com amb plantes, recollits per Scandalios (1969). De totes maneres, els isoenzims van jugar un paper menor en el camp de la Botànica fins al descobriment, l'any 1966, del polimorfisme genètic dels isoenzims dins una mateixa població, contemporàniament per Harris (1966) en humans i Lewontin & Hubby (1966) en *Drosophila*. Per primera vegada, es podien fer estimacions quantitatives precises de variabilitat genètica basades en l'estructura molecular dels productes primaris dels mateixos gens (Stebbins, 1989). El polimorfisme en poblacions d'espècies vegetals fou reportat per primera vegada el 1970, en poblacions cultivades d'ordi i en poblacions naturals de civada (Kahler & Allard, 1970; Marshall & Allard, 1970a; 1970b).

L'electroforesi d'isoenzims, un tipus particular d'electroforesi de proteïnes, ha tingut doncs, i segueix tenint, un paper força rellevant en diferents camps de la Biologia, com ara la genètica de poblacions, els processos evolutius i les relacions filogenètiques (Soltis & Soltis, 1989), i també ha esdevingut una eina important en el camp de la biologia reproductiva (Brown & Briggs, 1989; Bosch, 1999). Tot i la irrupció espectacular de les tècniques moleculars basades en la caracterització del DNA, els isoenzims segueixen éssent una eina perfectament vàlida per l'anàlisi del polimorfisme dins les poblacions d'espècies vegetals, atesa tota una sèrie d'avantatges, recollides per diversos autors (Brown & Weir, 1983; Weeden & Wendel, 1989; Hamrick, 1989). La majoria d'isoenzims presenten herència mendeliana, la seva expressió és codominant, presenten

una penetrància completa i solen estar lliures d'interaccions epistàtiques i pleiotròpiques. Aquestes característiques permeten realitzar una senzilla interpretació de les bandes obtingudes en l'electroforesi en termes genètics (al·lels i *loci*). Si el patró de bandes difereix entre dos individus, s'assumeix que aquestes diferències tenen una base genètica i per tant són heretables. Un *locus* isoenzimàtic es defineix com un gen estructural que codifica per a un enzim capaç de catalitzar una reacció bioquímica específica; si hi ha més d'una variant d'aquest enzim (més d'un isoenzim), cada una d'elles estarà codificada per un *locus* diferent. La tinció dels isoenzims un cop separats per un camp elèctric ens proporciona un mètode directe per visualitzar els productes d'ambdós al·lels d'un *locus* determinat (que anomenem al·loenzims), que es detectaran per diferències de mobilitat. El nombre i característiques de les bandes que se'ns separin en el gel ens donaran informació genètica que busquem: si els dos al·lels que codifiquen per a un determinat enzim són iguals o diferents, i si hi ha més d'un *locus* isoenzimàtic (vegeu apartat 2.1). D'altra banda, la codominància també fa possible el coneixement de les proporcions de segregació mendeliana sense la necessitat d'aïllar els parentals i realitzar els encreuaments corresponents, i permet el càlcul directe de les freqüències al·lèliques. Sotmetent les freqüències al·lèliques a una anàlisi matemàtica simple, podem quantificar els nivells i la distribució de la diversitat genètica d'una població vegetal. A banda de ser magnífics marcadors de variabilitat genètica intra i interpoblacional, els isoenzims també aporten informació sobre l'origen híbrid, la duplicació de gens, la poliploidia, l'especiació i els sistemes reproductius (Soltis & Soltis, 1989; Crawford, 2000). Una de les assumpcions que cal fer quan emprem les freqüències al·lèliques per a estimar l'estructura d'una població és que els al·lels alternatius per un determinat *locus* són selectivament equivalents o neutrals (Kimura, 1983) o quasi neutrals (Ohta, 1992).

Els isoenzims també presenten altres avantatges, com ara que la majoria dels *loci* s'expressen durant tots els estadis del cicle vital de la planta, i que aquests poden ser resolts en moltes espècies vegetals amb independència de l'hàbitat, la mida o la longevitat de l'individu. A més, la metodologia utilitzada només requereix de petites quantitats de material: normalment una fulla o una llavor és suficient, característica particularment rellevant en biologia de la conservació d'espècies rares i amenaçades. Un altre avantatge és que la variabilitat genètica d'una població pot estimar-se assajant només de l'ordre de 10-20 *loci* en uns 30-50 individus; afegir més individus o més *loci* no canvia substancialment l'estimació dels paràmetres de diversitat genètica (Berg & Hamrick, 1997). Avantatges addicionals d'aquest tipus de marcadors són la seva òptima ràtio cost-efectivitat (són barats comparativament amb altres marcadors), i la seva elevada versatilitat. Tota aquesta sèrie d'avantatges ha convertit els isoenzims en tot un "clàssic" de la biologia vegetal, i el seu ús, lluny de quedar arraconat, continua estant molt estès. Per exemple, en un recull d'articles sobre diversitat genètica d'espècies rares apareguts en 15 revistes durant el període 1988-1998, els isoenzims eren els marcadors més emprats, molt per damunt dels marcadors basats en la PCR (Hogbin et al., 2000). I en una recent revisió de la literatura científica de major índex d'impacte dels anys 2000-2001 hi ha més de 300 articles en que es documenta l'ús dels isoenzims com a marcador per a caracteritzar la diversitat genètica de poblacions vegetals (Sosa et al., 2002).

Els isoenzims però, presenten també alguns inconvenients. En primer lloc, donat que el codi genètic és degenerat (diferents triplets de nucleòtids poden codificar el mateix aminoàcid), només es detecten diferències de mobilitat electroforètica si els canvis de bases nucleotídiques provoquen canvis d'aminoàcids, sempre i quan aquests produeixin o bé un canvi en la càrrega o un canvi en la conformació de la proteïna (Weeden & Wendel, 1989). De fet, es calcula que al voltant d'un 30% de les substitucions d'aminoàcids no produeixen un canvi en la càrrega de la

proteïna (Gottlieb, 1977). D'altra banda, l'estudi d'un grapat d'isoenzims (que en la majoria de casos no supera els 30 isoenzims) pot no representar una mostra real de tot el genoma, puix que la molècula de DNA és molt grossa i aquesta metodologia n'analitza només una petita fracció. Per aquestes dues raons, els resultats de les anàlisis electroforètiques no reflecteixen tota la variabilitat genètica existent, i per tant les estimacions de diversitat basades en els isoenzims ho són sempre per defecte (Murphy *et al.*, 1996). Altres inconvenients, associats més aviat amb qüestions tècniques que no pas amb la vàlua dels isoenzims com a marcadors genètics, són la manca de reproductibilitat i la inexactitud quantitativa (Kephart, 1990). Un darrer inconvenient és que els isoenzims poden resultar marcadors no suficientment variables (és a dir, poc polimòrfics) en determinats casos, sobretot quan estem treballant en elevats nivells taxonòmics (per damunt d'espècie) (Crawford *et al.*, 2001; Murphy *et al.*, 1996).

1.7.3. Comparació amb altres marcadors

Per a estudis de genètica de poblacions, un marcador molecular ideal hauria de complir amb tota una sèrie de requisits (Sosa *et al.*, 2002): que sigui polimòrfic (per tal de poder detectar variabilitat genètica entre individus i poblacions i poder dur a terme l'anàlisi genètica), que presenti expressió codominant, que es distribueixi al llarg del genoma de l'organisme que estem analitzant (és a dir, que sigui representatiu del genoma), i que la seva detecció i aplicació sigui ràpida, eficaç i a un preu moderat. Malauradament, a causa de la grandària i complexitat del genoma dels eucariotes, i dels vegetals en particular, no existeix cap marcador que compleixi amb tots els requisits.

A banda dels isoenzims, que són marcadors a nivell proteínic (és a dir, marcadors indirectes del DNA), a les últimes dues dècades s'han desenvolupat tota una sèrie de tècniques que permeten l'anàlisi de la variabilitat a nivell del propi DNA. Aquestes tècniques poden classificar-se en dos grans tipus depenent del seu fonament tècnic: les basades en l'ús dels enzims de restricció (endonucleases) i les que es fonamenten en l'amplificació del DNA mitjançant la tècnica de la PCR (*Polymerase chain reaction*). Del primer grup del marcadors, els més emprats en biologia vegetal són els RFLPs (*Restriction fragment length polymorphism*), mentre que del segon grup destaquen els RAPDs (*Random amplified polymorphic DNA*), els AFLPs (*Amplified fragment length polymorphism*), la seqüenciació de DNA amb PCR, els STMSs (*Sequence-tagged microsatellites*, anomenats simplement "microsatèl·lits") i els ISSRs (*Inter-simple sequence repeat amplification*). L'avantatge de les tècniques de DNA respecte els isoenzims se sustenta bàsicament, amb alguna excepció (vegeu Taula 1.10), en que sol tractar-se de marcadors altament polimòrfics, habitualment reproduïbles entre laboratoris i que el seu procés de detecció és habitualment automatitzable. No obstant, el seu gran inconvenient és l'elevat cost, molt superior respecte als isoenzims. A més, alguns d'aquests marcadors (AFLPs, RAPDs, ISSRs) no presenten codominància, restant-los utilitat en els estudis de genètica de poblacions, i en molts casos es tracta de fragments de la cadena de DNA no interpretables en termes de gens i d'herència.

TAULA 1.10. COMPARACIÓ ENTRE ELS DIFERENTS MARCADORS MOLECULARS HABITUALMENT EMPRATS EN BOTÀNICA.

Tipus de marcador Fonament tècnic	Isoenzims Electroforesi de proteïnes	RFLPs Digestió del DNA amb enzims de restricció	RAPDs Amplificació del DNA amb la PCR	STMs Amplificació del DNA amb la PCR	AFLPs Digestió del DNA amb enzims de restricció + Amplificació del DNA amb la PCR	Seqüenciació-PCR Amplificació del DNA amb la PCR	ISSRs Amplificació del DNA amb la PCR
Procediment analític	<ul style="list-style-type: none"> Extracció enzimàtica a partir de teixits Separació dels enzims per electroforesi Visualització dels enzims amb tincions específiques 	<ul style="list-style-type: none"> Extracció del DNA Digestió del DNA per enzims de restricció Separació dels fragments per electroforesi <i>Southern blotting</i> Hibridació dels fragments a una sonda ràdio-marcada Visualització amb autoradiografia 	<ul style="list-style-type: none"> Extracció del DNA Amplificació dels fragments de DNA amb la PCR Separació dels fragments per electroforesi Visualització amb bromur d'etidi i llum UV 	<ul style="list-style-type: none"> Extracció del DNA Amplificació dels fragments de DNA amb la PCR Separació dels fragments per electroforesi Visualització amb bromur d'etidi i llum UV 	<ul style="list-style-type: none"> Extracció del DNA Digestió del DNA per enzims de restricció Amplificació selectiva d'una part dels fragments de DNA amb la PCR Separació dels fragments per electroforesi Visualització amb autoradiografia o fluorescència 	<ul style="list-style-type: none"> Extracció del DNA Amplificació dels fragments de DNA amb la PCR Terminació selectiva de la replicació del DNA Separació dels fragments per electroforesi Visualització amb autoradiografia o fluorescència 	<ul style="list-style-type: none"> Extracció del DNA Amplificació dels fragments de DNA amb la PCR Separació dels fragments per electroforesi Visualització amb autoradiografia, tinció amb plata, o bromur d'etidi i llum UV
Especificitat per a locus	Sí	Sí	No	Sí	No	Sí	No
Expressió al·lèlica	Codominant	Codominant	Dominant	Codominant	Dominant	Codominant	Dominant
Nivell de polimorfisme	Baix-Mitjà	Mitjà	Mitjà	Molt alt	Mitjà	Mitjà	Mitjà
Possibilitat d'automatització	No	No	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí
Demanda tècnica	Baixa	Alta	Baixa	Mitjana	Mitjana	Alta	Mitjana
Reproducibilitat	Mitjana	Alta	Baixa	Alta	Alta	Alta	Mitjana-Alta
Cost	Molt baix	Alt	Mitjà	Mitjà	Alt	Molt alt	Baixa-Mitjana
Quantitat de DNA necessària	No se'n necessita	Alta	Baixa	Baixa	Mitjana	Baixa	Baixa
Aplicació	Genètica de poblacions, (relacions filogenètiques)	Identificació d'individus, genètica de poblacions, (relacions filogenètiques)	Identificació d'individus, genètica de poblacions, relacions filogenètiques.	Identificació d'individus, genètica de poblacions	Identificació d'individus	Relacions filogenètiques	Identificació d'individus

Fons: Karp et al. (1997); Torres (1999); Crawford (2000); van Treuren (2000); Bachmann (2001).

1.8. Aplicació dels isoenzims a la conservació de plantes

El manteniment dels nivells de variabilitat genètica constitueix avui dia un dels principals objectius dels programes de conservació (Frankel & Soulé, 1981; Simberloff, 1988), atès que és una acció que garanteix la preservació del potencial evolutiu i la capacitat d'adaptació enfront canvis ambientals, tant biòtics com abiòtics (Barret & Kohn, 1991). La bibliografia cita casos de pèrdua de poblacions (DeMauro, 1993) i d'espècies (Hamrick i Godt, 1996a) com a conseqüència de no assolir la taxa mínima de diversitat genètica necessària per a reproduir-se o sobreviure als canvis ambientals. Tant la UICN (McNeely *et al.*, 1990) com el Conveni sobre Biodiversitat Vegetal (Glowka *et al.*, 1994) reconeixen la importància de la qüestió genètica en l'àmbit de la conservació, atès a que designa la diversitat genètica, juntament amb la diversitat d'espècies i la diversitat d'ecosistemes, com un dels aspectes de la vida meritoris de conservació. Tal és la importància creixent d'aquesta branca de la Biologia de la Conservació, que fins i tot han aparegut revistes especialitzades, com ara *Conservation Genetics*.

Els isoenzims com a marcadors de diversitat genètica tenen moltes i diverses aplicacions en el camp de la conservació de la flora, àmpliament descrites a la bibliografia especialitzada (Frankham *et al.*, 2002) però que resumim breument a continuació:

1. Ús com a marcadors en la identificació de poblacions amb l'objectiu de designar ESU (*Evolutionary Significant Units*), poblacions amb una divergència significativa en les freqüències al·lèliques, nivells específics de distància genètica i diferències filogenètiques basades en determinats gens (Coates, 2000), i que poden ser objecte de conservació en comptes de les espècies *sensu lato*. Així, una ESU pot ésser un grup de poblacions històricament aïllades i que evolucionen de forma independent (Moritz, 1994).

2. Priorització de poblacions en una estratègia de conservació *in situ*, aplicació molt relacionada amb el punt anterior. A l'hora de seleccionar les poblacions més mereixedores de conservació (per exemple aquelles que poden incloure's dins una micro-reserva de flora), els isoenzims ens indiquen quines poblacions tenen més riquesa al·lèlica, nivells superiors d'heterozigosi, o bé contenen al·lèls rars o bé exclusius d'aquella població. Per exemple, Petit *et al.* (1998) aconsellen conservar les poblacions de major riquesa al·lèlica per a *Argania spinosa*.

3. Estratègia de recol·lecció de granes per a la conservació *ex situ*. De la mateixa manera que en punt anterior, quan hom es planteja una recol·lecció de granes per emmagatzemar-les en un banc de germoplasma, els isoenzims ens ajudaràn a escollir quines i quantes poblacions a conservar, el nombre de plantes per població a mostrejar i el nombre de granes de cada planta que cal recol·lectar (vegeu apartat 2.2 per a una informació més detallada). S'han dissenyat estratègies per a la recol·lecció de germoplasma en base a dades de variabilitat genètica per a *Baptisia arachnifera* (Ceska *et al.* 1997) i per a *Androcymbium gramineum* (Caujapé-Castells & Pedrola-Monfort, 2004).

4. Disseny de poblacions *de novo*. En el cas de plans de recuperació que incloguin plans de reintroducció, el disseny de les noves poblacions i els objectius de població madura a aconseguir poden incloure mesures demogràfiques (mida de població, piràmide d'edats, etc) però també genètiques (taxes de diversitat i heterozigosi mínimes que cal assolir, distribució espacial de genotips a les poblacions, etc). Els isoenzims ens permetran triar de quina població s'extreuen els individus potencials i fins i tot quin és l'estoc adequat, genèticament parlant, d'individus que transplantarem.

5. Seguiment de la “salut” genètica de les poblacions. Els isoenzims constitueixen uns marcadors idonis per a realitzar seguiments periòdics dels nivells de diversitat genètica o de l’heterozigosi, per tal d’assegurar una bona adaptabilitat (*fitness*) dels individus i una adequada capacitat evolutiva de les poblacions. Aquests seguiments són altament recomanables per a aquelles poblacions sotmeses a oscil·lacions demogràfiques severes (per exemple quan hagin sofert un coll d’ampolla), però també per als casos de poblacions on s’ha realitzat un reforçament, poblacions translocades o poblacions reintroduïdes. A la literatura podem trobar l’avaluació de la diversitat genètica en 5 poblacions reestablertes d’una espècie amenaçada de la flora australiana, *Rutidosis leptorrhynchoides*, que mostrà nivells lleugerament inferiors de variació (Young & Murray, 2000).

6. Els isoenzims també poden emprar-se com a marcadors de traçabilitat, és a dir, que ens permetin esbrinar l’origen de certes poblacions o les rutes migratòries de determinats genotips. D’aquesta manera, s’ha pogut reconstruir les fonts i les rutes de colonització de *Bromus tectorum* a Nord-Amèrica (Novak & Mack, 2001), o per exemple s’ha pogut discernir que tots els individus de *Sophora toromiro* que es troben en Jardins Botànics repartits per tot el món provenen de l’últim individu silvestre de l’illa de Pasqua (Ricci & Eaton, 1997).

7. Els isoenzims poden ser una eina que ens pot ajudar a l’establiment de relacions en nivells sistemàtics baixos, com ara el de varietats, subespècies i espècies congenèriques (van der Bank *et al.*, 2001). Per exemple, han demostrat la seva utilitat en la discriminació de tàxons en *Ulmus* (Machon *et al.*, 1995), *Dactylorhiza* (Hedrén, 2001), *Lemna* (Crawford *et al.*, 2001) i *Antirrhinum* (Mateu-Andrés & Segarra-Moragues, 2003).

8. Altres aplicacions dels isoenzims en el camp de la conservació és la de marcadors de l’estat de deteriorament genètic del germoplasma; la seva utilitat s’ha evidenciat en l’avaluació de les condicions d’emmagatzemament de granes d’algunes espècies de crucíferes en el Banc de Germoplasma de la Universidad Politècnica de Madrid (Maselli *et al.*, 1999).

9. Finalment, els isoenzims també han demostrat ser eines eficaces per a la caracterització d’híbrids amb interès en conservació. Aquest és el cas de *Phlomis x margaritae*, identificat com un híbrid entre *P. purpurea* i *P. composita* (Aparicio *et al.*, 2000), i que disposa d’una única població que compta amb només 35 efectius, llistada com a CR en l’*Atlas y Libro Rojo de la Flora Vacular Amenazada de España* (Bañares *et al.*, 2003).

1.9. Els estudis isoenzimàtics a Catalunya

L’estudi isoenzimàtic de plantes a Catalunya fou introduït de la mà del Dr. Pere Arús, investigador de l’IRTA (Cabrils), arran d’una estada de recerca a la prestigiosa Universitat de Davis (Califòrnia), a principis dels anys 80. Primerament, les tècniques electroforètiques d’isoenzims van ser d’aplicació a treballs de millora genètica, principalment de *Brassica* amb el seguiment de sèries trisòmiques i selecció assistida per marcadors. Precisament, la primera tesi doctoral realitzada en aquest tema a Catalunya fou dirigida per Arús (Messeguer, 1987) i consistia en l’aplicació dels isoenzims en la identificació molecular de genotips (identificació de varietats de clavell, *Dianthus* spp.), punt d’on arrencà tota una línia de recerca en millora de plantes d’interès agrícola.

Al Laboratori de Genètica Vegetal de l'IRTA es formà el primer nucli de botànics catalans que aplicaren l'electroforesi d'isoenzims a l'estudi dels patrons de diversitat genètica de plantes silvestres. D'una banda, es constituí l'equip dirigit per Joan Pedrola al Jardí Botànic Mar-i-Murtra de Blanes, que inicià els seus treballs en *Androcymbium*, al qual seguiren amb llurs respectives tesis doctorals, Juli Caujapé (Caujapé-Castells, 1995), sobre raresa al·lèlica (cf. Pedrola-Monfort & Caujapé-Castells, 1994, 1995; 1996) i Núria Membrives (Membrives, 2000), també sobre *Androcymbium* (Caujapé *et al.*, 1999, 2002; Membrives *et al.*, 2001). Aquest equip ha establert també vinculacions posteriors amb grups de recerca de les Illes Canàries des de fa uns quants anys (Batista *et al.*, 2001 i treballs successius).

Poc després, l'equip del Laboratori de Botànica de la Facultat de Farmàcia de Barcelona feia també les primeres etapes de formació a l'IRTA amb P. Arús (assaigs de J. Simon i C. Blanché sobre *Euphorbia*) i amb Pedrola i Caujapé a Blanes (assaigs sobre *Delphinium* de M. Bosch), que des d'aleshores formarien part dels treballs de recerca de l'Equip de Biologia de la Conservació, des de la tesi doctoral de Maria Bosch (Bosch, 1996) sobre biologia reproductiva de *Delphiniaea*. Potseriorment han aplicat tècniques isoenzimàtiques a la resolució de problemes taxonòmics i de diversitat genètica de poblacions d'espècies amenaçades (Blanché *et al.*, 1997; Bosch *et al.*, 1998; Simon *et al.*, 2001) i és on s'inscriu el present treball.

Un tercer nucli de botànics que treballaven en electroforesi d'isoenzims sorgí a la Universitat Autònoma de Barcelona, a l'entorn de la Dra. M. Àngels Cardona, on es produïren les tesis doctorals de T. Garnatje (Garnatje, 1995) sobre *Cheirolophus* i de M. Font (Font, 1996), sobre *Centaurea*, explorant l'aplicació dels isoenzims com a marcadors en sistemàtica i evolució d'aquests grups de compostes. Els inicis d'aquestes investigadores també van produir-se a l'IRTA de Cabriels, al laboratori de P. Arús, essent directors de les tesis R. Messeguer i A. Susanna. Després del traspàs de la Dra. Cardona, aquest equip s'incorporà al grup d'A. Susanna i N. Garcia a l'Institut Botànic de Barcelona, on des d'aleshores (Garnatje *et al.*, 1998) han establert una línia de recerca en sistemàtica molecular de compostes.

Finalment, ens cal citar el grup organitzat al CREAM (Universitat Autònoma de Barcelona), originat en l'àmbit de l'Ecologia, a partir de les estades de M. Riba a Montpeller, on treballa amb l'equip de M. Debussche i I. Olivieri en grups de *Centaurea* i de *Brassica insularis*, sota la perspectiva de l'aplicació de tècniques isoenzimàtiques a l'estudi de biologia poblacional d'endemismes (Fréville *et al.*, 1998; Petit *et al.*, 2001), grup al qual posteriorment s'incorporaria, entre d'altres, també M. Mayol (tesi doctoral sobre *Petrocoptis*, Mayol, 1998) que prové del grup de J.A. Rosselló, a València. A València també, hem d'esmentar el grup de I. Mateu i G. Segarra, que han treballat principalment en isoenzims d'espècies endèmiques d'*Antirrhinum* (Mateu-Andrés, 1999; Mateu-Andrés & Segarra-Moragues, 2000; 2003; Mateu-Andrés, 2004) i el grup del F. Gonzalez-Candelas, que ha estudiat electroforèticament diverses espècies de *Limonium* (Palacios & González-Candelas, 1997a; 1997b) i *Hippocrepis valentina* (González-Candelas & Montolío, 2000).