

Lección inaugural
2023_2024

LA RIQUEZA DE LA VIDA

José Ramón Obeso
Catedrático de Ecología
Instituto Mixto de Investigación en Biodiversidad (IMIB, UO-CSIC-PA)
y Departamento de Biología de Organismos y Sistemas
Facultad de Biología

D. L.: AS 1838-2022
I.S.B.N.: 987-84-18482-56-4
Imprime: Servicio de Publicaciones
Universidad de Oviedo



A mi familia,
en memoria de los que se fueron (alguno demasiado pronto),
por el futuro de los que están

“La uniformidad es la muerte. La diversidad es la vida”

Mijaíl Bakunin.

“En cada una de las transiciones más importantes de la evolución es necesaria la existencia de altruismo en un nivel inferior de organización biológica para alcanzar el superior, como ocurre en el caso de las células respecto al organismo y de este respecto a la sociedad. El dilema, que al principio parece paradójico, es susceptible de ser explicado por la evolución mediante selección natural”

Edward O. Wilson, 2019, en *Genesis. The Deep Origin of Societies*.



Introducción

Efectivamente, suelen reconocerse tres tipos de riquezas para la humanidad. En un mundo gobernado por las transacciones económicas, la riqueza material es la más reconocida e incluso suele ser la más apreciada. Pero la riqueza material está incluida dentro de un segundo tipo de riqueza que la engloba, la riqueza cultural. Cultura es un término relativo al modo de vida compartido por un colectivo de personas. La riqueza cultural incluye la diversidad en cualquier aspecto relacionado con cómo viven las personas, tales como cualquier manifestación artística, de ocio, espiritual, creencias, actitudes, lenguas, vestimentas, tradiciones, historias, folklore, modos de organizarse e interactuar con el ambiente. Es importante entender que la riqueza cultural puede observarse a diferentes escalas, desde la identidad individual al grupo y sociedades - local, regional, nacional y global-. La riqueza material solo tiene razón de ser si hay un modo de vida, si hay una cultura que conforma el bienestar humano, luego aquella está incluida dentro de esta, aunque esta realidad posiblemente le pasa desapercibida a muchas personas.

Sin embargo, hay un tercer tipo de riqueza que, aunque generalmente menos apreciada, jerárquicamente incluye a las otras dos: la riqueza biológica. Parece olvidarse que cada alimento que tomamos procede de un ser vivo y por tanto los seres vivos mantienen nuestro metabolismo y el crecimiento de la población humana, permitiéndonos disfrutar de la riqueza cultural y de la riqueza material. Pero la contribución al bienestar humano no se limita a nuestra alimentación; los seres vivos constituyen nuestra principal fuente de fármacos y salud, proveen productos de consumo directo y manufacturado, servicios ecosistémicos y de ocio. No estamos biológicamente disociados del resto de seres vivos.

Y sobre esta riqueza disertará la lección de hoy.



La biodiversidad y sus niveles

El término biodiversidad, que proviene de diversidad de la vida, viene a ser sinónimo de riqueza biológica y puede definirse como la variabilidad de la vida en todos sus niveles, desde la riqueza genética a la riqueza de diferentes taxones (tal es el caso de la riqueza de especies), comunidades, ecosistemas y paisajes. Biodiversidad, por tanto, es sinónimo de multiplicidad de elementos en los seres vivos y también lo es de la disparidad o heterogeneidad de elementos vivos. Así, podemos referirnos a riqueza genética (cuyas combinaciones de nucleótidos nos permiten una diversidad prácticamente infinita), que, a su vez, suministra las instrucciones para determinar la diversidad de reacciones, moléculas y metabolitos que componen los organismos vivos. Puesto que las instrucciones del código genético son modeladas por el ambiente también podemos hablar de diversidad fenotípica o de rasgos. En un nivel jerárquico superior se habla de diversidad taxonómica, donde la unidad natural sería la diversidad de especies. En los ecosistemas existen diferentes funciones, luego hay una diversidad funcional, así como una diversidad de historias evolutivas o filogenética. Asimismo, dentro de las poblaciones de una especie nos encontramos con diversidad cultural (por ejemplo, diferentes poblaciones de la misma especie de ave tienen diferentes sílabas en su canto) y diversidad conductual (la orca Gladis, que saltó a los medios esta primavera por atacar embarcaciones es una de las nuevas conductas dentro del repertorio de los cetáceos).

Esta riqueza genera los denominados servicios ecosistémicos, que son aquellos procesos y condiciones que sostienen la actividad y la vida humana. Tales servicios incluyen, en primer término, la regulación de los procesos ambientales como el clima, el mantenimiento de la fertilidad del suelo, la provisión de agua potable y el control de las plagas y epidemias. En segundo término, proveen bienes materiales, ya que los ecosistemas producen bienes de consumo directo como los alimentos, así como bienes materiales o productos de mercado, como sería el caso de la madera, la pasta de papel, caucho, productos de perfumería, etc. Para poner en valor los servicios ecosistémicos se han

comenzado a cuantificar económicamente considerando los precios de mercado. Así, se puede poner valor económico al servicio de los polinizadores procedentes de ecosistemas naturales, que polinizan cultivos calculando el coste de la reducción de producción de fruta si no existieran tales servicios. Se estima que el valor de los servicios de polinización está entre los 235.000 y los 577.000 millones de dólares.

De este modo, según la FAO (2022), de las Naciones Unidas, el valor añadido de la agricultura, las actividades forestales y la pesca es de 3,6 billones de dólares, representando el 4,4% del PIB mundial. La producción anual de madera es de unos 4.000 millones de m³, generando unas exportaciones con un valor añadido de 250.000 millones de dólares. La producción de cosechas a escala global genera unas exportaciones con un valor añadido de 1,4 billones de dólares.

En tercer lugar, la riqueza de la vida contribuye al bienestar humano a través de beneficios más intangibles, incluso subjetivos: la salud física y mental, valores estéticos y culturales (inspiración, espiritualidad) (Chapin III et al. 2000).

Para abordar la contribución de la riqueza de la vida a la riqueza humana podríamos elaborar un listado de aquellas especies de las que sacamos un provecho directo en términos de producción de bienes (alimentos, madera, fármacos, pesquerías, caza y pesca deportiva, etc). A continuación, podríamos elaborar otro listado de especies con las que tenemos una relación de carácter más simbólico o espiritual (pensemos en el oso pardo, las ballenas, el oso panda, el tejo). Esta relación simbólico-afectiva forma parte de lo que el entomólogo de Harvard, Edward O. Wilson, ha denominado biofilia o la sensación de bienestar que nos provoca la admiración y el contacto con otros seres vivos.

Sin embargo, estos listados a los que se ha hecho referencia no representan la verdadera riqueza de la vida porque las especies no viven aisladas; todas interactúan con otras especies y están conectadas entre ellas por vínculos o enlaces que denominamos interacciones bióticas: competencia, mutualismo, depredación o parasitismo, entre otras. Así se genera una red de interacciones donde cada especie es un nudo de una red que está conectada a otras especies por un hilo, que sería la interacción. Podemos así hablar de riqueza o diversidad de interacciones, ya que cuando las consideramos aparecen nuevos servicios que se derivan de ella; porque el todo es más que la suma de las partes, ya que aparecen propiedades emergentes. Tal es el caso del servicio de descomposición de la materia orgánica y regeneración de nutrientes en el suelo, el servicio de polinización, los servicios de regulación de poblaciones de insectos, el control de plagas o la producción de biomasa en los ecosistemas. De este modo, los ecosistemas más diversos son más productivos, porque las diferentes especies usan los recursos y nutrientes del suelo de manera complementaria. Luego la modificación de esa red de interacciones supone alterar las propiedades y servicios del ecosistema.

Casos particulares de control de plagas son aquellas relacionadas con la salud humana. Las enfermedades zoonóticas son aquellas que pueden saltar de especies animales a la especie humana. Recordemos que el covid-19 es una zoonosis. Cuando una zoonosis está inmersa en un ecosistema rico en especies huésped, el patógeno que puede provocar la zoonosis se diluye entre muchas especies y, como no tiene el mismo éxito en todas las especies, no llega a disparar sus poblaciones en ninguna de ellas (se reduce la prevalencia) y ninguna de las especies huésped portadora de patógenos dispara su población porque está controlada por las interacciones con otras especies huésped. Si se reduce la diversidad del ecosistema, como ha ocurrido en el caso de la domesticación de animales, se incrementa artificialmente la población de una especie que además tiene un contacto estrecho con la población humana, generando el escenario idóneo para que se produzca el salto de la zoonosis a la especie humana. Las zoonosis representan

el 70% de las enfermedades emergentes y suponen un problema sanitario de primer orden, como hemos sufrido desde 2020. Muchas de estas zoonosis, incluidas por ejemplo la rabia y el HIV, surgen precisamente por la disrupción de los ecosistemas naturales. La mejor vacuna es que vivamos rodeados de un ecosistema diverso y funcional, porque allí se reducen los riesgos. Un ejemplo claro es el virus del Nilo, una zoonosis de las aves que provoca una encefalitis mortal en humanos. La incidencia en poblaciones humanas disminuye a medida que aumenta la diversidad de aves en un entorno cercano. Lo mismo ocurre con la diversidad de pequeños mamíferos y la incidencia de la enfermedad de Lyme o el hantavirus en humanos.

Tras la pandemia provocada por covid-19 todos sabemos que la inmunidad de rebaño consiste en que un individuo no vacunado está protegido si está rodeado de personas vacunadas. Pero la inmunidad de paisaje es la que nos protege de manera natural cuando estamos rodeados de un paisaje heterogéneo que contiene una biodiversidad elevada, como es el caso de los ecosistemas primarios no alterados. En este mismo principio se fundamenta la agricultura ecológica, con diversidad de cultivos alternados en el espacio que impiden la propagación de las plagas como ocurre en los monocultivos.

Los efectos de la biodiversidad sobre la salud humana, entendida como el estado de bienestar físico, mental y social, no meramente la ausencia de enfermedad, según la definición de la OMS, van mucho más allá, ya que tienen relación directa con nuestro sistema inmune y con nuestra salud física y mental. Jeffrey Gordon, Peter G. Bergberg y Bonnie L. Bassler, premio Princesa de Asturias 2023 en la modalidad de Investigación Científica y Técnica, van a ser galardonados por sus investigaciones sobre sociobiología bacteriana, comunicación bacteriana y formación de consorcios y tapetes o películas bacterianas. La comunicación bacteriana (*quorum sensing*) se realiza a través de moléculas secretadas llamadas autoinductoras, mediante las cuales obtienen información sobre su densidad y sobre otras cepas. Esta comunicación es la clave de las interacciones bióticas entre microorganismos y nos afecta directamente.

El cuerpo humano mantiene una relación simbiótica con los microorganismos, que llegan a tener en nuestro cuerpo un número de células que es de un orden superior a nuestro propio número de células y constituyen la microbiota. En realidad, las personas no somos individualidades, sino una entidad o consorcio biológico persona-microorganismos. Jeffrey Gordon estudió los microorganismos del intestino humano y su influencia en la salud humana a través de la nutrición, la digestión, el metabolismo y el desarrollo neurológico e inmunitario. Demostró la importancia del intercambio de nutrientes en ambas direcciones entre el microorganismo y el huésped. A través del proyecto Microbioma Humano, que promovió el propio Jeffrey Gordon, se ha cifrado en unos 10.000 tipos de microorganismos diferentes y la salud del huésped se relaciona con la diversidad de esa biota intestinal. Entre los tipos de microorganismos que conforman el ecosistema de la microbiota hay comensales, simbioses y patógenos. El equilibrio entre las poblaciones de unos y otros tipos impide que proliferen los patógenos provocando la enfermedad.

El microbioma, conjunto de elementos vivos o microbiota más moléculas estructurales y metabolitos, está siendo investigado por su relación con la fisiopatología de la depresión, una enfermedad que afecta al 4% de la población humana. Se ha observado que el intestino y el cerebro actúan de manera bidireccional y tienen un impacto significativo en el estrés y la depresión. Un microbioma saludable transmite señales al cerebro a través de vías (eje microbioma-intestino-cerebro) relacionadas con la neurotransmisión, la neurogénesis, la activación de la microglía y el control de la conducta bajo condiciones normales y de estrés. Se ha visto que la composición de la microflora en pacientes con depresión difiere de la que se encuentra en personas sanas, tal como se había comprobado previamente en modelos animales (Trzeciak & Herbet 2021).

Por otra parte, las plantas terrestres, particularmente los árboles, emiten a la atmósfera compuestos orgánicos volátiles. Son más de 1.000 compuestos diferentes, la gran mayoría isoprenoides, y se calcula que la vegetación del planeta emite aproximadamente mil millones de toneladas anualmente. La función de estos compuestos se ha relacionado con respuestas fisiológicas de las plantas a diferentes tipos de estrés, pero también juegan un papel clave en los ecosistemas forestales: se utilizan para la “comunicación” química entre plantas, como sustancias antimicrobianas e insecticidas contra los parásitos; también tienen influencia en el comportamiento de los herbívoros y en las condiciones del suelo (Antonelli et al. 2020).

Pero, además, muchos de esos compuestos, como el limoneno y el pineno, cuando se absorben por inhalación son antioxidantes y antiinflamatorios, siendo también muchos terpenos relacionados con la actividad cerebral: inducen la relajación, mejoran la capacidad cognitiva y el buen humor (Antonelli et al. 2020). El efecto positivo de los “baños de bosque” se produce a través de múltiples mecanismos, pero señalemos que un paseo de dos horas por un bosque se asocia significativamente con un aumento en el número y en la actividad de un tipo particular de linfocitos (células “natural killer”), así como con la expresión de células que producen moléculas citolíticas (la actividad enzimática que puede destruir células tumorales). Mucho queda por investigar con relación a estos compuestos orgánicos volátiles que ligan biodiversidad con salud humana.

Por otra parte, la asociación entre biodiversidad y bienestar humano, a escalas espaciales amplias, permanece aún prácticamente inexplorada. La investigación de Methorst et al. (2021), que relacionó los datos socioeconómicos de 26.000 europeos de 26 países, en términos de autosatisfacción de calidad de vida con datos macroecológicos de diversidad, encontró que la riqueza específica de aves estaba correlacionada positivamente con el nivel de autosatisfacción, al mismo nivel que los ingresos económicos. Naturalmente, la correlación no implica dependencia y aún debe investigarse sobre las variables que enlazan ambas variables, que podrían ser las propiedades del paisaje o la calidad ambiental.

Además, los seres vivos son productores de fármacos, como ya señaló Teofrasto Paracelso en el siglo XVI: “los prados y colinas son farmacias”. Se podría argüir que la mayoría de los compuestos de uso terapéutico se sintetizan en plantas farmacéuticas más que en las plantas de los prados; y así es, pero casi siempre son derivados de un metabolito aislado previamente en un ser vivo. La mayoría provienen de hongos y plantas, aunque también hay fármacos de origen animal. Aquí mismo, en Asturias, en La Felguera, se producen anualmente más de 5.500 toneladas de ácido acetilsalicílico, principio activo del analgésico más utilizado en el mundo. Pero no olvidemos que el ácido salicílico, proveniente de la corteza de *Salix alba* y también de otras especies como *Filipendula ulmaria*, se ha utilizado desde antiguo, previamente a su esterificación como ácido acetilsalicílico. El proceso habitual consiste en la realización de ensayos con extractos de seres vivos. Cuando tienen algún efecto terapéutico (por ejemplo, la supresión de células cancerosas o bacterianas en ensayos in vitro), se aísla el principio activo y se ensaya en modelos animales, después en voluntarios humanos y, posteriormente, se sintetiza esa molécula y otras parecidas, cuyas pequeñas modificaciones pueden potenciar su efecto o bien reducir los efectos secundarios. Si no existiera previamente ese metabolito en un ser vivo nunca se habría descubierto ese principio activo.

Una cuestión que puede surgir es por qué muchos seres vivos nos sirven de farmacia, por qué sintetizan esas moléculas que tienen utilidad terapéutica. La respuesta puede plantearse en términos evolutivos, ya que esas sustancias son necesarias para los organismos que las sintetizan, controlando el desarrollo de sus propios tumores, librándolos de infecciones víricas y bacterianas, parásitos y depredadores. A lo largo de la historia de la vida, las mutaciones en cientos de millones de especies han contribuido a esa carrera de

armamentos entre el huésped y la enfermedad con la selección natural actuando como el filtro que ha hecho llegar al momento actual aquellos que sintetizan las moléculas que les confieren más éxito.

Volvamos a la alimentación humana. Se podría argüir que la biodiversidad no es relevante en nuestra dieta, ya que, de las aproximadamente 350.000 especies de plantas conocidas, según la FAO, tan solo unas 20.000 son comestibles y la humanidad ha incorporado en la dieta unas 6.000, la mayoría sin mucha importancia cuantitativa ya que solo nueve especies contribuyen a 2/3 de la producción mundial de alimentos y más de la mitad de las calorías ingeridas por la humanidad se deben exclusivamente a tres cereales: arroz, maíz y trigo. Aquí es donde radica la importancia de la diversidad genética para garantizar la seguridad alimentaria en el planeta. Más de 3.500 millones de personas, el 43% de la población mundial, comen arroz diariamente. Su seguridad alimentaria solo puede ser efectiva si existe suficiente variabilidad genética, suficientes variedades de arroz, como para afrontar futuros cambios ambientales, que son seguros, aunque no predecibles. Salvaguardando la diversidad genética de las cosechas y haciéndola disponible para investigadores, cultivadores de plantas y agricultores, se podrá adaptar la agricultura a la actual crisis climática, reducir la degradación ambiental y alimentar adecuadamente a toda la ciudadanía del planeta. La diversidad genética se utiliza para desarrollar nuevas variedades más resilientes, más productivas, más nutritivas y sabrosas, adaptadas a las preferencias locales y a los cambios ambientales. La seguridad alimentaria de una población humana creciente constituye uno de los mayores retos de la humanidad, especialmente en un escenario de disrupción climática que añade todavía más complejidad a la búsqueda de esa seguridad. Afortunadamente, existen programas de conservación de esos recursos genéticos en bancos de germoplasma vegetal. El mayor banco del mundo está en las islas Svalbard, de Noruega, donde se tienen almacenadas más de un millón de muestras de semillas de cosechas. Las cifras más altas corresponden a muestras de arroz y trigo (más de 150.000 muestras). También se almacenan más de 50.000 muestras de sorgo, más de 40.000 de judías y más de 35.000 de maíz.

A estas alturas espero haberles convencido de la importancia de la riqueza de la vida para el sustento de la humanidad. Sin embargo, no todo son buenas noticias; las Naciones Unidas reconocen tres crisis planetarias inducidas por la humanidad: el cambio climático, la pérdida de biodiversidad y la contaminación. Estas tres crisis no son independientes; están interrelacionadas y, en ocasiones, actúan sinérgicamente o incluso se retroalimentan.



El problema de la biodiversidad

A pesar de que sin la riqueza de la vida no podría existir la humanidad, ni siquiera sabemos cuánta riqueza tenemos y sin embargo sabemos que la estamos perdiendo. Estamos afrontando el denominado problema o crisis de la biodiversidad, cuya solución supone un reto formidable para la humanidad. La respuesta por parte de la comunidad científica consiste, fundamentalmente, en dar contestación a cuatro preguntas clave:

¿Cuánta riqueza tenemos?

¿Cómo se genera esa riqueza?

¿Cómo se pierde?

¿Qué podemos hacer para conservarla?

Para dar respuesta a estas preguntas se suele utilizar, dentro de la jerarquía biológica, un nivel que constituye una entidad más natural que otros niveles de biodiversidad (aun siendo su definición un verdadero quebradero de cabeza en Biología): la especie.

3.1. ¿Cuánta riqueza biológica tenemos? ¿Cuántas especies?

¿Cuántas especies hay en el planeta? La respuesta es bien sencilla: no lo sabemos e incluso, hasta hace poco, ni siquiera teníamos idea del orden de magnitud. Aunque no sea una estimación muy exacta conocemos el PIB de una región y conocemos más o menos bien su cultura e inventario de bienes culturales; sin embargo, desconocemos en gran medida la riqueza biológica que alberga.

¿Qué puede aportar la disciplina Ecología para responder a cuánta riqueza tenemos? Durante las últimas décadas, el desarrollo de la Ecología se ha enfocado en convertirla en una ciencia predictiva. Esto ha permitido que se hayan utilizado diferentes fundamentos de la Ecología como metodología para la estimación del número de especies que puede haber en el planeta.

3.1.1. Especificidad parásito-huésped

En primer lugar, se utilizó la especificidad parásito-huésped. Todos los organismos tienen parásitos que, debido a la carrera evolutiva parásito-huésped (denominada carrera de armamentos), suelen ser muy específicos. Una especie de parásito solo aparece en una especie de huésped concreta. Como la mayoría de las especies de plantas ya son conocidas, solo habría que determinar cuántos parásitos y herbívoros específicos hay por término medio por especie de planta. Con este método, Terry L. Erwin (1982) estimó, hace ya varias décadas, que debería haber más de 30 millones de especies de artrópodos tan solo en los trópicos. Hoy en día estas estimaciones se consideran claramente infladas, pero lo realmente importante es que puso de manifiesto nuestro desconocimiento de la riqueza de la vida.

3.1.2. Relación especies-área

En segundo término, se ha utilizado la relación especies-área (Fig. 1). Una regla bien conocida en Ecología es que, al aumentar el área prospectada, siempre aparecen más especies según una relación lineal entre la riqueza específica y el área (ambas variables en escala logarítmica) que permite predecir cuál es el número de especies de un área determinada, pasando de la escala local a la continental. Esta relación es conocida desde hace tiempo (Arrhenius 1921, MacArthur & Wilson 1967) y los datos empíricos para diferentes grupos de organismos indican que la pendiente de esta relación es sorprendentemente similar (rango 0,25 - 0,35; May 1975).

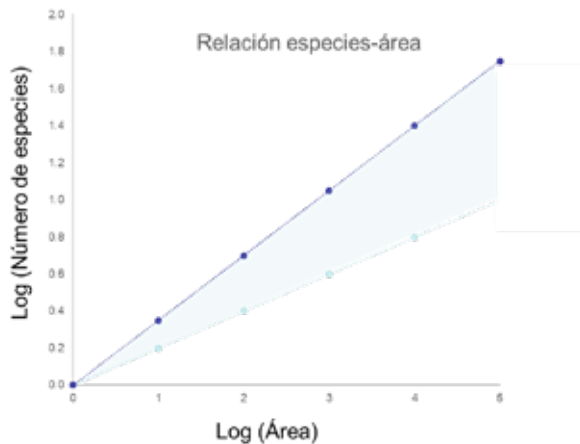


Figura 1: Relación teórica especies-área en escala logarítmica. Se representan las relaciones para las pendientes 0,20 y 0,35. Entre ellas (área sombreada) suelen ajustarse las pendientes para los diferentes grupos de organismos.

Mediante este método, Grassle & Maciolek (1992) estimaron la existencia de más de 10 millones de especies tan solo en los fondos oceánicos. No obstante, estas predicciones tienen un inconveniente, ya que es muy poco ortodoxo, desde el punto de vista estadístico, hacer predicciones más allá del rango de las variables utilizadas para calcular la recta de regresión (escala local), pudiendo producirse cambios en la pendiente de la relación

especies-área a escalas mayores (escala continental). Efectivamente, suelen producirse cambios en la pendiente al cambiar la escala espacial de lo local a lo continental.

3.1.3. Teoría Metabólica de Ecología: distribución de tamaños

Un tercer método de estima consistió en utilizar la Teoría Metabólica de la Ecología. Sabemos que los organismos tienen un gasto metabólico en función de su tamaño corporal. La representación en escala logarítmica del gasto metabólico en función del peso corporal escala con una pendiente de $\frac{3}{4}$ para todo tipo de organismos. Esta teoría nos permite hacer un desarrollo teórico hasta construir de nuevo una relación predictiva para el número de especies en función de su tamaño. La energía (electromagnética) recibida por una determinada superficie terrestre se traslada, a través del proceso fotosintético, al mantenimiento de la comunidad de organismos que ocupan esa superficie. Cuanto mayor sea la entrada de energía (radiación solar), más individuos se mantendrán en esa superficie. Además, se postula que cuantos más individuos haya en esa superficie habrá más especies que además difieran en tamaño y, por tanto, en gasto metabólico. A esta hipótesis de más individuos más especies hemos contribuido utilizando como modelo las aves y hemos confirmado las predicciones (Seoane et al. 2015). Con este método se predice que el número de especies existentes en función de su tamaño debe escalar con una pendiente de $-1,25$ (obviamente, la relación es negativa porque hay menos especies de tamaño grande que de tamaño pequeño), lo que permite estimar que en el planeta debe haber entre 10 y 50 millones de especies (May 1988).

En resumen, según la revisión de Scheffers et al. (2012), basado en Chapman (2009), como mínimo habría más de 10,5 millones de especies (10.640.000), sin contar la diversidad microbiana, frente a las menos de 2 millones descritas hasta ahora (hay 1.900.000 especies descritas, pero el número real es más bajo porque muchas de ellas han sido descritas más de una vez por diferentes autores, asignándoles nombres diferentes: sinonimias). Por tanto, no conocemos ni siquiera el 20% de nuestra riqueza taxonómica. Como ya se indicó, estas cifras no consideran la riqueza de microorganismos (bacterias, arqueas y virus) donde el concepto de especie no está claro, pero se estima que la riqueza de tipos de microorganismos es un orden de magnitud superior a lo indicado para los organismos eucariotas.

Investigaciones más recientes (Costello, May & Stork, 2013), rebajan esas cifras a 5 ± 3 millones de especies. Bien podrían describirse todas. La humanidad ha conseguido retos mayores. Así, la biblioteca del congreso de EE. UU. tiene en sus catálogos, entre otros formatos, más de 40 millones de libros y más de 70 millones de manuscritos. Escribir cada uno de esos libros ha requerido al menos tanto esfuerzo como describir una especie. El problema es que no hay suficiente personal investigador en taxonomía de los diferentes grupos de organismos (Godfray 2002), que serían las únicas personas capaces de distinguir si una especie recolectada ha sido descrita previamente o no. Esta carencia de taxónomos puede ser paliada en parte con el uso de nuevas tecnologías que ayudan en el reconocimiento de especies: Código de barras de la vida (*barcoding*, *meta-barcoding*), ADN ambiental, sensores de inteligencia artificial. Perder una especie sin catalogar es como quemar un libro sin leer ni siquiera el título, perdiendo todo su contenido interior, su genoma, sus moléculas (algunas de ellas de posible utilidad farmacológica o biotecnológica) y todo lo que podríamos aprender de ella. Cada especie es una biblioteca catalogada u organizada por la selección natural actuando a través de extensos periodos de tiempo. El número de genes que prescriben un organismo eucariota es del orden de decenas de miles. Los pares de nucleótidos de estos genes varían, según las especies, entre mil millones y un billón.

En conclusión, no conocemos la riqueza de la vida y estamos muy lejos de conocerla; ni siquiera sabemos qué número de especies nos quedan por descubrir. Paradójicamente,

se han hecho inversiones muy cuantiosas para buscar vida fuera de nuestro planeta y no se han hecho para la búsqueda de la vida en la Tierra. Como bien señala Godfray (2002), la taxonomía debería financiarse de la misma manera que la observación espacial o los inventarios de genomas. Estas tres áreas del conocimiento sientan las bases para el desarrollo de la ciencia en otros muchos ámbitos del conocimiento.

Si no sabemos cuánta riqueza tenemos, al menos podemos preguntarnos dónde la tenemos. Aquí sí sabemos algo más. En primer lugar, se conoce la existencia de un importante gradiente latitudinal. A medida que aumenta la latitud disminuye la biodiversidad, luego la mayor parte de la diversidad del planeta está en los trópicos, que, además, son las áreas menos exploradas. En segundo lugar, se conocen 36 áreas específicas del planeta que se denominan “puntos calientes de biodiversidad” (*biodiversity hotspots*). Son lugares que además de contener una elevada diversidad específica contienen una fracción elevada de endemismos (más del 50% de las plantas y los vertebrados son endémicos, solo se encuentran en esas áreas). ¿Dónde están esos puntos calientes? Como era de esperar, algunos están en los trópicos (región indo-birmana, cuerno de África, Madagascar, Mesoamérica, mata atlántica de Brasil), pero no todos: otros aparecen en áreas de clima Mediterráneo y algunos están ligados a sistemas montañosos (Caúcaso, Himalaya, montañas del suroeste de China, Andes). En resumen, además del gradiente latitudinal ha sido muy importante, en algunos lugares del planeta, la historia regional a escala geológica. Si no sabemos cuánta riqueza tenemos al menos sabemos dónde está, dónde tenemos que ir a descubrirla y dónde podemos protegerla.

3.2. ¿Cómo se produce? Fenómenos de especiación

La segunda pregunta que se planteaba es cómo se produce la riqueza biológica. Sin entrar en detalles, conocemos los procesos de especiación, que así se denomina a la aparición de nuevas especies, ya sea a través del mecanismo de selección natural (dirigido por el éxito reproductor de los individuos) o bien a partir del mecanismo de deriva genética, que es un mecanismo basado en la aleatoriedad. Estos dos mecanismos producen cambios graduales; por tanto, son lentos. La selección natural, según la propuesta original de Darwin (1859), apuntalada por la síntesis moderna, moldea los rasgos de los organismos produciendo cambios evolutivos ajustados al ambiente que los ha seleccionado. Existe además otro mecanismo de especiación denominado “transferencia genética horizontal”. Si los cambios génicos se pasan de padres a hijos, de una generación a otra, hablamos de transferencia vertical, pero en la horizontal se producen cambios genéticos en la misma generación mediados por virus que infectan una célula e insertan material genético en su genoma, ya sea de un individuo de la misma especie o de otra. Este mecanismo es capaz de generar cambios profundos en la composición genética de una especie en un tiempo breve.

Las tasas a las que se produce la especiación son muy variables a lo largo del tiempo evolutivo. De acuerdo con la teoría del equilibrio puntuado (Eldredge & Gould 1972), durante la mayor parte del tiempo evolutivo los cambios evolutivos se mantendrían a una tasa constante de cambios graduales (anagénesis) o sin cambios significativos. Los cambios evolutivos más significativos, radiación o ramificación de los árboles filogenéticos (cladogénesis), ocurrirían en determinados momentos puntuales a tasas de cambio evolutivo muy altas a escala geológica. Estos procesos de elevadas tasas de especiación ocurren, de manera muy evidente, después de eventos de extinción masiva.

Como quiera que sea, la riqueza biológica ha ido aumentando a lo largo de la historia de la vida, con las tasas de especiación superando a las de extinción, como bien documentan los registros fósiles (Fig. 2).

3.3. ¿Cómo se pierde? Tasas basales de extinción, crisis de extinción, la sexta gran extinción

La tercera pregunta planteada es cómo se pierde la riqueza biológica. También conocemos relativamente bien los procesos de extinción o pérdida de especies. Aquí cabe diferenciar entre las denominadas “extinciones de fondo”, que es la tasa de extinción que se produce durante la mayor parte de la historia del planeta y que está más o menos equilibrada con la tasa de especiación y corresponden a periodos de calma. La extinción o desaparición de una especie forma parte de la historia de la vida, así como la muerte forma parte del devenir de cualquier ser vivo. Se estima que solo el 1 - 4% de las especies que existieron en algún momento permanecen con nosotros.

No obstante, además de esa tasa de extinción de fondo, la historia de la vida en el planeta ha estado salpicada por unos 15 eventos de extinciones en masa (Fig. 2) causados por catástrofes naturales extremas asociadas, según el caso, a cambios climáticos, cambios en la química de la atmósfera, vulcanismo e impacto de grandes meteoritos (Barnosky et al. 2011). De esas 15 extinciones masivas destacan las llamadas “cinco grandes”, caracterizadas porque en ellas se produjo la extinción de más del 50% de la diversidad de especies conocidas durante un periodo muy breve a escala geológica: entre medio millón y tres millones de años. Tres de ellas pueden considerarse eventos tan catastróficos que reorganizaron completamente los ecosistemas marinos y terrestres y marcaron el tránsito entre eras geológicas (Ward 2000).

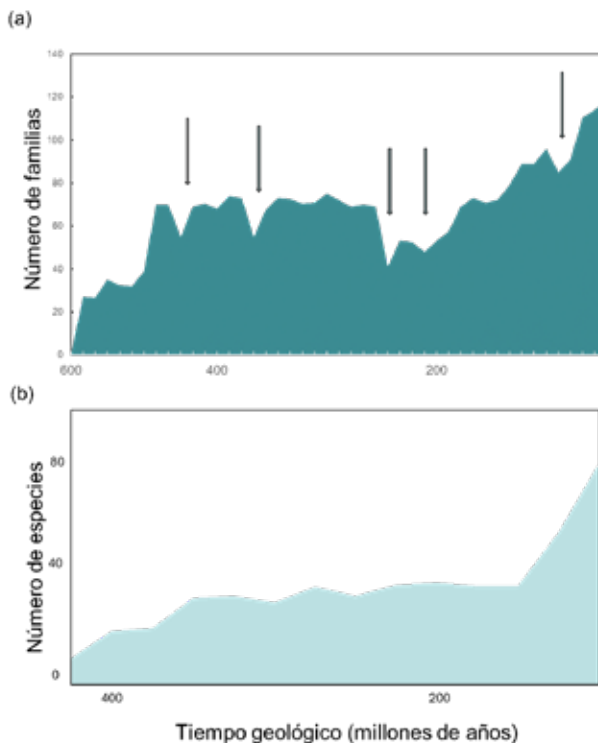


Fig. 2. Historia geológica de la diversidad de la vida reconstruida a partir del número de familias de organismos marinos (a, basado en Sepkoski 1984) y del número de especies de plantas (b, basado en Knoll 1986). Se indican, con flechas, las cinco grandes extinciones masivas, que coinciden con el final de un periodo geológico, ya que estos límites se han establecido teniendo en cuenta los cambios en la biota fósil. En términos generales se aprecia un aumento de la biodiversidad a lo largo de la historia geológica.

La primera gran extinción se produjo hace 485 M años, al final del periodo Ordovícico, cuando solo había vida en el mar. Esto ocurrió posiblemente debido a las fluctuaciones de una gran glaciación y condujo a la extinción a aproximadamente el 85% (Alcalá 2004) de las especies que habitaban entonces el planeta, entre ellas los trilobites por citar un grupo bien conocido. La vida ya había conquistado la tierra cuando se produjo la segunda extinción masiva, posiblemente debido a un enfriamiento del océano. Ocurrió hace 350 M años, en el tránsito del Devónico al Carbonífero y arrasó más del 80% de las especies.

Al final del Pérmico, en el tránsito de la era Paleozoica a la era Mesozoica, hace 250 M años, se produjo la tercera extinción masiva, la más devastadora, haciendo desaparecer más del 90% (Alcalá 2004) de las especies. Las causas fueron la combinación de un gran meteorito caído en la Antártida con una intensa actividad volcánica que emitió ingentes cantidades de gases tóxicos como el sulfuro de hidrógeno.

La cuarta gran extinción se produjo al final de periodo Triásico, hace unos 200 M años, extinguiendo el 80% de las especies, y la quinta al final del Cretácico, en el tránsito del Mesozoico al Terciario, hace 65 M años. Un gran meteorito, de más de 10 Km de diámetro impactó con el planeta en lo que hoy es el golfo de México y entre las consecuencias de esa gran explosión destacamos aquí la desaparición de más del 75% de las especies (Alcalá 2004), incluyendo las que entonces dominaban la tierra: los dinosaurios (Dirzo et al. 2014).

Sin embargo, la historia de la vida es tan larga que la mayoría de las extinciones corresponden a las extinciones de fondo que se producen en los periodos de calma y las extinciones en masa solo explican el 5% de todas las especies que han existido. Sin embargo, estos eventos tienen un efecto desproporcionado en la historia de la vida debido a los procesos evolutivos que desencadenan. Los nichos vacíos tras las extinciones en masa son rápidamente rellenos cuando las condiciones mejoran. La aparición de nuevos linajes y especies crecería según un modelo logístico, similar a la pauta de crecimiento de las poblaciones (Erwin 2001).

En la actualidad, la tasa estimada de extinción es entre 100 y 1000 veces la tasa de extinción de fondo (Pimm et al. 1995); por tanto, nos encontraríamos ante un proceso de extinción masiva, la denominada sexta gran extinción. La Valoración de los Ecosistemas del Milenio (*Millennium Ecosystem Assessment*, 2005) indica que las tasas de extinción son entre 1.000 y 10.000 veces el valor de las extinciones de fondo. De nuevo nos encontramos ante una imprecisión manifiesta. No podemos manejar valores más exactos porque hay dos tipos de sesgos en los cálculos. En primer lugar, los listados de especies en peligro de extinción o de especies ya extintas tienen un sesgo taxonómico y de tamaño, tienden a incluir especies de tamaño grande y especies de vertebrados y plantas. En segundo lugar, como es natural, estos listados solo incluyen especies ya descritas. Recordemos que la mayor parte de la biodiversidad no está descrita y por tanto no puede figurar en listados de especies en peligro de extinción.

¿Qué puede aportar en este sentido la disciplina Ecología?

Recordemos que existe una relación prácticamente universal especies-área: a mayor área inventariada, más especies (Fig. 1). Conocida el área de un determinado hábitat podemos estimar el número de especies que alberga. Si la extensión de ese hábitat se reduce a escala global, como sería el caso de la reducción de superficie de bosque tropical para aumentar la superficie cultivada, necesariamente, con el razonamiento inverso, volviendo hacia atrás en la relación especies-área, perderemos especies.

Clásicamente, mediante la relación especies-área se estimaba que, si un hábitat se reducía al 10% de su extensión original, perdería el 50% de las especies que albergaba hacia el año 2000. Algo que, afortunadamente, todavía no ha ocurrido.

¿A qué se debe esta discrepancia entre la teoría y las observaciones empíricas? Para algunas y algunos autores, habría un retardo entre la pérdida de superficie de hábitat y la extinción de las especies debido a la existencia de especies longevas que, aunque sus poblaciones dejan de reclutar nuevos individuos, los adultos permanecerán durante algún tiempo, pero la población terminará extinguiéndose. Este retraso que se produce entre la pérdida de hábitat y la extinción hasta ajustarse a la relación especies-área, define el concepto “deuda de extinción”, que se refiere a las especies que, aunque siguen aquí, las condiciones ambientales (disponibilidad de hábitat) están fuera de su rango óptimo para la supervivencia y, por tanto, están condenadas a extinguirse en el futuro.

Sin embargo, según otros autores, las cosas no son tan sencillas; la utilización de la relación especies-área sobreestima las extinciones, debido a que las curvas de acumulación de especies con el aumento del área y la de pérdida de especies con su reducción no son iguales (He & Hubbell 2011). Sus modelos teóricos han sido puestos a prueba con los datos empíricos de dos grupos de organismos modelo: la distribución de las aves en Norteamérica y la distribución de plantas leñosas en la selva lluviosa tropical. La pérdida de especies se produciría a una tasa menor de la que predice la relación especies-área, pero estos mismos autores reconocen la existencia de las “deudas de extinción” y, naturalmente, no cuestionan la extinción en masa actual (Rahbek & Colwell 2011). No obstante, los modelos de He & Hubbell (2011) consideran que una especie ha desaparecido al reducir el área cuando se pierde el último individuo de la población. Esto no se ajusta a la dinámica de las poblaciones, ya que éstas dejan de ser funcionales cuando el número de individuos es muy pequeño (concepto de población mínima viable) y por tanto condenadas a desaparecer.

4

Mecanismos de extinción en el Antropoceno

La diferencia entre la sexta extinción y las cinco grandes que la han precedido radica en que, mientras que aquellas tuvieron un origen extrínseco (grandes meteoritos) o intrínsecos (cambios climáticos, vulcanismo), la sexta extinción es de origen antrópico. Nuestra especie está modificando las condiciones del planeta provocando un cambio global que afecta a la riqueza de la vida y, por lo tanto, a nosotros mismos ya que estamos ineludiblemente ligados a ella. Los humanos, que por nuestro tamaño corporal y otras características biológicas deberíamos tener una población mundial de entre poco más de un millón y menos de cuatro millones, recientemente hemos sobrepasado los 8.000 millones. Mantener el metabolismo de la población humana, su crecimiento en biomasa y su demanda creciente de energía tiene un impacto sobre el planeta: se necesita mantener de 3 a 4 Kg de animal doméstico por Kg de humano y una producción agrícola de más de 9.000 millones de toneladas de cosechas. Como es natural, esta producción precisa superficie terrestre y energía, produciendo un impacto en el planeta a escala global (concepto de “huella ecológica”). Las consecuencias más evidentes de ese impacto son la modificación de los ciclos biogeoquímicos, el cambio climático y la pérdida de biodiversidad. Curiosamente, no ostentamos el triste privilegio de ser la primera especie que modifica el planeta a escala global. La aparición de las cianobacterias, hace entre 2.700 y 2.500 millones de años, supuso el desarrollo de la fotosíntesis oxigénica, ya que producen síntesis de materia orgánica dejando un residuo en esa actividad: el oxígeno. La atmósfera terrestre pasó de un estado reducido a un estado oxidado, pasando de albergar cantidades residuales de este elemento a contener un 21%, con lo cual se extinguió la mayor parte de la vida en la tierra, ya que había evolucionado en un ambiente anóxico y para aquellos microorganismos el oxígeno resultaba tóxico. Por otro lado, este cambio ambiental sentó las bases para el desarrollo evolutivo del metabolismo aerobio y la radiación de los organismos eucariotas.

Con posterioridad (mucho después), hace entre 300 y 400 millones de años, en el Devónico, la vegetación terrestre se desarrolló en todo su esplendor, secuestró dióxido de carbono de la atmósfera incorporándolo a la biomasa vegetal. Puesto que entonces no existían los organismos descomponedores de la materia orgánica, la biomasa vegetal se acumuló y quedó secuestrada (no disponible en el ciclo del carbono) en los sedimentos, formando el carbón. Como consecuencia de la drástica reducción del dióxido de carbono se redujo su papel como gas efecto invernadero, lo que resultó en un enfriamiento climático que extinguió una buena parte de la biodiversidad. La aparición en escena de los descomponedores (sobre todo los hongos) condujo a un equilibrio aproximado en el ciclo del carbono. Hasta la Revolución Industrial, en el ciclo natural del carbono, aproximadamente la misma cantidad de carbono que era retirada de la atmósfera por las plantas era emitida de nuevo allí por los procesos de descomposición (respiración) de la materia orgánica.

La actividad humana ha desequilibrado de nuevo el ciclo del carbono, poniendo en circulación el carbono secuestrado en los sedimentos y enviándolo a la atmósfera después de su oxidación para la obtención de energía. Este proceso aumenta la cantidad de dióxido de carbono en la atmósfera provocando el calentamiento global. Al que se suman otros motores de cambio global.

4.1. Motores del cambio global: Los cuatro jinetes del Apocalipsis

¿Cuáles son las causas últimas de la extinción de especies correspondiente a la sexta extinción? Aunque las variables que constituyen las causas de extinción son múltiples e interactúan entre sí, fue Jared Diamond quien se atrevió a sistematizarlas diferenciando cuatro causas principales y las llamó el cuarteto del mal (*evil quartet*). En su versión en español, Miguel Delibes de Castro las denominó los cuatro jinetes del Apocalipsis, del libro de las Revelaciones o Apocalipsis de San Juan, para asimilarlas a nuestra cultura. Estas serían: la reducción y fragmentación del hábitat, la sobreexplotación de los recursos naturales, las invasiones biológicas y las extinciones en cadena o en cascada. Esta lista podría modificarse incluyendo el cambio climático y la contaminación como ejes transversales (Díaz et al. 2019).

4.1.1. La reducción y fragmentación del hábitat

Desde la revolución metabólica, demográfica y cultural que supuso el Neolítico, hace unos 10.000 años, la humanidad ha transformado los usos del territorio. Se han transformado hábitats arbolados para obtener terrenos agrícolas y pastizales para el ganado doméstico. En 2020, la superficie ocupada por cultivos era de 15,6 millones de Km² y la superficie de prados y pastizales era de 31,8 millones de Km² (FAO, 2022).

Según las estimas de Rachel Ehrenberg (2015), en el mundo hay aproximadamente 3 billones de árboles, lo que supone tan solo el 46% de los disponibles antes de la revolución Neolítica. Cada año se talan 15 mil millones de árboles. La superficie arbolada en 2020, según la FAO (2022), es de 40 millones de Km², ocupando los bosques tropicales y subtropicales un lugar prominente (42,8% del total). Desde el 2000 al 2020 se redujo la superficie ocupada por los bosques en un millón de Km². Tan solo en 2022 se eliminó la cubierta arbolada en 4,1 millones de ha (cuatro veces la superficie de Asturias). Esta pérdida de superficie forestal ha emitido 2,7 Pg¹ de carbono a la atmósfera, ya que, además de la pérdida de carbono del suelo, 0,59 millones de ha arboladas se han perdido en incendios (Global Forest Watch).

¹ 1 Pg son 10¹⁵ g o miles de millones de toneladas.

El resultado ha sido y continúa siendo una reducción de la superficie de hábitats naturales y, como ya se ha referido anteriormente en dos ocasiones, la relación especies-área determina la pérdida de biodiversidad con la reducción del área (Fig. 1). Además, la reducción de la superficie arbolada lleva pareja la pérdida de la dimensión vertical del ecosistema, que constituye buena parte de los nichos disponibles para las diferentes especies. A mayor abundamiento, el hábitat remanente resulta fragmentado, dividido en pequeñas islas o fragmentos disjuntos. La mayoría de estos fragmentos no es capaz de albergar poblaciones de especies que precisan grandes territorios, o bien los fragmentos están tan aislados que no es posible una conexión efectiva para que las poblaciones de los diferentes fragmentos funcionen como una meta-población.

4.1.2. La sobreexplotación de los recursos naturales renovables

Las poblaciones de las diferentes especies tienden a crecer tanto en número de individuos como en términos de biomasa. Si se explota, mediante extracción, una especie o una comunidad, el recurso tiende a recuperarse, ya que tiene una tasa de renovación o producción de nuevos individuos o nueva biomasa por unidad de tiempo. Como es natural, estas tasas de renovación son muy variables dependiendo de la población y de sus condiciones ambientales. Como quiera que sea, si la tasa de extracción supera la tasa de renovación, decimos que está siendo sobreexplotado, tenderá a disminuir y, eventualmente, si no se reduce la tasa de extracción, a extinguirse.

La caza y la pesca han sido, y lo siguen siendo en la actualidad, la fuente de proteínas más importantes para muchas poblaciones humanas, provocando sucesivos eventos de sobreexplotación que han desencadenado la extinción de muchas especies (defaunación), particularmente aquellas de tamaño grande por ser más rentables en términos de energía obtenida respecto a la energía invertida en la caza o la pesca. El periodo Holoceno, desde hace unos 11.000 años, se ha caracterizado por la pérdida de la megafauna en todos los continentes (excepto en la Antártida) y, en la actualidad, debido a la sobrepesca, seguimos reduciendo todos los stocks pesqueros del planeta. En cuanto a las pesquerías, la humanidad prácticamente no se ha asomado al Neolítico; seguimos en el Paleolítico como cazadores-recolectores. Cuando el consumo de recursos acuáticos se derive principalmente de la acuicultura se podrán recuperar, al menos parcialmente, los ecosistemas acuáticos.

Desde la disciplina Ecología se han realizado importantes esfuerzos para calcular la denominada tasa máxima de extracción sostenible en el tiempo para la mayoría de las especies de interés comercial. Sin embargo, por razones comerciales y políticas se han continuado realizando sobrepescas, incluso con artes de pesca que capturan especies que no tienen interés comercial: los descartes.

4.1.3. Las invasiones biológicas

El aumento de la población humana, junto con el incremento en el número y la distancia de los desplazamientos, ha provocado que ejemplares de muchas especies acompañen a los humanos en sus viajes. La consecuencia es la introducción de especies fuera de su ámbito biogeográfico, ya sea de manera deliberada (sobre todo especies cinegéticas, piscícolas y ornamentales) o bien de manera accidental (propágulos como huevos y semillas, viajan como polizones, ya sea acompañando a cosechas o por otros motivos). Estas especies, denominadas alóctonas, pueden, en algunos casos, generar poblaciones florecientes si se da la circunstancia de que encuentren un espacio libre de competidores o libre de depredadores entre las especies autóctonas. Si, además, tienen altas tasas de reproducción se puede generar una invasión biológica que se caracteriza por desplazar a las especies autóctonas. Los efectos de las invasiones son particularmente severos cuando la especie invasora es un depredador y más aún cuando la invasión ocurre en una

isla. Sus presas no tienen historia evolutiva previa con ese nuevo depredador, lo que, con frecuencia, conduce a procesos de extinción de las especies presa.

4.1.4. *Las extinciones en cadena o en cascada*

Como se indicó anteriormente, las especies no están aisladas sino enlazadas por interacciones que tejen la malla de la vida. Si se produce la extinción de una especie, si perdemos un nudo de la red, aquellas especies enlazadas en la red pueden quedar aisladas y desaparecer a su vez. Tal sería el caso, por ejemplo, de un depredador que pierde a su presa. La extinción de una especie arrastraría tras de sí la extinción de otras muchas. Naturalmente, esto no es exactamente así, ya que precisamente entre las propiedades del ecosistema figuran la resistencia y la resiliencia. Las especies que se han perdido tienden a ser sustituidas por otras que cumplen una función similar en el ecosistema. Cuando se pierde un nudo de la red quedan cabos sueltos y tiende a producirse un recableado (*rewiring*). Solo se producen extinciones en cadena e incluso el desmoronamiento de la red, como cuando se retira un elemento de la base de un castillo de naipes, si la especie que se extingue es lo que denominamos una especie clave. Estas especies se caracterizan porque tienen una influencia sobre la estructura de la red de interacciones mucho mayor que capacidad de influencia media del resto de especies que conforman la red (especie *hub*). Suele ser un depredador apical que controla la red de interacciones de forma descendente (de arriba abajo), regulando la abundancia de especies que compiten entre sí. Su extinción provoca que su presa más abundante mantenga un crecimiento de la población sin control y puede desplazar competitivamente a otras especies, con la consiguiente pérdida de especies en una cascada de extinciones y la reducción de la riqueza biológica. Como ya habían señalado los físicos teóricos de redes, la pérdida de un nodo central de la red conduce a la simplificación de las funciones que desempeña o bien puede significar el colapso de toda la red.

4.1.5. *Alteración de los ciclos biogeoquímicos y cambio climático*

Si anteriormente se indicó que uno de los grandes retos del siglo XXI es la alimentación de más de 9.000 millones de humanos previstos para 2050, otro gran reto de la humanidad es la respuesta al cambio climático que nosotros mismos causamos. Este cambio climático de origen antrópico es debido a la modificación, a escala global, de los ciclos biogeoquímicos del carbono y el nitrógeno. El uso de combustibles fósiles, secuestrados en sedimentos durante millones de años, la pérdida de carbono del suelo por los cambios del territorio, las actividades agrícolas y la síntesis de fertilizantes nitrogenados están produciendo emisiones de gases de efecto invernadero a la atmósfera, principalmente dióxido de carbono, metano y óxidos de nitrógeno. El aumento de temperatura, los cambios en las pautas de precipitaciones y los fenómenos meteorológicos extremos son algunas de las manifestaciones a las que estamos asistiendo y que serán más acusadas en las próximas décadas (IPCC 2021). Desde el periodo preindustrial (1850-1900), la temperatura media del aire sobre la superficie de los continentes se ha incrementado por término medio 1,53°C (rango 1,38-1,68°C). La temperatura, al afectar la actividad enzimática, tiene influencia sobre todos los procesos biológicos, desde las tasas metabólicas y el crecimiento a las interacciones bióticas y los flujos de materia y energía en los ecosistemas.

Los efectos que tienen estos cambios sobre los seres vivos son muy variables y en gran medida desconocidos. No obstante, pueden indicarse algunas pautas generales a las que estamos asistiendo. Algunos organismos tienen respuestas fisiológicas a los cambios ambientales que produce el cambio climático debido a la existencia de plasticidad fenotípica. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los organismos tienden a distribuirse geográficamente según su nicho térmico, de modo que se producen desplazamientos hacia zonas de mayor latitud, o mayor altitud en los sistemas montañosos, rastreando las

condiciones térmicas para las que fueron ajustados en términos evolutivos. Esta predicción teórica, que se cumple en términos generales en ectotermos marinos, no se ajusta bien en el caso de los terrestres, donde, aunque las expansiones a mayor latitud son claras en algunos grupos, la retracción de área a menor latitud no es tan evidente. No obstante, estos desplazamientos de las áreas de distribución de las especies no siempre son posibles, ya que en muchos casos existen barreras físicas de tipo geográfico y en otros no hay un hábitat adecuado en su desplazamiento a mayor latitud o altitud. También son limitadas las posibilidades de desplazamiento en altitud en las montañas, tanto por la propia altitud del sistema montañoso como por los cambios de sustrato (la disponibilidad de suelo suele ser reducida en zonas de alta montaña ya que existe una dominancia de roca desnuda, hielo, etc). Además, hay casos en los que la tasa de dispersión es mucho menor que la tasa de cambio de temperatura. En estas tres situaciones, las poblaciones tienden a extinguirse si no responden adecuadamente. Cuando los desplazamientos son posibles se podrán producir pérdidas o extinciones de interacciones bióticas, ya que los dos elementos de un par interactivo se desplazan a diferente velocidad (pensemos, por ejemplo, en la interacción planta-insecto polinizador).

En otros casos se producen desajustes en las interacciones existentes, bien por cambios en la fenología de los acontecimientos estacionales o bien por cambios fisiológicos. Así, con temperatura más alta, los insectos herbívoros aceleran sus ciclos biológicos, ya que las tasas metabólicas, de ingestión, digestión y crecimiento dependen de la temperatura. Luego consumirán mayor proporción de lo producido por las plantas (Deutsch et al. 2018). En la actualidad, la producción de los tres cereales más consumidos por la humanidad ya se ve reducida aproximadamente a la mitad por el consumo de los insectos herbívoros que constituyen sus plagas, aun considerando el empleo de insecticidas. Las predicciones de Cynthia Rosenzweig et al. (2014) apuntan a una reducción de la producción de arroz, maíz y trigo a partir de un aumento de 2°C y un estrés por falta de nitrógeno. Este efecto será más severo en las zonas de latitudes bajas. Si a ello añadimos que los efectos de las plagas serán más acusados (Deutsch et al. 2018), se precisará disponer de toda la diversidad genética disponible en estas especies para desarrollar nuevas variedades que puedan hacer frente a la situación.

En otras situaciones, se produce la aparición nuevas interacciones bióticas: la especie que se desplaza a mayor latitud, o altitud, se encuentra con otras especies con las que no tenía historia evolutiva previa. Si la especie que se desplaza es un insecto herbívoro, encontrará nuevas especies de plantas que no pueden defenderse químicamente y sufrirán una plaga. Existen, por tanto, varias líneas de evidencias de que el cambio climático está aumentando la frecuencia e intensidad de las plagas.

Las investigaciones relacionadas con los efectos del cambio climático en los organismos han aumentado de manera colosal, pasando de menos de 300 publicaciones en el año 2000 a más de 2.700 en 2022, según la base de datos de Web of Science. Mientras que algunos estudios documentan los cambios acontecidos en las áreas de distribución y biología de las especies, otros tratan de desarrollar modelos de predicción sobre qué ocurrirá con esas especies bajo diferentes escenarios de emisiones de GEI. Presentaré un par de ejemplos de estos dos enfoques tomados de nuestras propias investigaciones.

Los abejorros (*Bombus spp.*), un grupo de especies que provee un importante servicio ecosistémico en forma de polinización, son característicos de climas fríos, siendo su lugar de diversificación el Himalaya. Tanto en Norteamérica como en Europa se han producido importantes pérdidas de área de distribución en el límite Sur (aproximadamente, unos 300 Km de retracción media respecto a su rango histórico conocido). También se han podido documentar desplazamientos hacia mayor altitud al tiempo que se producen retracciones en las zonas más bajas (las áreas de distribución se han elevado unos 300 m desde 1974).

Estos desplazamientos en altitud han sido estudiados por nuestro grupo de investigación en la cordillera Cantábrica. Se examinaron los conjuntos o agregados de especies de abejorros en cerca de 100 localidades a finales de los 80 y se repitió el estudio 20 años después y 30 años después. Se encontró que buena parte de las más de 20 especies había aumentado la altitud media a la que aparece, con un desplazamiento medio de 150 m. No obstante, otras especies no se habían desplazado. Analizando las variaciones a nivel de comunidad se pudo comprobar que las extinciones han superado a las colonizaciones en las zonas bajas, mientras que en las más altas ha sido todo lo contrario (Ploquin et al. 2015). ¿Qué especies se habían desplazado y cuáles no? Para abordar el problema se consideró el efecto de los cambios de usos del territorio y el nicho térmico de las especies. Éste se calculó considerando las variables climáticas de su distribución europea en una escala de 50 x 50 Km y se encontró que las especies que más se desplazan se correspondían con aquellas que tenían el nicho climático más amplio. Además, todas las especies se habían desplazado a mayor altitud y se encontró una retracción de la distribución en las zonas más bajas. Como control de que lo que se está observando no son oscilaciones típicas de las poblaciones de insectos, cuando se compararon años próximos (2017 - 2021) no se encontraron diferencias significativas. Al examinar las variables climáticas de las localidades se encontró que las especies que más se desplazan en altitud son aquellas con nichos térmicos más cálidos y secos (Herrera et al. 2014, 2018). Aunque está en proceso de análisis, las interacciones planta-polinizador, como es natural, se han modificado con los desplazamientos comentados y las especies de abejorros desplazadas han aumentado la diversidad de especies de plantas visitadas y, por tanto, el grado de generalismo.

En cuanto a las proyecciones de futuro, hemos estudiado como modelo el hayedo (*Fagus sylvatica*), seguramente el bosque más emblemático de la cordillera Cantábrica, y hemos podido documentar que, en escenarios moderados de emisiones, en 2070 dejaría de ser un ambiente adecuado para el haya el 40% del área de distribución cantábrica actual, mientras que en los escenarios más pesimistas las proyecciones indican que se perdería el 90% del hábitat actual (Castaño-Santamaría et al. 2019)

4.1.6. Contaminación y modificación de los ciclos biogeoquímicos

La contaminación consiste en la acumulación, por acción antrópica, de elementos, compuestos e incluso estructuras físicas en un compartimento del ecosistema a niveles por encima de los que mantienen las funciones y las propiedades habituales de ese ecosistema. El listado de contaminantes es particularmente largo, incluyendo miles de compuestos químicos, metales pesados, partículas derivadas de procesos de combustión (PM 2,5 y PM10), microplásticos, etc. Muchos de estos procesos de contaminación se desarrollan a escala local, pero cuando estos acúmulos se producen a escala global se alteran los ciclos biogeoquímicos o ciclos de los elementos que, además, en el caso de los ciclos del carbono y el nitrógeno, como ya se ha indicado, son la causa del cambio climático. La alteración del ciclo del carbono ha puesto en circulación carbono secuestrado en los sedimentos o en el suelo y se ha acumulado por encima de sus valores habituales en la atmósfera como dióxido de carbono y metano, que son dos gases de efecto invernadero. La alteración del ciclo del nitrógeno se ha producido por el uso de combustibles fósiles, pero, sobre todo, por el ingreso de nitrógeno reactivo en el ciclo biogeoquímico a través de la fijación industrial de nitrógeno atmosférico para la síntesis de fertilizantes. La fijación industrial mediante el proceso de Haber-Bosch produce anualmente más de 100 millones de toneladas de fertilizantes nitrogenados, lo que supera a la fijación biológica de nitrógeno que realizan determinados microorganismos en todos los ecosistemas del planeta. Parte de ese nitrógeno es ahora un contaminante de los sistemas acuáticos, provocando la eutrofización (fertilización excesiva que produce un crecimiento descontrolado de algas), y otra parte se ha emitido a la atmósfera (Vitousek et al. 1997). De hecho, más del 50% del nitrógeno fijado industrialmente termina en la atmósfera como nitrógeno

reactivo, ya sea por la ineficiencia del proceso industrial o por la descomposición del fertilizante en el suelo. Buena parte de ese nitrógeno se emite como óxido nitroso, que es un gas de efecto invernadero, unas 300 veces más efectivo que el dióxido de carbono.

También se ha modificado el ciclo del fósforo, otro de los elementos fundamentales para el crecimiento de los seres vivos, ya que es un componente esencial de los ácidos nucleicos y los huesos. Es escaso y además poco disponible (puede estar fijado en el suelo de manera natural), por lo que limita la producción de los ecosistemas; pero, por encima de determinado nivel, es un contaminante. La actividad antrópica extrae fósforo de explotaciones minerales y lo utiliza como fertilizante, pero una parte termina en los sistemas acuáticos produciendo eutrofización.

4.1.7. Combinación de factores de cambio global

Como se ha indicado anteriormente, es habitual que los diferentes motores de cambio actúen al mismo tiempo. Tal es el caso de la crisis global de pérdida de poblaciones de insectos a la que estamos asistiendo (Goulson 2021). No somos conscientes de cuánto dependemos de ellos; aunque muchas personas consideran que solo son bichos que debemos exterminar, los insectos son responsables de muchas funciones ecosistémicas entre las que puede citarse la descomposición de materia orgánica, el control de poblaciones de plantas y plagas, así como la polinización. Sin embargo, su papel más importante es que constituyen el fundamento de las redes tróficas, ya que su biomasa se traslada a través de numerosos enlaces de las redes. Su desaparición provoca un efecto en cascada que se traslada en la red trófica afectando a su estructura y a los servicios ecosistémicos que provee.

La reducción de sus poblaciones fue documentada inicialmente por Hallmann et al. (2017), quienes mostraron un alarmante descenso del 75% de la biomasa de insectos en un periodo de 27 años. Posteriormente, Seibol et al. (2019), tras contar más de un millón de insectos capturados en sus trampas, encontraron un descenso del 40% en 10 años. El meta-análisis de Van Klink et al. (2020), tras analizar 166 conjuntos de datos a largo plazo, concluye que la reducción es de aproximadamente el 10% por década. Existe, por tanto, un apasionante debate científico sobre la cuantía del declive, pero no sobre su realidad. Los factores que provocan esta reducción de la abundancia de insectos varían dependiendo de la localización geográfica y del grupo de insectos, pero, en resumen, sería una combinación de factores: la reducción de hábitat, la contaminación (exposición crónica a insecticidas), la propagación de enfermedades de insectos y el impacto del cambio climático.

5

¿Qué podemos hacer para solucionar la crisis de biodiversidad?

La cuarta pregunta que se ha formulado al presentar la crisis de la biodiversidad consiste en aportar soluciones frente a la sexta gran extinción. Como se puede imaginar, conocidos los motores de cambio global, la respuesta es relativamente sencilla.

Los procesos de extinción pueden frenarse o ralentizarse si se evita la reducción de hábitats naturales o incluso se promueven acciones para aumentar su superficie. Existen modelos y proyectos de lo que se viene traduciendo como “resilvestración” (*rewilding*) o renaturalización, que es una visión innovadora de la conservación de la naturaleza y la restauración ecológica consistente en devolver un ecosistema a un supuesto estado cercano al original (previo a la intervención humana o antropización). Además, propone la protección de los procesos naturales y los núcleos silvestres, proporcionando conectividad entre las diversas zonas que conforman los espacios, protegiendo o reintroduciendo grandes depredadores y especies clave para aumentar la biodiversidad y alcanzar ecosistemas más autorregulables (Jepson & Blythe 2020). En su versión más actual, la “renaturalización” sería más próxima a la restauración de los ecosistemas que ya no están disponibles en estado original.

La explotación de los recursos naturales renovables debe realizarse de manera racional, tras el cálculo de la tasa de extracción máxima sostenible. También pueden usarse recursos alternativos.

Las invasiones biológicas pueden controlarse evitando las introducciones deliberadas de especies fuera de su ámbito biogeográfico e implementando métodos de control que eviten las introducciones accidentales. Finalmente, se convierten en necesarias las acciones tendentes a paliar los efectos del cambio climático y la contaminación.

En resumen, la solución a la crisis de la biodiversidad tiene dos componentes: por una parte, los motores de cambio global deben ser detenidos por la misma especie que los ha puesto en marcha; por otro lado, la naturaleza debe dirigir el proceso de regeneración, aunque en ocasiones puede ser ayudado por la intervención humana.

El relato presentado hasta ahora puede parecer sombrío o pesimista, ya que en esencia se resume en que tenemos una riqueza que sostiene la actividad y la vida humana, pero la estamos perdiendo a unas tasas preocupantes antes de llegar a conocerla. Por ello, para terminar, quiero presentar una visión más optimista y esperanzadora.

En 1972, el científico inglés James E. Lovelock propuso una hipótesis sumamente atractiva: la hipótesis Gaia (Lovelock 1972, Lovelock & Margulis 1973), denominada así en honor a la diosa griega Gea, la personificación divina de la Tierra, madre de los mares, las montañas y los doce Titanes. Esta hipótesis Gaia, en esencia, viene a señalar que el conjunto de los organismos vivos del planeta (la biosfera) estaría interconectado, e interaccionaría con el ambiente mediante un sistema autorregulado, con sistemas de retroalimentación negativos, que mantendría las condiciones adecuadas para la vida en el planeta (homeostasis de la atmósfera). Aunque ha sido muy criticada, al menos en su versión más dura que presenta a la biosfera como un super-organismo, no cabe duda de que intelectualmente es muy estimulante y personalmente creo que es de mucha utilidad.

Las emisiones de gases de efecto invernadero han ido aumentando año tras año desde la Revolución Industrial, alterando los ciclos naturales del carbono y del nitrógeno (en 2019 se emitieron 47 Pg equivalentes de CO₂, que suponen más de 12 Pg de carbono en la atmósfera). Sin embargo, la cantidad de carbono en la atmósfera solo aumenta cada año en menos la mitad de lo emitido. El carbono restante (56%), ha sido absorbido por los ecosistemas terrestres y oceánicos, de manera bastante constante y proporcional a las emisiones (IPCC, 2021), como en un sistema de retrocontrol en el que se tratara de mantener la concentración de dióxido de carbono atmosférico dentro de unos límites. La respuesta de los ecosistemas, a escala de Ecosfera, pone de manifiesto su capacidad para mantener sus funciones dentro de un amplio margen de condiciones abióticas. A continuación, se indican algunas de esas propiedades tendentes a conservar la riqueza de la vida. No obstante, esas propiedades reparadoras y regeneradoras no son suficientes para detener la crisis actual si no se produce un cambio de paradigma en lo que se entiende por bienestar humano y se actúa con decisión para detener los motores de cambio global.

5.1. Un rayo de esperanza para la riqueza de la vida

5.1.1. *La biodiversidad atrae más biodiversidad*

En ausencia de perturbaciones de cierta intensidad, la biodiversidad tiende a aumentar a lo largo del tiempo, tanto en procesos a escalas temporales de centenares de años (sucesión ecológica) como en escalas de millones de años (escala evolutiva). Como se ha indicado anteriormente, a lo largo de la historia geológica del planeta la riqueza de la vida ha tendido a aumentar con el transcurso del tiempo. En escalas temporales más breves, una superficie completamente denudada por acción de una perturbación (superficie de lava tras una erupción, tierras removidas en explotaciones minerales), tarde o temprano terminará recubierta por un ecosistema. A este proceso se le denomina sucesión ecológica y sigue unas pautas muy características: a lo largo del tiempo se produce un acúmulo de biomasa (se pasará de tener hierbas a tener árboles) y un aumento de la riqueza específica o diversidad. Además, el ecosistema, como sistema disipativo de energía fuera del equilibrio, tiene una tendencia termodinámica a reducir la cantidad de energía que disipa por unidad de biomasa que mantiene. Se trataría de un proceso auto-organizativo, aunque muchos autores no están de acuerdo con esta definición, en el que los mecanismos de homeostasis del ecosistema se hacen con el tiempo más efectivos (Walker 2005)

Esta tendencia hacia la autoorganización hace que superficies perturbadas recuperen los ecosistemas originales y la biodiversidad que mantienen siempre que exista otro ecosistema más o menos próximo que genere propágulos (“organismos fuente”) que son desplazados por “vínculos móviles” hacia las superficies perturbadas. Éstas albergan “legados biológicos” que mantienen la memoria ecológica que permite la recuperación del ecosistema.

No obstante, debe considerarse que, si la perturbación pasa un determinado umbral, el ecosistema pierde sus mecanismos de resiliencia y no recupera su condición original, sino que adquiere un nuevo dominio de estabilidad (un nuevo estado estable degradado) (Bellwood et al. 2004, Folke et al. 2013).

Puede argüirse que el proceso de sucesión requiere demasiado tiempo, en escala humana. Si no podemos o no queremos esperar, los ecosistemas pueden restablecerse mediante la restauración ecológica, que consiste en la implementación de mecanismos que aceleran el proceso natural de sucesión ecológica.

5.1.2. La biodiversidad protege a la biodiversidad

La biodiversidad mantiene las funciones ecosistémicas: a mayor diversidad, mayor cuantía de funciones ecosistémicas, como se ha demostrado con numerosos experimentos empíricos. Si atendemos a una función ecosistémica como la productividad, los pastizales más diversos son más productivos (Tilman & Downing 1994), las pesquerías más diversas tienen mayores capturas (Worm et al. 2006), los ecosistemas más diversos regeneran más rápido los nutrientes (Jonsson & Malmqvist 2000), tienen más éxito en la polinización (Goulson 2021), más resistencia a las invasiones biológicas, etc. (Loreau et al. 2002). La biodiversidad no solo aumenta las funciones ecosistémicas, sino que también genera estabilidad en los ecosistemas mediante varios mecanismos que van desde la complementariedad de funciones de las diferentes especies hasta la existencia de procesos de facilitación de la coexistencia entre especies y la existencia de especies redundantes, como se denomina a aquellas que desempeñan una función similar a escala ecosistémica. Una alteración del ecosistema que conlleve pérdida de especies no perderá su funcionalidad, ya que otras especies redundantes la mantendrán. A ello habría que añadir el “efecto portfolio”, que hace referencia a ausencia de sincronización en las oscilaciones numéricas estocásticas típicas de las poblaciones de las diferentes especies. Cuando una especie pierde un gran número de efectivos, en un sistema muy diverso se compensa por el aumento de individuos en otras poblaciones, con lo cual el ecosistema mantiene su funcionalidad. Los estadísticos llaman a este fenómeno “regresión a la media” y es más evidente cuanto mayor sea el tamaño de muestra (cuanto mayor sea la riqueza de especies).



Conclusiones

A partir de lo anteriormente relatado, podemos extraer algunas conclusiones y realizar algunas reflexiones finales sobre lo expuesto a lo largo de esta lección.

1. La humanidad posee una riqueza extraordinaria, que es nuestra riqueza primordial y, sin embargo, desconocida en gran medida. Es al tiempo una obligación y un reto el conocimiento de esa riqueza y la puesta en valor de los servicios ecosistémicos que provee.
2. Estamos asistiendo a una pérdida de riqueza biológica a una tasa solo comparable a las grandes extinciones masivas, por tanto, denominada la sexta gran extinción. Las causas de esta crisis de la biodiversidad son de origen antrópico y atribuibles, en gran medida, a los factores de cambio global expuestos: la reducción de la superficie de hábitats naturales, la sobre-explotación de recursos naturales renovables, las invasiones biológicas y las extinciones en cascada. Como telón de fondo contribuyen otros dos poderosos motores de cambio global que actúan de manera transversal: el cambio climático y la contaminación.
3. Conocidos los factores de cambio, pueden implementarse soluciones que no solo permiten el mantenimiento de la biodiversidad sino también la seguridad alimentaria y el bienestar humano.
4. Se ha hecho referencia a la capacidad de auto-organización de los ecosistemas, a su capacidad para mantener su funcionalidad amortiguando los cambios ambientales y a la capacidad de la biodiversidad para la recuperación de las funciones ecosistémicas y el mantenimiento de la biodiversidad.

Con esta lección inaugural se ha pretendido motivar e inspirar a la comunidad académica, a las autoridades y a todas las personas que hoy nos acompañan, sobre el alcance

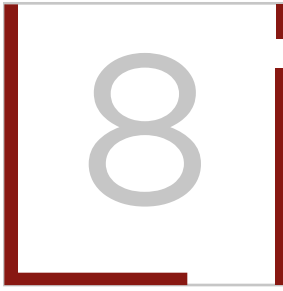
de los problemas derivados del conocimiento y mantenimiento de nuestra riqueza más primordial.

Y, por último, para finalizar, quisiera recordar que desde la Biología continuaremos tratando de comprender a los seres vivos en todas sus dimensiones, dedicando nuestro esfuerzo a conocer la diversidad de la vida en todos sus niveles, desde la diversidad molecular a las interacciones bióticas. Será nuestra forma de contribuir a la conservación de la biodiversidad, la mayor riqueza que posee la humanidad.



Agradecimientos

Quisiera dejar constancia de mi agradecimiento a los que han sido mis profesores y formadores como investigador, así como al alumnado que ha hecho posible la organización de estos contenidos. También quiero agradecer las valiosas aportaciones de tres revisores del manuscrito original: Francisco Borge, Paola Laiolo y Mario Quevedo.



Bibliografía

- Alcalá, L. (2004) Las extinciones de pasado: claves paleontológicas para la conservación de la biodiversidad. En: *Los retos medioambientales del siglo XXI: La conservación de la biodiversidad en España*. M. Gomendio (ed.) CSIC, Fundación BBVA, Bilbao. ISBN: 84-95163-95-0. pp. 145-169.
- Antonelli, M., Donelli, D., Barbieri, G., Valussi, M., Maggini, V. & Firenzuoli, F. (2020) Forest Volatile Organic Compounds and Their Effects on Human Health: A State-of-the-Art Review. *International Journal of Environmental Research and Public Health Review* 17: 6506; doi:10.3390/ijerph17186506
- Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Barnovsky, A., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.U.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire J.L., Marsey, B., & Ferrer, E.A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51-57.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. & Nyström, M. (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827-833.
- Castaño-Santamaría, J., López-Sánchez, C.A., Obeso, J.R. & Barrio-Anta, M. (2019) Modelling and mapping beech forest distribution site productivity under different climate change scenarios in the Cantabrian Range (North-western, Spain). *Forest Ecology and Management* 450: 117488.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H-L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack M.C. & Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chapman, A.D. (2009) *Number of living species in Australia and the world*. (2nd ed.) Australian Biodiversity Information Services.
- Costello, M.J., May, R.M. & Stork, N.E. (2013) Can we name Earth's species before they go extinct? *Science* 339: 413-416.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the reservation of favoured races in the struggle for life*. Primera Edición. John Murray,

Londres.

- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Tigchelaar, M., Battisti, D.S., Merrill, S.C., & Huey, Naylor, R.L. (2018) Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science* 361: 916-919.
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Agard, J., Arneeth, A., Balvanera, P., Brauman, K.A., Butchart, S.H.M., Chan, K.M.A., Garibaldi, L.A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, F.G., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K.J. & Zayas, C.N. (2019) Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366: eaax3100
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345: 401-406.
- Ehrenberg, R. (2015) Global forest survey finds trillions of trees. *Nature* <https://doi.org/10.1038/nature.2015.18287>
- Eldredge, N. & Gould, S. J. (1972) Punctuated equilibria: an alternative phyletic gradualism. En: *Models In Paleobiology*. T. J. M. Schopf (ed.) Freeman, Cooper and Co., San Francisco.
- Erwin, D.H. (2001) Lessons from the past: Biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Science* 98: 5399-5403.
- Erwin, T.E. (1982) Their Richness in Coleoptera and Other Arthropod Species. *The Coleopterists Bulletin* 36: 74-75.
- FAO. 2022. *World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2022*. Rome. <https://doi.org/10.4060/cc221en>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer M., Elmqvist, T. Gunderson, L. & Holling, C.S. (2013) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 557-581.
- Godfray, H.C.J. (2002) Challenges for taxonomy. The discipline will have to reinvent itself if it is to survive and flourish. *Nature* 417: 17-19.
- Goulson, D. (2021) *Silent Earth: averting the insect apocalypse*. Harper Collins Publishers, New York. 328 pp.
- Grassle, J.F. & Maciolek N.J. (1992) Deep-Sea Richness: Regional and Local Estimates from Quantitative Bottom Samples. *American Naturalist* 139: 313-341.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., et al. (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12: e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- He, F. & Hubbell, S.P. (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473: 368-371.
- Herrera, J.M., Ploquin, E., Rodríguez-Pérez, J. & Obeso, J.R. (2014) Determining habitat suitability for bumblebees in a mountain system: a baseline approach for testing the impact of climate change on species presence and abundance. *Journal of Biogeography* 41: 700-712. DOI: 10.1111/jbi.12236
- Herrera, J.M., Ploquin, E.F., Rasmont, P. & Obeso, J.R. (2018) Climatic niche breadth determines the response of bumblebees (*Bombus* spp.) to climate warming in mountain areas of the Northern Iberian Peninsula. *Journal of Insect Conservation* 22: 771-779.
- IPCC (2021) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekci, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press.
- Jepson, P. & Blythe, C. (2020) *Rewilding: the radical new Science of ecological recovery (Hot Science)*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Jonsson, M. & Malmqvist, B. (2000) Ecosystem Process Rate Increases with Animal Species Richness: Evidence from Leaf-Eating, Aquatic Insects. *Oikos* 89: 519-523.

- Knoll, A.H. (1986) Patterns of change in plant communities through geological time. En: *Community Ecology*. J. Diamond & T.J. Case (eds) Harper & Row, Nueva York. pp. 126-141.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press.
- Lovelock, J. E. (1972) Gaia as seen through the atmosphere. *Atmospheric Environment* 6: 579- 580.
- Lovelock, J.E. & Margulis, L. (1973) Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the gaia hypothesis. *Tellus* XXVI (1-2): 1-10.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- May, R.M. (1988) How many species are there on Earth. *Science* 241: 1441-1449.
- Methorst, J., Rehdanz, K., Mueller, T., Hansjürgens, B., Bonn, A. & Böhning-Gaese K. (2021) The importance of species diversity for human well-being in Europe *Ecological Economics* 181: 106917
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L. & Brooks, T.M. (1995) The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Ploquin, E.F., Herrera, J.M. & Obeso, J.R. (2013) Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia* 173:1649-1660
- Rahbek, C. & Colwell, R.K. (2011) Species loss revisited. *Nature* 473: 288-289.
- Scheffers, B.R., Joppa, L.N., Pimm, S.L. & Laurance, W.F. (2012) What we know and what we don't know about Earth's missing biodiversity? *Trends in Ecology and Evolution* 27: 501-510.
- Seibol, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarl, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J.C., Linsenmair, K.E., Naus, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W.W. (2019) Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574: 671-674.
- Seoane, J., Laiolo, P. & Obeso, J.R. (2017). Abundance leads to more species, particularly in complex habitats: a test of the increased population size hypotheses in bird communities. *Journal of Biogeography* 44: 556-566.
- Sepkoski, J.J. Jr. (1984) A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology* 10: 246-267.
- Tilman, D. & Downing, J.A. (1994) Diversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365
- Trzeciak, P. & Herbet, M. (2021) The Role of Intestinal Microbiome, Intestinal Barrier and Psychobiotics in Depression. *Nutrients* 13: 927. <https://doi.org/10.3390/nu13030927>
- Van Klink, R., Bowler, D.E., Gongalsky, K.B., Swengel, A.B., Gentile, A., & Chae, J.M. (2020) Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science* 369: 417-420.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H. & Tilman, D.G. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Issues in Ecology* 1: 1-16.
- Walker, L.R. (2005) Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas* 14: 66-78.
- Ward P. (2000) *Rivers in time. The search for clues to Earth's mass extinctions*. Columbia University Press, New York.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J. & Watson, R. (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314: 787-790.

