



Invasiones y extinciones malacológicas: Evidencias del declive presente de la biodiversidad global

Joaquín López Soriano*

Lepant 161, esc. B àtic 1a, 08013 Barcelona, Spain.

Rebut el 22 de juliol de 2013. Acceptat el 3 de setembre de 2013

Resum

Actualment s'està produint una onada d'extincions sense precedents, de la qual l'acció de l'home n'és la principal causa. La destrucció d'hàbitats i la invasió per organismes al·lòctons es perfilen com els principals motius d'aquesta pèrdua de biodiversitat. Els mol·luscs són un dels principals grups involucrats en aquestes invasions, alhora que possiblement un dels que n'ha rebut els principals impactes. Per aquest motiu, l'estudi dels mol·luscs des d'aquest punt de vista permet una comprensió global més completa del problema. En aquest article, es discuteixen alguns casos paradigmàtics d'invasions biològiques per part dels mol·luscs a tot el planeta.

Paraules clau: Espècies invasores; Diversitat biològica; Extincions; Mol·luscs.

Abstract

An unprecedented wave of extinctions is occurring at present, of which human activities are the main culprit. Habitat destruction and invasion by allocthonous organisms are likely the main causes for this loss of biodiversity. Mollusks are one of the main groups involved in these invasions, while likely one of those which has received their main impacts. Therefore, the study of mollusks from this viewpoint allows for a global and more comprehensive understanding of this problem. In this article, some paradigmatic cases of biological invasions by molluscs around the world are discussed.

Keywords: Invasive species; Biological diversity; Extinctions; Mollusks.

Introducció

Homo sapiens puede considerarse una especie invasora que ha alterado la biosfera ya desde el Neolítico, en especial debido a la extensión de la agricultura, la ganadería, y la flora y fauna asociadas a ellas—cuando no la extinción directa de otras especies, que ha causado por su acción depredadora o la competición por los recursos. El problema de la destrucción de hábitats a causa de la acción del hombre ha ido creciendo históricamente, hasta agravarse en las décadas recientes de forma exponencial con la globalización (transportes, flujos migratorios, crecimiento de las ciudades, demanda de más recursos naturales, actividades extractivas intensivas), del mismo modo que las actividades asociadas con la introducción de especies invasoras en prácticamente todo el mundo. Reflejo de estos problemas sería la proliferación de revistas científicas dedicadas exclusivamente al fenómeno de las especies invasoras o la pérdida de biodiversidad (*Aquatic Invasions, Tentacle, Aliens, BioInvasions Report*), además de las numerosas listas rojas de especies en peligro (globales o locales) publicadas por infinidad de organismos públicos.

En el ámbito geográfico de la península Ibérica, hemos visto recientemente crecer de forma exponencial las especies invasoras en todos los ecosistemas (incluso en ambientes urbanos) y de todos los grupos de organismos: mosquito tigre, cotorrita argentina, mariposa de los geranios, picudo rojo, siluro, lucio, cangrejo americano, caracol manzana, caulerpa, eucaliptus, etc. (Jara *et al.*, 2012). Los moluscos no son una excepción, como muestran por ejemplo las nueve especies de agua dulce alóctonas que habrían colonizado el Delta del Ebro

(Quiñonero Salgado & López Soriano, 2013).

Aunque 2010 fue declarado *Año Internacional de la Biodiversidad* por la UNESCO (Larigauderie & Mooney, 2010), existe un conocimiento social muy marginal del concepto de biodiversidad. Frecuentemente se asocia este concepto a la imagen de la macroflora y macrofauna (plantas superiores y vertebrados en exclusiva), para cuya protección y estudio se destinan ingentes recursos económicos públicos y privados, mientras que en cambio se da una importancia ínfima a la microfauna y microflora. A menudo, esto tiene que ver más con imagen social y criterios políticos, que con criterios científicos sólidos. Además, el estudio de la biodiversidad suele verse como la realización de simples inventarios faunísticos o florísticos (número de especies de un ecosistema o área geográfica), cuando en realidad es un concepto bastante más complejo, que incluye entre otras cosas la diversidad intraespecífica y genética (abundancia relativa de las especies, estabilidad genética de las poblaciones, subespecies, etc.) (Swingland, 2001). No conocer en profundidad el problema de la biodiversidad, sobre todo por parte de las autoridades políticas, es un serio problema, porque la biodiversidad desaparece ante nuestros ojos sin apenas ser observada y documentada, y los esfuerzos por revertir esta caída suelen presentar un enfoque con poca base científica y mucha imagen social de curioso sesgo.

Conviene tener presente que la mayor parte de la biodiversidad mundial la componen los invertebrados, en primer lugar los artrópodos, seguidos por los moluscos, como se muestra en la Figura 1A. Por tanto, es fundamental conocer bien la biodiversidad asociada a estos grupos, y los problemas que tienen por la pérdida de hábitats, en primer lugar, y por la colonización de especies invasoras, en segundo. Es el estudio de estos grupos el que nos va a mostrar cuál es la realidad de la biodiversidad y su problemática, mucho mejor que otros

* Autor corresposnal.

Adreça electrònica: qlopezs@yahoo.com

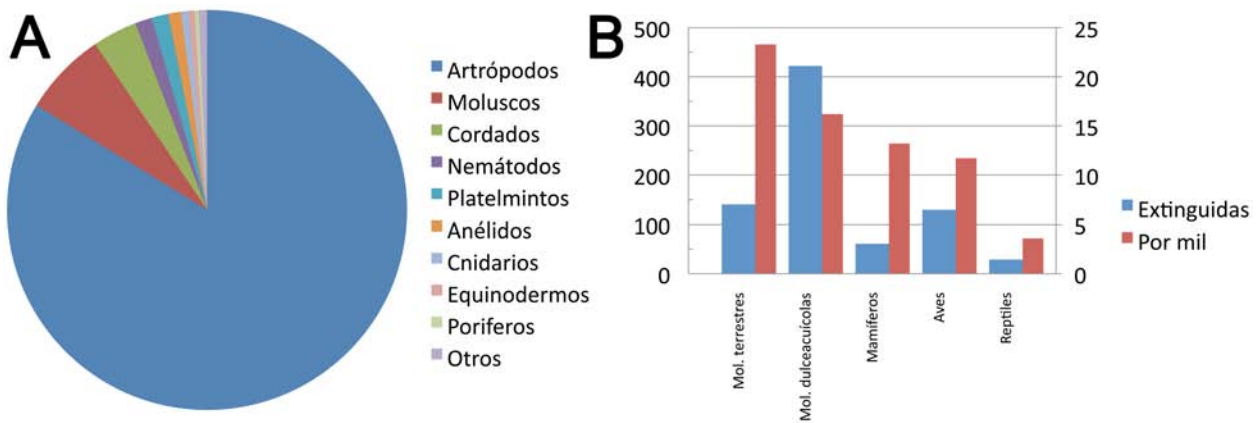


Figura 1. A, Esquema representando el número de especies conocidas de los principales grupos taxonómicos. B, Número absoluto de extinciones registradas desde el año 1600 y peso relativo de las mismas respecto al número de especies totales de cada grupo. Datos extraídos de Régnier *et al.* (2009) y Loehle & Eschenbach (2011).

grupos minoritarios (en número de especies, pero también en biomasa) que, frecuentemente, son sólo la punta del iceberg del problema—y cuya conservación puede ser sencillamente imposible o fútil, independientemente de los recursos que a ello se destinen, si desaparecen otros organismos menos conspicuos (como son la mayoría de invertebrados) de los que dependen de forma directa o indirecta. En general, puede hablarse de que, para estos grupos menos conspicuos, el problema de la pérdida de la biodiversidad suele ser más acusado (pero menos visible) y, a menudo, mejor síntoma del problema—permitiendo una actuación más precoz que cuando el problema ha saltado a la escala superior de los “organismos emblema” o la “macrofauna carismática”. Así, se ha demostrado, por ejemplo, que en Australia los insectos y moluscos son buenos predictores de la conservación de los vertebrados, mientras que en cambio no sucede así lo contrario (Moritz *et al.*, 2001). En este artículo, se discuten algunos casos paradigmáticos de invasiones biológicas por parte de moluscos y de la pérdida de biodiversidad malacológica en todo el planeta.

La rápida pérdida de biodiversidad malacológica y su documentación

Como se comentó más arriba, los moluscos constituyen el segundo grupo de animales en número de especies actuales, sólo por detrás de los artrópodos (Figura 1A). Sin embargo, mientras que se conoce el estatus de conservación para casi el 100% de los mamíferos, reptiles, aves y anfibios del planeta, los números son muy distintos para los moluscos (aproximadamente 2–3%) o para los insectos (0.08%; Gaston & May, 1992; Lydeard *et al.*, 2004). Esto hace que los actuales listados de conservación, como la *Lista Roja de la IUCN*—compilación de referencia sobre especies extinguidas y amenazadas de extinción—no reflejen la realidad del estado de la biodiversidad del planeta. De hecho, el número de especies extinguidas documentado por la IUCN en periodos históricos apenas supera a la tasa de extinción basal obtenida a partir de datos del registro fósil (según Régnier *et al.*, 2009), lo cual ya evidenciaría su poca fiabilidad. Así, mientras la lista de la IUCN consideraba 302 especies de moluscos extinguidas en 2007, otros autores que han examinado más a fondo estos números (Régnier *et al.*, 2009) mediante amplias consultas bibliográficas prácticamente duplican las cifras. Así, 33 especies estarían mal consideradas como extinguidas (es decir, seguirían existiendo, de forma documentada, a pesar de figurar en la lista como extinguidas), mientras que otras 263 especies adicionales (no consideradas en la lista IUCN) sí se habrían extinguido (Régnier *et al.*, 2009). Sin duda, el diferente grado de atención y muestreo que se dan a unos grupos y otros indica

que estamos muy lejos de conocer la realidad de la biodiversidad malacológica global y su estatus de conservación.

Con todo, conviene reseñar que los moluscos extinguidos (contando sólo los documentados desde el año 1600) suponen una cifra superior a la de todos los otros taxones conjuntamente, correspondiendo la inmensa mayoría a moluscos terrestres (422, mayoritariamente de islas oceánicas) y moluscos de agua dulce (140), habiendo sólo cuatro extinciones de especies marinas documentadas (Régnier *et al.*, 2009; véase Figura 1B). Si estos números y proporciones representan la realidad, o hay un componente importante de sesgo a causa de muestreos inadecuados de ciertos hábitats o áreas geográficas, resulta difícil de responder. Cabe destacar, sin embargo, que el número de especies extinguidas y no documentadas puede ser altísimo, como se verá en los siguientes apartados. Algunos autores sugieren de hecho que habría entre 11.000 y 40.000 especies de moluscos terrestres y de 3.000 a 10.000 moluscos de agua dulce por describir (Lydeard *et al.*, 2004), lo cual da una idea de la magnitud del problema en su globalidad. A más pequeña escala, por poner sólo dos ejemplos representativos, algunos autores conjeturan que se desconocen hasta el 50% de hidróbidos y el 30–50% de especies del género *Elimia* (Pleuroceridae) en el sudeste de EE.UU. (Mihalcik & Thompson, 2002), o que hasta 200 especies de endodóntidos sólo en las islas Hawaii podrían haberse extinguido antes de ser descritas (Cowie, 2001).

Los dos principales factores que constituyen las causas fundamentales de esta pérdida de biodiversidad global son la destrucción de hábitats y la introducción de especies invasoras (Bax *et al.*, 2003). Muchas especies invasoras pueden causar el desplazamiento y hasta la extinción de especies nativas, contribuyendo a una progresiva pérdida de biodiversidad (Lodge, 1993). Los moluscos no son la excepción, sino la confirmación de la norma (véase la Figura 2, donde se representan algunos de los moluscos invasores más extendidos). Precisamente, el grupo taxonómico donde la introducción de especies invasoras ha causado más daño, y en el cual ello está frecuentemente mejor documentado, son los moluscos. Como se comenta en los sucesivos apartados, cada área geográfica tiene sus particularidades, que conviene conocer en profundidad.

Un caso paradigmático: Los moluscos continentales de las islas del Pacífico

Los ambientes insulares son particularmente ricos en endemismos, y frecuentemente las especies han evolucionado con baja presión depredadora, por lo que son más vulnerables a las especies invasoras, ya sean depredadores o bien competidores (Cowie, 2001). La colonización humana ha

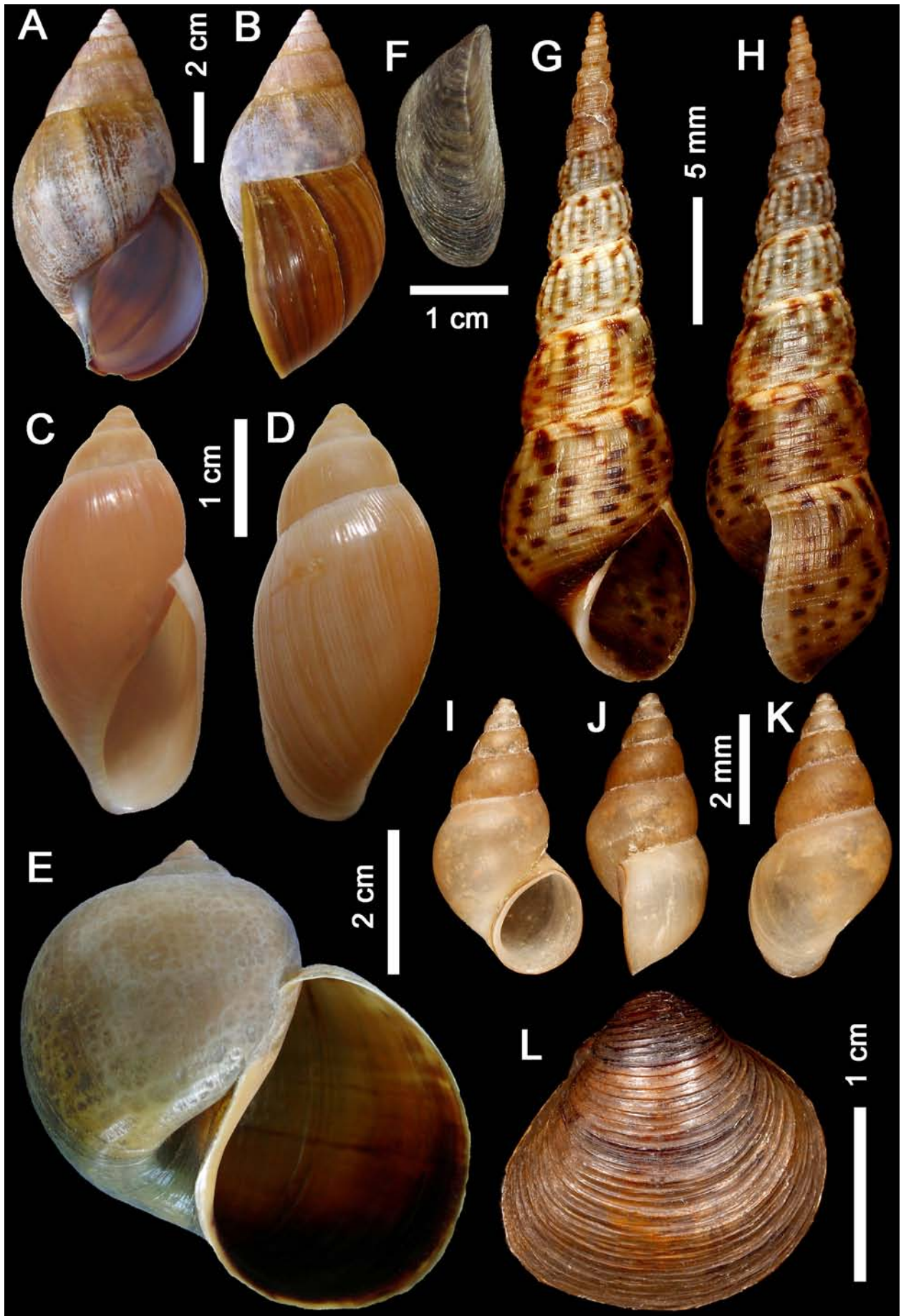


Figura 2. Algunos de los moluscos invasores más dañinos o extendidos por el planeta: A-B, *Achatina fulica*; C-D, *Euglandina rosea*; E, *Pomacea insularum* (D'Orbigny, 1839); F, *Dreissena polymorpha*; G-H, *Melanoides tuberculatus* (Müller, 1774); I-K, *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843); L, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774). *Achatina fulica*, *E. rosea*, *P. insularum* y *D. polymorpha* figuran entre las 100 especies invasoras más dañinas de todo el mundo (Lowe, *et al.*, 2000).

comportado en consecuencia unos resultados dramáticos en muchos ecosistemas insulares, y ello se refleja especialmente en la malacofauna continental de ciertas islas, muy particularmente las del océano Pacífico.

El número de especies de moluscos terrestres que habitan las islas del Pacífico es en sí mismo un tema particularmente complejo. Algunas estimaciones sugieren que podrían existir al menos 750 especies en Hawái, 95 en Samoa, 30 en Pitcairn, 160 en las Islas Sociedad, 98 en Rapa (Polinesia Francesa), 39 en Rota (Marianas), 85 en Lord Howe, 130 en Vanuatu, unas 300–400 en Nueva Caledonia, y así hasta un total de más de 4.000, con niveles de endemismo de alrededor del 90–95%—sin contar las faunas de Nueva Zelanda y Nueva Guinea, particularmente ricas (Lydeard *et al.*, 2004). Sin embargo, resulta difícil hacer una estimación de las especies no descritas, muchas de las cuales se habrían extinguido, o estarían en una situación muy precaria. Algunos autores sugieren que hasta el 75% de endemismos habrían desaparecido (sin que su extinción hubiese sido registrada) en lugares como las islas Hawái (Solem, 1990); los números no son muy distintos en otras islas. Hay al menos 400 especies registradas como extinguidas en el Pacífico (Régnier *et al.*, 2009). Sin embargo, según Cowie (2001) el número global de extinciones en el Pacífico podría ascender hasta una cifra mucho mayor, alrededor de 4.000–5.000 especies, si se considera una estimación razonable de extinción de especies no descritas—calculada por este autor en un 90% para Hawái.

Ejemplo de estos números sería la familia Amastridae, para la que se han llegado a calcular no menos de 300 especies endémicas sólo en Hawái, de las que como mucho sobreviven diez en ambientes remotos y poblaciones muy aisladas. Otro ejemplo serían los Partulidae de Moorea, para la cual todas las especies estarían extinguidas en estado salvaje, y sólo sobrevivirían en reservas artificiales. Extrapolando estos números, algunos autores sugieren una tasa de extinción global de especies pacíficas continentales en torno al 50% (Lydeard *et al.*, 2004).

El ejemplo más conocido de extinciones en el Pacífico son las causadas por *Euglandina rosea* (Férussac, 1821), introducida para depredar sobre el invasor *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) (Figura 2) que causaba daños en cultivos, pero que en realidad acabó depredando sobre especies endémicas en prácticamente todo el Pacífico subtropical. Se estima que sólo esta especie ha sido la causa directa de la extinción de 134 otras especies de moluscos, habiendo contribuido más indirectamente a la extinción de otras 100 (Régnier *et al.*, 2009), contando solamente las extinciones registradas. Notablemente, *E. rosea* sería la causa fundamental de la extinción de casi todos los Partulidae (Murray *et al.*, 1988), habiendo ocasionado estragos en Hawái (Hadfield *et al.*, 1993; Hadfield, 1998). Sin embargo, son otras muchas especies de moluscos las que han invadido estas islas, calculándose entre 100 y 200, suponiendo en algunas islas mayor número de especies y de biomasa que las propias especies autóctonas (Cowie, 2001).

En realidad, la historia de las especies invasoras del Pacífico comienza ya con la introducción de especies por los nativos procedentes de la Polinesia, particularmente con la rata *Rattus exulans*. Sin embargo, mucho mayor ha sido el impacto causado por las ratas portadas posteriormente por los europeos (*Rattus rattus* y *Rattus norvegicus*), todas ellas como depredadores, así como por las numerosas especies asilvestradas (cerdos, cabras, conejos y otras especies domésticas), fundamentalmente como alteradores del hábitat en sinergia con la propia acción humana. De hecho, algunas especies de moluscos del Pacífico se clasifican como criptogénicas (de origen desconocido), pues no se sabe con certeza si fueron introducidas por los primeros colonizadores polinesios, aunque en todo caso su capacidad invasora es

relativamente baja. En la actualidad, el gran peligro para las faunas insulares parece ser, además de *E. rosea*, el gusano platelminto *Platydemus manokwari*, también introducido como un intento (poco afortunado) de frenar la expansión de *A. fulica*, que ya ha colonizado numerosos archipiélagos (Guam, Marianas, Palau, Hawái, Samoa) y depreda activamente sobre pequeños gasterópodos nativos (Hopper & Smith, 1992).

Muy particular es el caso de las remotas islas Ogasawara (Japón), aparentemente libres de *A. fulica* y *P. manokwari* (salvo una de las islas), y con alta tasa de endemismos malacológicos. Algunos autores atribuyen la drástica pérdida de la malacofauna terrestre de este archipiélago a la invasión por ciertos platelmintos, que se alimentarían de pequeños moluscos endémicos; ello, sumado a un periodo de deforestación masiva ocurrido durante la Segunda Guerra Mundial, habrían ocasionado un efecto devastador, que aunque no parece aún haber extinguido ninguna especie, sí habría ocasionado un importante declive poblacional (Okochi *et al.*, 2004). Curiosamente, en este caso la destrucción de hábitats se ha revertido en las últimas décadas mediante una importante reforestación. Sin embargo, ello no ha permitido la recuperación de las poblaciones de moluscos endémicos, muy posiblemente debido a la presión depredadora, en especial por el hecho que algunas especies endémicas presentan una baja tasa de fecundidad, con puestas habitualmente de unos pocos huevos (Okochi *et al.*, 2004).

En la actualidad, el mayor problema para las islas del Pacífico podría ser el comercio asociado a la horticultura. En un trabajo desarrollado en Hawái, Cowie *et al.* (2008) encontraron numerosas especies alóctonas en inspecciones de diversos centros de horticultura recreativa o asociada a jardines botánicos—con hasta 29 especies de moluscos, algunos de los cuales todavía no estaban identificados como invasores en las islas.

Como consecuencia de todo este proceso de invasión biológica, la malacofauna de las islas del Pacífico tiende hacia una uniformización global, viéndose integrada fundamentalmente por unas 100–200 especies de moluscos invasores, muy tolerantes a las alteraciones del medio y con una alta capacidad reproductora, que van reemplazando progresivamente a las especies nativas y su estructuración geográfica (Cowie, 2000, 2001; Lydeard *et al.*, 2004).

Los moluscos de agua dulce: El ejemplo norteamericano

La superfamilia Unionoidea es prácticamente cosmopolita, aunque alcanza su mayor diversificación en el continente norteamericano, y muy particularmente en el sudeste de los EEUU (Lydeard & Mayden, 1995; Lydeard *et al.*, 2004). Al hecho de vivir en el tipo de ambiente en mayor peligro de destrucción por la actividad humana, y a su alto grado de endemismos, se suman dos circunstancias que hacen a este grupo de bivalvos especialmente vulnerable (Anthony *et al.*, 2001): la necesidad de un hospedador en algún momento de su ciclo biológico (normalmente las agallas de un pez), y a menudo su lenta historia vital (con longevidades que, en algunas especies, superan el siglo de vida). De unas 200 especies de esta familia citadas en riesgo de extinción en la lista roja de la IUCN (Lydeard *et al.*, 2004), 189 corresponden al continente norteamericano, poniendo de manifiesto su grado de vulnerabilidad. La construcción de presas, la alteración de los hábitats fluviales por sedimentos o canalizaciones, y en ocasiones la contaminación han sido las causas fundamentales de la regresión de los unionoideos (Lydeard *et al.*, 2004). Más recientemente, la colonización de los ambientes de agua dulce por ciertos invasores, particularmente *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Figura 2F), ha acrecentado radicalmente el problema de la conservación de los unionoideos en muchos cursos fluviales y lagos (Ricciardi *et al.*, 1998; Burlakova *et al.*,

2000; Butkas & Ostrofsky, 2006).

Aparte de los bivalvos, conviene señalar que el 74% de los Hydrobiidae y el 45% de los Pleuroceridae en EEUU están listados en riesgo de extinción (Brown *et al.*, 2008). Hasta 15 especies de *Elimia* y 12 de *Leptoxis* (Pleuroceridae) se habrían extinguido de forma documentada, fundamentalmente en los estados de Alabama y Georgia, y especialmente las cuencas de los ríos Coosa y Alabama. Cabe reseñar que *Elimia* es el género de pleurocérido más diversificado (más de 100 especies), y la familia Hydrobiidae la que presenta el mayor número de especies de moluscos de agua dulce norteamericanos (Brown *et al.*, 2008).

Los Grandes Lagos son seguramente los ecosistemas de agua dulce mejor estudiados de todo el mundo, con un amplio registro de especies invasoras, que sumarían al menos 170 especies establecidas de todos los taxones (11 moluscos), de las cuales el 70% serían ponto-cáspicos (mares Negro, Azov, Caspio; Ricciardi & MacIsaac 2000; Reid & Orlova, 2002). El tránsito de buques transoceánicos y sus descargas de agua de balasto (lastre) serían la principal causa de entrada de estas especies (Ricciardi, 2001); incluso la severa normativa que regula estas descargas no ha conseguido frenar la tasa de entrada de especies invasoras (Duggan *et al.*, 2003). La conexión natural entre los lagos facilita la dispersión pasiva una vez una especie invasora ha colonizado uno de los lagos, y la carga de agua de un lago y su subsiguiente descarga en el otro por los buques determina la transferencia de larga distancia. Sorprendentemente, el lago Superior, que es el que recibe mayor proporción de descargas de buques, es el que menos especies invasoras registra (e.g., sólo 4 moluscos); ello se ha atribuido a unas condiciones ecológicas particulares, fundamentalmente debido a sus aguas más oligotróficas y mayor homogeneidad de sus hábitats (Grigorovich *et al.*, 2003). La principal conexión transoceánica de los Grandes Lagos es con el norte de Europa y no con la zona del Caspio, por lo que se cree que existe un corredor formado por el Mar Báltico y los diferentes puertos y canales fluviales europeos que habría facilitado esta invasión (Reid & Orlova, 2002). Las especies ponto-cáspicas habrían evolucionado en condiciones de salinidad y nivel del mar muy variables, lo que habría resultado en especies con alta capacidad de supervivencia en condiciones ambientales variables. Los Grandes Lagos y el mar Báltico presentarían condiciones ambientales muy favorables para las especies ponto-cáspicas (al ser muy parecidas) y además faunas endémicas relativamente pobres, lo que habría facilitado estas invasiones una vez la acción humana ha puesto en contacto sus respectivas faunas (Ricciardi & MacIsaac, 2000; Reid & Orlova, 2002). Otros factores que habrían contribuido a esta invasión, aunque en menor grado, serían los acuarios domésticos y el comercio de animales vivos para consumo humano (Rixon *et al.*, 2005).

Asumiendo que la gran mayoría de las especies en peligro no sobrevivirán el próximo siglo, se ha estimado que las tasas de extinción de la fauna de agua dulce norteamericana superarán el 4% por década (6% para los bivalvos de agua dulce)—niveles similares a los causados por la deforestación en bosques tropicales (Ricciardi & Rasmussen, 1999). Y es que, según estos autores, menos del 2% de los hábitats fluviales están en un estado que permita una conservación de la fauna a niveles previos a la colonización humana.

La pérdida de biodiversidad por destrucción de hábitats

La destrucción de hábitats es considerada como el factor primordial del declive de la biodiversidad, por encima de otros factores como las especies invasoras, la contaminación u otros (e.g., Levine & D'Antonio, 2003; Coll *et al.*, 2010). La gran riqueza biológica de ciertos ecosistemas podría estar desapareciendo antes incluso de ser caracterizada,

particularmente en ecosistemas terrestres de ámbito tropical y difícil exploración. Uno de estos espacios sería la isla de Madagascar, que ha perdido, según ciertos autores, cerca del 50% de la cubierta vegetal original sólo en la última mitad del siglo XX (Harper *et al.*, 2007; Allnutt *et al.*, 2008). Debido al gran mosaico de hábitats y la gran biodiversidad que éstos alojan, con un enorme grado de endemismos—e.g., hasta del 92% en plantas vasculares y 84% en vertebrados, y como mínimo el 86% en macroinvertebrados, en una estimación seguramente conservadora—algunas predicciones sugieren la extinción silenciosa de miles de organismos que nunca habrían sido descritos (Goodman & Benstead, 2005). Incluso en grupos relativamente bien conocidos como los anfibios, nuevos estudios genéticos sugieren que la biodiversidad de Madagascar ha sido infravalorada, posiblemente entre un 30 y un 50% (Vieites *et al.*, 2009). Algunos autores sugieren que cerca del 10% de especies se habrían extinguido entre 1950 y 2000 (Allnutt *et al.*, 2008), y que esta extinción sería superior a la que cabría esperar si la destrucción de hábitats hubiera sido aleatoria—sugiriendo por tanto que se ha producido una destrucción selectiva de hábitats especialmente ricos en biodiversidad por acción antrópica. Así, según estas cifras, Madagascar sería uno de los puntos críticos respecto a políticas de conservación mundial.

Por otra parte, estudios recientes sugieren que los cálculos de deforestación en Madagascar están sobreestimados, y que fluctuaciones climáticas pasadas habrían moldeado los biomas mucho antes de la llegada de los humanos a la isla (Culotta, 1995; Quémère *et al.*, 2012). Así, análisis genéticos en lémures actuales sugieren que la principal causa de su contracción poblacional serían estas fluctuaciones climáticas pasadas, por encima de las perturbaciones humanas recientes (Quémère *et al.*, 2012), a la vez que muchos macrovertebrados se habrían extinguido principalmente por la fluctuación climática hacia un clima más seco (Culotta, 1995).

Similar o peor podría ser la situación de los ecosistemas marinos. La pérdida de biodiversidad parece un hecho por todas las regiones del mundo, particularmente en los arrecifes de coral—incluyendo aquellos que se consideran más prístinos, como la Gran Barrera Coralina Australiana. En estos últimos se ha observado una pérdida de capacidad regenerativa tras impactos humanos o ambientales (como huracanes), y una transición a diferentes estados, como aquellos dominados por el crecimiento de algas, cuya estabilidad o reversibilidad no han sido aún suficientemente caracterizadas, al igual que la pérdida de biodiversidad (Bellwood *et al.*, 2004).

No obstante, conviene no dar por supuesto que ante la destrucción de hábitats, la consiguiente pérdida de biodiversidad es un hecho cuando ésta no ha sido adecuadamente documentada. Así, en un reciente trabajo, Poppe *et al.* (2012) han analizado la biodiversidad malacológica terrestre de la isla de Cebú (Filipinas), y la han comparado con la registrada hace más de un siglo por Möllendorf (1890)—quien hizo un exhaustivo listado de gasterópodos terrestres a partir de numerosas y largas recolecciones, y el análisis de diversas colecciones de la época reunidas tras varias décadas de exploraciones. Un siglo después, y tras apenas una búsqueda bastante superficial de pocos días, todas las especies de más de 20 mm que listó Möllendorff (1890) continúan siendo encontradas, más algunas otras especies que se describieron posteriormente (o se introdujeron, como la temible *A. fulica*)—y eso sin llegar a analizar la microfauna en muestras de suelo. Si esto sucede en una isla densamente poblada, y que ha sido sometida a numerosos procesos de minería y agricultura intensivas durante el último siglo, no puede descartarse que pudiera suceder lo mismo en otros territorios menos explorados y cuya biodiversidad está apenas caracterizada. Por ello, los

alarmismos sin una sólida base científica deberían ser evitados, aunque siempre considerando el efecto pernicioso de la destrucción de los hábitats, y por supuesto resaltando la importancia de los listados faunísticos detallados como esencial primer paso para poder conocer bien la biodiversidad de los ecosistemas.

La tropicalización del Mediterráneo

El Mediterráneo es el mar interior más extenso y profundo del planeta—casi 3 millones de km² y profundidad media de 1.400 metros—siendo de por sí un auténtico punto caliente (*hotspot*) de biodiversidad. Se han descrito unas 17.000 especies entre animales y plantas, de las cuales 2.113 serían moluscos, lo que significa un 12.4% del total (segundo grupo más diverso tras los crustáceos; Coll *et al.*, 2010). Los principales peligros para la biodiversidad del Mediterráneo serían, por este orden, la pérdida y degradación de hábitats, los impactos de la pesca, la polución, el cambio climático, la eutrofización de las aguas, y establecimiento de especies invasoras (Coll *et al.*, 2010). Recientemente, se ha acuñado el término “tropicalización” del mar Mediterráneo para definir los sutiles pero continuos cambios que se están experimentando en sus condiciones físico-químicas, y la presencia cada vez mayor de especies termofílicas (Bianchi & Morri, 2003). Estos procesos de tropicalización habrían empezado seguramente en la década de 1980, y se habrían exacerbado en la de 1990 (Raitsos *et al.*, 2010).

En los últimos cincuenta años, a causa de la apertura del canal de Suez, la acuicultura y transporte marítimo, centenares de especies exóticas (la mayoría termofílicas) se ha establecido en el Mediterráneo—y el proceso se ha acelerado en las últimas décadas, coincidiendo con las alteraciones físico-químicas de la cuenca mediterránea (CIESM, 2008; Raitsos *et al.*, 2010). A pesar de ello, no parecen haberse registrado extinciones por el momento, aunque sí una homogenización alarmante de ciertos ecosistemas, la desaparición de especies nativas a escala local, una reducción de la diversidad genética, y numerosas alteraciones en la estructura de hábitats y procesos ecológicos (Coll *et al.*, 2010). Además de la subida de la temperatura media, la acidificación de las aguas podría ser un grave problema futuro, ya que las algas rojas calcáreas—los principales constructores de coralígeno, uno de los principales ecosistemas de la cuenca—estarían seriamente afectadas por la acidificación a largo plazo (Coll *et al.*, 2010).

Entre las especies invasoras en el mar Mediterráneo, se han contabilizado hasta 600 animales (un 3,3% del total de especies totales listadas en la cuenca), representando los moluscos el principal grupo, con un 25% del total de invasores (152 especies). La mayoría de especies invasoras proceden del mar Rojo (un 64%), y contrariamente a lo que parecería la explicación más lógica, la causa principal no sería la entrada directa de los mismos por el Canal de Suez (como adultos o larvas), sino su transporte y liberación con el agua de balasto de los buques (Flagella & Abdulla, 2005). Basta pensar que unos 200.000 buques comerciales cruzan cada año el Mediterráneo, que con sus más de 300 grandes puertos engloba hasta el 30% del comercio marítimo mundial, cifras que van en continuo aumento (Flagella & Abdulla, 2005). Las alteraciones de los ecosistemas son mucho más marcadas en la zona oriental, con cuatro veces más especies invasoras que en la zona occidental (Coll *et al.*, 2010), y donde se puede hablar de un verdadero colapso de sus ecosistemas. Basta pensar que se ha estimado la tasa de introducciones de especies invasoras en una especie cada 1,5 semanas, posiblemente una tasa sin parangón en otros ecosistemas a nivel mundial (Raitsos *et al.*, 2010).

Hotspots de biodiversidad: Prioridades de conservación

Como ya se ha mencionado en la Introducción, los programas de conservación de prácticamente todo el planeta están orientados casi siempre a la protección del mismo tipo de organismos (vertebrados y plantas superiores), con escasa o nula atención a invertebrados, moluscos incluidos. Un primer paso hacia un programa de conservación global de la biodiversidad fue la designación de puntos calientes (*hotspots*) en todo el planeta. Esta aproximación consideraba el problema de la biodiversidad en su conjunto, identificando las áreas que merecerían especial protección. El término *hotspot* fue acuñado en 1988 para designar aquellos territorios particularmente ricos en biodiversidad, y que por ello merecerían especial atención o prioridad en las políticas conservacionistas. Estas áreas (inicialmente, 25 para todo el planeta) concentrarían, en solo el 1,4% de la superficie terrestre, el 44% de plantas vasculares y el 35% de vertebrados (Myers *et al.*, 2000). Lamentablemente, estos *hotspots* inicialmente definidos dejaban de lado no sólo los ecosistemas marinos, sino también el conjunto de invertebrados, para los que evidentemente estos programas de conservación solo resolverían una parte muy pequeña del problema. Como confirmación de este hecho, Guénard *et al.*, (2012) realizan, a partir de análisis de géneros de hormigas de 350 regiones de todo el mundo, predicciones de nuevos *hotspots* para este grupo, donde según los modelos matemáticos habría una mayor biodiversidad poco conocida. Sorprendentemente, estas regiones, lejos de ser remotas e intactas, son las que presentan mayores tasas de deforestación y destrucción de hábitats, y muchas de ellas no se encuentran en los listados de *hotspots* de los organismos internacionales (Guénard *et al.*, 2012).

Más recientemente, se han postulado también *hotspots* de biodiversidad marina. Lógicamente, sin embargo, la complejidad de ésta hace que se prioricen ciertos grupos taxonómicos, entre los que sí aparecen invertebrados como los corales, pero no los moluscos (Roberts *et al.*, 2002). La necesidad de creación de estos *hotspots* marinos nace del declive de las capturas pesqueras, el colapso de numerosas poblaciones de especies marinas, y la destrucción parcial o global de numerosos ecosistemas, particularmente los ecosistemas costeros y arrecifes (Balmford *et al.*, 2004). Se ha descrito que las reservas marinas no sólo permiten la preservación de los territorios que engloban, sino que exportan biomasa e incrementan notablemente las pesquerías en territorios colindantes (Balmford *et al.*, 2004; McCook *et al.*, 2010). Algunos autores han valorado el posible coste global de una red de reservas marinas, con el objetivo final de conservar entre el 20 y el 30% de la superficie global, en unos escasos 20.000 millones de dólares anuales—aunque se cree que sus beneficios pueden superar a los costes en varios órdenes de magnitud (Balmford *et al.*, 2004; Bellwood *et al.*, 2004; McCook *et al.*, 2010). No obstante, desafortunadamente no existe una política internacional clara con respecto a este problema por el momento.

Los hábitats de agua dulce, a su vez, son de por sí *hotspots* de biodiversidad, pues con sólo un 1% de la superficie del planeta se cree que representan hasta un 10% de su biodiversidad global, y hasta un tercio respecto a los vertebrados (Strayer & Dudgeon, 2010). Algunos autores han sugerido un mapa global de *hotspots* de agua dulce (Abell *et al.*, 2008), y se han descrito 27 *hotspots* para gasterópodos de agua dulce, la mayoría de los cuales no están incluidos en el listado Ramsar para la preservación de humedales (Strong *et al.*, 2008). Se corresponden con lagos muy antiguos oligotróficos (Tanganyika, Ohrid, Baikal), así como ciertos cursos fluviales (Congo, Mekong y Mobile), aunque en general el mayor número de especies se dan en cursos de agua de pequeñas dimensiones, y notablemente en aguas sumergidas y surgencias

(Strong *et al.*, 2008). Muy probablemente, además, su diversidad conocida esté muy por debajo de la real, como demuestran la cantidad de nuevas especies que se describen en estos hábitats. Son un ejemplo los Moitessieriidae recientemente descritos en Catalunya, que es en teoría una región muy bien caracterizada respecto a su malacofauna continental (Alba *et al.*, 2011). Cabe remarcar que los gasterópodos de agua dulce presentan un enorme potencial como bioindicadores de la calidad de las aguas, indicando no sólo la alteración de hábitats, sino la contaminación por metales pesados o compuestos orgánicos diversos. Gracias a su relativa abundancia, pequeño tamaño y menores problemas bioéticos asociados que otros organismos, el estudio de estos moluscos permitirían en teoría establecer programas de bajo coste para el control de la calidad de las aguas continentales en prácticamente todo el planeta (Strong *et al.*, 2008).

Invasional meltdown

Simberloff & von Holle (1999) introdujeron el concepto de *invasional meltdown* (“colapso invasivo”) para describir el proceso por el que unas especies alóctonas pueden facilitar la invasión por otras especies invasoras subsiguientes. Ello podría ser debido al hecho de incrementar su probabilidad de supervivencia, alterar las condiciones físico-químicas del hábitat, la creación de nuevos nichos, interacciones tales como comensalismo o mutualismo, etc. (Simberloff & von Holle, 1999). Así, conforme el número de invasores aumenta, las alteraciones del medio desestabilizarían las poblaciones nativas y harían al ecosistema más susceptible a nuevos invasores—que estarían por lo general mejor adaptados a cambios en el ecosistema que a su estabilidad—e incluso a invasiones que inicialmente podrían parecer benignas pero que, con el tiempo, podrían presentar un giro brusco e inadvertido hacia invasiones agresivas y muy perjudiciales para el medio (Grosholz, 2005).

Se han descrito numerosos ejemplos que corroboran esta hipótesis, particularmente en ambientes insulares, ciertas zonas costeras, y los Grandes Lagos norteamericanos (véanse Ricciardi & MacIsaac, 2000; Ricciardi, 2001; Simberloff, 2006). Algunos autores sostienen, sin embargo, que en ciertos casos ampliamente aceptados por la comunidad científica no existe tal facilitación sesgada hacia nuevos invasores, y que por ejemplo *D. polymorpha* podría facilitar interacciones y cambios poblacionales por igual entre especies nativas e invasoras en los Grandes Lagos (DeVanna *et al.*, 2011). Otros autores bastante más heterodoxos incluso sugieren que las invasiones—al menos en ecosistemas marinos, que están en permanente comunicación entre ellos—son un fenómeno biológicamente neutro, e incluso en ciertos casos con un potencial positivo para la biodiversidad (Reise *et al.*, 2006).

En cualquier caso, no debe olvidarse que, frecuentemente, las invasiones van precedidas de una degradación del hábitat por la acción humana, lo que realmente podría estar facilitando la invasión, independientemente de si existe la interacción entre invasores o no. Sin embargo, no debe desdeñarse el hecho de que algunas especies invasoras son capaces de invadir ecosistemas prístinos—como se ha descrito para *E. rosea* en algunas islas del Pacífico (Cowie, 2001)—y producir por sí solas cambios ecológicos de suficiente magnitud para favorecer posteriores invasiones, sin necesidad previa de alteraciones de origen antropogénico.

Conclusiones: Perspectivas y estrategias

Las tasas de extinción global que se registran actualmente no son comparables con las registradas en la historia del planeta antes de la aparición del hombre (Ricketts *et al.*, 2005). Particularmente grave sería la situación de los ecosistemas de

agua dulce, en los que entre 10.000 y 20.000 especies estarían en grave riesgo (IUCN, 2007; Strayer & Dudgeon, 2010)—y más teniendo en cuenta su vital importancia y valor para las comunidades humanas. Aunque los ecosistemas marinos parecen más resistentes a los cambios antropogénicos, e incluso a los efectos adversos de las invasiones, la situación en lugares como el Mediterráneo o los arrecifes coralinos, junto al retroceso de muchas pesquerías, sugieren que estos ecosistemas también están al límite del colapso (Raitsos *et al.*, 2010).

La creación de diferentes tipos de reservas biológicas, particularmente aquellas que se han englobado en la red de *hotspots* de biodiversidad planetarios, ha arrojado cierta luz sobre la gran problemática del declive de la biodiversidad, pero se antoja insuficiente para atajar el problema. En el caso de las reservas marinas, se ha demostrado su eficacia para mantener la biodiversidad, e incluso la cuantía de las pesquerías, mucho más allá de las fronteras de los territorios protegidos. Sin embargo, algunos autores consideran el esfuerzo del todo insuficiente; sugieren que la inversión que debería hacerse es enormemente mayor que la que se está realizando en la actualidad (MacCarthy *et al.*, 2012) y que, en todo caso, la oleada de inminentes extinciones parece imparable (Ricketts *et al.*, 2005).

Las invasiones biológicas están adquiriendo cada vez mayor protagonismo en todos los rincones del planeta, también con tasas no comparables con tiempos geológicos pasados (Ricciardi, 2007), y sumándose al resto de problemas que amenazan la biodiversidad. El comercio internacional parece el principal problema que está favoreciendo las invasiones (Levine & D'Antonio, 2003), pues son el tráfico de buques (con sus aguas de lastre) y la horticultura los principales vectores de las invasiones en ecosistemas marinos y terrestres, respectivamente (Flagella & Abdulla, 2005; Cowie *et al.*, 2008).

Entre los moluscos, la invasión de ecosistemas marinos, terrestres y de agua dulce es generalizada, con algunos de los ejemplos más paradigmáticos de invasión biológica y extinción asociada a ésta. En algunos lugares, se están registrando procesos de homogenización de malacofaunas a gran velocidad. Así, se tiende a la sustitución de las faunas nativas por un conjunto de pocas especies invasoras, las cuales acaban colonizando los diferentes ecosistemas, donde sólo sobreviven especies bien adaptadas a los efectos de la acción humana. El ejemplo de los ecosistemas terrestres en las islas del Pacífico es muy evidente, pero no es muy diferente la situación en los hábitats de agua dulce norteamericanos y, cada vez más, en los europeos, o en el mar Mediterráneo oriental con el proceso de tropicalización.

Cabe preguntarse si estamos llegando a un *plateau* de invasiones o, por el contrario, todavía estamos en la fase exponencial del proceso invasivo—como sugerirían las cada vez más numerosas publicaciones sobre el tema. Resulta difícil responder esta cuestión, pero en cualquier caso parece evidente que es necesario estudiar el problema tanto cualitativamente (los invasores más dañinos son relativamente pocos) como cuantitativamente (registro temporal de cada nueva invasión, y su evolución y daño sobre las especies nativas y ecosistemas). Hipotéticamente, podríamos considerar tres posibles escenarios muy simplificados (no necesariamente secuenciales) por lo que se refiere al impacto de las invasiones biológicas sobre la biodiversidad (Figura 3):

- **Optimista.** La oleada de invasiones estaría ahora en el momento más álgido debido a la intensificación de la globalización, y no se espera que en el futuro pueda tener consecuencias mucho mayores que en la actualidad. Aunque se registren muchos casos de pérdida de biodiversidad local (particularmente en ecosistemas insulares o de agua dulce, con alta tasa de endemismos),

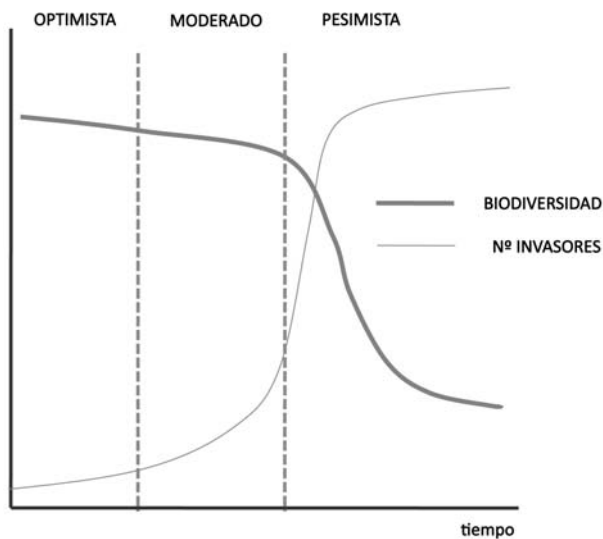


Figura 3. Diferentes escenarios hipotéticos (optimista, moderado y pesimista) para la evolución de la biodiversidad frente a la frecuencia de invasores en diferentes biomas. Véase el texto para más detalles sobre los tres diferentes escenarios propuestos.

la biodiversidad global no peligra en su conjunto—salvo en lo que respecta a ecosistemas muy concretos, que suelen caracterizarse por la destrucción o degradación previa de hábitats por acción humana directa, que sería el principal punto a considerar para salvaguardar la biodiversidad. Sólo habría que intervenir en los casos de mayores impactos ambientales (las especies con mayor capacidad invasora, que son pocas), así como limitar o supervisar algunos tipos de actividades comerciales que impliquen nuevas introducciones. Sin embargo, en la mayoría de ecosistemas las invasiones biológicas sólo serían un riesgo menor comparado con otros factores físico-químicos.

- **Moderado.** La llegada de especies invasoras seguirá aumentando, generalmente de forma lineal durante algunos años o décadas, aunque podría agravarse con el tiempo. Se producirán bastantes extinciones sobre todo a escalas locales, aunque la biodiversidad global no peligra en exceso si se toman a tiempo medidas adecuadas de control y erradicación. Con políticas de conservación a largo plazo, que garanticen la supervivencia de *hotspots* de biodiversidad, puede minimizarse esta pérdida y controlar a largo plazo el proceso invasivo. La mayoría de especies introducidas no serán invasoras, sino meramente alóctonas, con escaso impacto a largo plazo en la mayoría de los ecosistemas donde se instalan. Por tanto, sólo deben considerarse acciones de control contra un número limitado de invasores, que ya están bastante bien caracterizados. No obstante, estamos en una época crítica para decantar el futuro de la biodiversidad global y, si no se toman las medidas oportunas en breve plazo, se puede entrar en la dinámica irreversible del escenario pesimista (véase más abajo)—particularmente si se desencadenan procesos como el *invasional meltdown* o el cambio climático, por lo que es deseable anticipar medidas drásticas y coordinadas de actuación.
- **Pesimista.** La oleada de invasiones no ha hecho más que comenzar, y continuará agravándose con la mundialización, la antropización de ecosistemas, la destrucción de hábitats, el *invasional meltdown*, etc. Sólo unos pocos reductos (santuarios ecológicos) pueden estar a resguardo de estas invasiones bajo permanente vigilancia y erradicación de los invasores, para garantizar así la conservación de la biodiversidad. Sin embargo, estos reductos serían insuficientes, a largo plazo, para

garantizar la biodiversidad global. Nos acercamos lenta, pero inexorablemente, a una uniformización global de floras y faunas. Este fenómeno aún podría acrecentarse o acelerarse si el cambio climático conlleva la extinción de muchas especies muy especializadas (de altas latitudes, alta montaña, arrecifes coralinos, lagos oligotróficos, etc.) y genera nichos abiertos a especies oportunistas y generalistas, y si los países en desarrollo copian el modelo occidental de desarrollo económico y baja concienciación ambiental. La oleada de extinciones a escala global sería inminente, sin importar la cantidad de recursos que se destinen a frenarla. A su vez, los escenarios extremos observados en ciertos puntos (Grandes Lagos, Mediterráneo, fauna continental de islas oceánicas) serían en el futuro la norma común en la mayoría de ecosistemas, y muy particularmente en los biomas templados (véase Sala *et al.*, 2000).

Existe un periodo que puede ser muy variable entre la invasión y la pérdida de biodiversidad, pero no hay suficientes estudios para poder inferir patrones comunes. Probablemente, además, hay demasiados factores en juego (grado de presión humana, características de los ecosistemas, historia del proceso invasivo, interacciones entre invasores, etc.) para establecer estos. Conviene recordar que todos estos problemas se añaden al crecimiento demográfico continuado, la destrucción generalizada de hábitats y el cambio climático, con lo que el panorama futuro comienza a ser realmente preocupante, si no irreversible. Además, el conocimiento social del problema es seguramente muy insuficiente, con lo que todos los esfuerzos conservacionistas o encaminados a poner barreras a las invasiones biológicas deben contar con un adecuado apoyo pedagógico para que puedan resultar efectivos—implicando así a toda la sociedad en sus rutinas cotidianas y en los modelos de desarrollo socioeconómico (Figura 4). Sin duda, nos encontramos ante un desafío científico y social que puede marcar el futuro de la biodiversidad en nuestro planeta por mucho tiempo (Barnosky *et al.*, 2012).

Agradecimientos

Expreso mi agradecimiento a Jordi Lleixà por la fotografías de algunas especies invasoras, y a Sergio Quiñonero por diversas fotografías y el procesado de las mismas. También a David M. Alba y Jordi Corbella por sus comentarios para mejorar el manuscrito.

Bibliografía

- Abell, R.M., Thieme, T.M., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, M., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J.V., Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., López, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Sabaj Pérez, M.H. & Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58, 403–414.
- Alba, D.M.; Tarruella, A.; Prats, L.; Guillén, G. & Corbella, J. (2011). Nova llista actualitzada dels mol·luscos continentals de Catalunya. *Spira* 4, 39–69.
- Allnutt, T.F., Ferrier, S., Manion, G., Powell, G.V.N., Ricketts, T.H., Fisher, B.L., Harper, G.J., Irwin, M.E., Kremer, C., Labat, J.N., Lees, D.C., Pearce, T.A. & Rakotondrainibe, F. (2008). A method for quantifying biodiversity loss and its application to a 50-year record of deforestation across Madagascar. *Conserv. Lett.* 1, 173–181.
- Anthony, J.L., Kesler, D.H., Downing, W.L. & Downing, J.A. (2001). Length-specific growth rates in freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae): extreme longevity or generalized growth cessation? *Freshwater Biol.* 46, 1349–1359.
- Balmford, A., Gravestock, P., Hockley, N., McClean, C.J. & Roberts, C.M. (2004). The worldwide costs of marine protected areas. *Proc.*

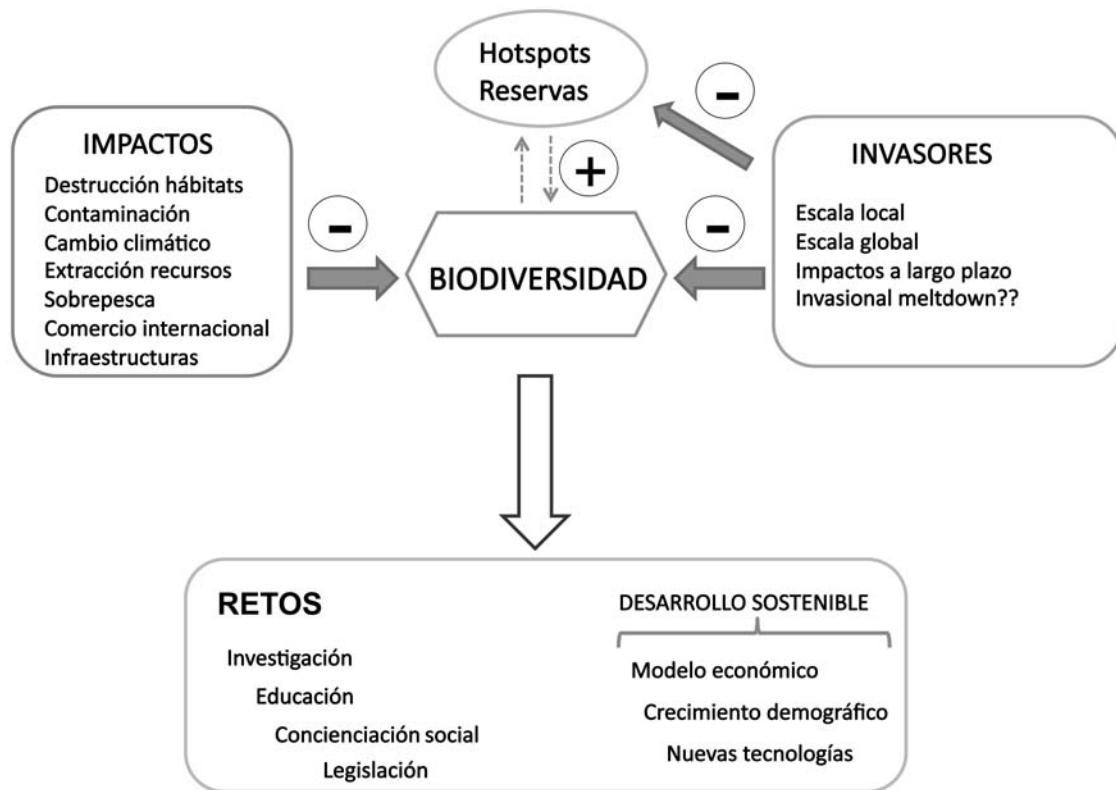


Figura 4. Relación entre biodiversidad y especies invasoras, donde se muestran los principales retos futuros para la preservación de la primera.

Natl. Acad. Sci. USA 101, 9694-9697.

- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P.A., Martinez, N.D., Mooers, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J.W., Gillespie, R., Kitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., Mindell, D.P., Revilla, E. & Smith, A.B. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486, 52-58.
- Bax, N., Williamson, A., Aguero, M., Gonzalez, E. & Geeves, W. (2003). Marine invasive alien species: A threat to global biodiversity. *Mar. Policy* 27, 313-323.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827-833.
- Bianchi, C.N. & Morri, C. (2003). Global sea warming and "tropicalization" of the Mediterranean Sea: Biogeographic and ecological aspects. *Biogeographia* 24 319-327.
- Brown, K.M., Lang, B. & Perez, K.E. (2008). The conservation ecology of North American pleuricerid and hydrobiid gastropods. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 27, 484-495.
- Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y. & Padilla, D.K. (2000). The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves. *Intern. Rev. Hydrobiol.* 85, 529-541.
- Butkas, K.J. & Ostrofsky, M.L. (2006). The status of unionid and dreissenid mussels in northwestern Pennsylvania inland lakes. *Nautilus* 120, 106-111.
- Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée (CIESM) (2008). *Climate warming and related changes in Mediterranean marine biota*. CIESM Workshop Monographs N° 35. F. Briand, Monaco.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froglià, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R. & Voultsiadou, E. (2010). The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE* 5, e11842.
- Cowie, R.H. (2000). Non-indigenous land and freshwater molluscs in the islands of the Pacific: conservation impacts and threats. In: Sherley, G. (Ed.), *Invasive species in the Pacific: a technical review and draft regional strategy*, pp. 143-166. Apia, Samoa.
- Cowie, R.H. (2001). Invertebrate invasions on Pacific Islands and the

replacement of unique native faunas: a synthesis of the land and freshwater snails. *Biol. Invas.* 3, 119-136.

- Cowie, R.H., Hayes, K.A., Tran, C.T. & Meyer, W.M. III (2008). The horticultural industry as a vector of alien snails and slugs: widespread invasions in Hawaii. *Int. J. Pest Manag.* 54, 267-276.
- Culotta, E. (1995). Many suspects to blame in Madagascar extinctions. *Science* 268, 1568-1569.
- DeVanna, K.M., Bodamer, B.L., Wellington, C.G., Hammer, E., Mayer, C.M. & Bossenbroek, J.M. (2011). An alternative hypothesis to invasional meltdown in the Laurentian Great Lakes region: general facilitation by *Dreissena*. *J. Great Lakes Res.* 37, 632-641.
- Duggan, I.C., Bailey, S.A., Colautti, R.I., Gray, D.K., Makarewicz, J.C. & MacIsaac, H.J. (2003). Biological invasions in Lake Ontario: past, present and future. In: Munawar, M. (Ed.), *State of Lake Ontario: Past, Present and Future*, pp. 541-548. Ecovision World Monograph Series, Wayne State University Press.
- Flagella, M.M. & Abdulla, A.A. (2005). Ship ballast water as a main vector of marine introductions in the Mediterranean Sea. *WMU J. Marit. Aff.* 4, 95-104.
- Gaston, K.J. & May, R.M. (1992). The taxonomy of taxonomists. *Nature* 356, 281-282.
- Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (2005). Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. *Oryx* 39, 73-77.
- Grigorovich, I.A., Korniushev, A.V., Gray, D.K., Duggan, I.C., Colautti, R.I. & MacIsaac, H.J. (2003). Lake Superior: an invasion coldspot? *Hydrobiol.* 499, 191-210, 2003.
- Grosholz, E.D. (2005). Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 1088-1091.
- Guénard, B., Weiser, M.D. & Dunn, R.R. (2012). Global models of ant diversity suggest regions where new discoveries are most likely are under disproportionate deforestation threat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 7368-7373.
- Hadfield, M.G. (1998). Hawaiian *Achatinella/Partulina* tree snail update. *Tentade* 8, 15.
- Hadfield, M.G., Miller, S.E. & Carwile, A.H. (1993). The decimation of endemic Hawaiian tree snails by alien predator. *Am. Zool.* 33, 610-622.
- Harper, G., Steininger, M., Tucker, C., Juhn, D. & Hawkins, F. (2007). Fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Env. Cons.* 34, 325-333.
- Hopper, D.R. & Smith, B.D. (1992). Status of tree snails

- (Gastropoda: Partulidae) on Guam, with a resurvey of sites studied by H.E. Crampton in 1920. *Pacific Sci.* 46, 77–85.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN) (2007). *IUCN Red List of threatened species*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Cambridge. <http://www.iucnredlist.org>
- Jara, A., Pino, J., Basnou, C., Guardiola, M. & Ordóñez, J.L. (2012). Les espèces exotiques de Catalunya. *Resum del projecte EXOCAT 2012*. Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural, Ed. Generalitat de Catalunya.
- Larigauderie, A. & Mooney, H.A. (2000). The International Year of Biodiversity: an opportunity to strengthen the science-policy interface for biodiversity and ecosystem services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 2, 1–2.
- Levine, J.M. & D'Antonio, C.M. (2003). Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conserv. Biol.* 17, 322–326.
- Lodge, D.M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8, 133–137.
- Loehle, C. & Eschenbach, W. (2011). Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes. *Div. Distrib.* 2011, 1–8.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species Database*. The Invasive Species Specialist Group (ISSG), World Conservation Unit (IUCN), Auckland. <http://www.issg.org/booklet.pdf>
- Lydeard, C. & Mayden, R.L. (1995). A diverse and endangered aquatic ecosystem of the southeast United States. *Conserv. Biol.* 9, 800–805.
- Lydeard, C., Cowie, R.H., Ponder, W.F., Bogan, A.E., Bouchet, P., Clark, S.A., Cummings, K.S., Frest, T.J., Gargominy, O., Herbert, D.G., Hershler, R., Perez, K.E., Roth, B., Seddon, M., Strong, E.E. & Thompson, F.G. (2004). The global decline of nonmarine mollusks. *BioScience* 54, 321–330.
- McCarthy, D.P., Donald, P.F., Scharlemann, J.P.W., Buchanan, G.M., Balmford, A., Green, J.M.H., Bennun, L.A., Burgess, N.D., Fishpool, L.D.C., Garnett, S.T., Leonard, D.L., Maloney, R.F., Morling, P., Schaefer, H.M., Symes, A., Wiedenfeld, D.A. & Butchart, S.H.M. (2012). Financial costs of meeting global biodiversity conservation targets: current spending and unmet needs. *Science* 338, 946–949.
- McCook, L.J., Ayling, T., Cappo, M., Choat, J.H., Evans, R.D., De Freitas, D.M., Heupel, M., Hughes, T.P., Jones, G.P., Mapstone, B., Marsh, H., Mills, M., Molloy, F.J., Pitcher, C.R., Pressey, R.L., Russ, G.R., Sutton, S., Sweatman, H., Tobin, R., Wachenfeld, D.R. & Williamson, D.H. (2010). Adaptive management of the Great Barrier Reef: a globally significant demonstration of the benefits of networks of marine reserves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 18278–18285.
- Mihalčič, E.L. & Thompson, F.G. (2002). A taxonomic revision of the freshwater snails referred to as *Elimia curvirostata*, and related species. *Walkeriana* 13, 1–108.
- Möllendorf, O.F. von (1890). Die Landschnecken-Fauna der Insel Cebu. *Ber. Senckenberg. Naturforsch. Ges. Frankfurt* 1890, 1–292.
- Moritz, C., Richardson, K.S., Ferrier, S., Monteith, G.B., Stanisci, J., Williams, S.E. & Whiffin, T. (2001). Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 1875–1881.
- Murray, J., Murray, E., Johnson, M.S. & Clarke, B. (1988). The extinction of *Partula* on Moorea. *Pac. Sci.* 42, 150–153.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Okochi, I., Sato, H. & Ohbayashi, T. (2004). The cause of mollusk decline on the Ogasawara Islands. *Biodiv. Conserv.* 13, 1465–1475.
- Poppe, G.T., Tagaro, S., Crookshanks, D., Groh, K. & Sarino, J. (2012). A statement on the land snails of Cebu. *Visaya* 3, 65–103.
- Quémère, E., Amelot, X., Pierson, J., Crouau-Roy, B. & Chikhi, L. (2012). Genetic data suggest a natural prehuman origin of open habitats in northern Madagascar and question the deforestation narrative in this region. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 13028–13033.
- Quiñonero Salgado, S. & López Soriano, J. (2013). Molluscos dulceacuicolas invasores del Delta del Ebro (Cataluña, España). *Spira* 5, 59–77.
- Raitsos, D.E., Beaugrand, G., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Pancucci-Papadopoulou, A.M., Theocharis, A. & Papathanassiou, E. (2010). Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern. *Medit. Sea Limnol. Oceanogr.* 55, 1478–1484.
- Régnier, C., Fontaine, B. & Bouchet, P. (2009). Not knowing, not recording, not listing: numerous unnoticed mollusk extinctions. *Conserv. Biol.* 23, 1214–1221.
- Reid, D.F. & Orlova, M.I. (2002). Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1144–1158.
- Reise, K., Olenin, S. & Thielges, D.W. (2006). Are aliens threatening European aquatic coastal ecosystems? *Helgol. Mar. Res.* 60, 77–83.
- Ricciardi, A. (2001). Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 2513–2525.
- Ricciardi, A. (2007). Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conserv. Biol.* 21, 329–336.
- Ricciardi, A., Neves, R.J. & Rasmussen, J.B. (1998). Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *J. Anim. Ecol.* 67, 613–619.
- Ricciardi, A. & MacIsaac, H.J. (2000). Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends Ecol. Evol.* 16, 62–65.
- Ricciardi, A. & Rasmussen, J.B. (1999). Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conserv. Biol.* 13, 1220–1222.
- Ricketts, T.H., Dinerstein, E., Boucher, T., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Morrison, J., Parr, M., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L., Sechrest, W., Wallace, G.E., Berlin, K., Bielby, J., Burgess, N.D., Church, D.R., Cox, N., Knox, D., Loucks, C., Luck, G.W., Master, L.L., Moore, R., Naidoo, R., Ridgely, R., Schatz, G.E., Shire, G., Strand, H., Wettengel, W. & Wikramanayake, E. (2005). Pinpointing and preventing imminent extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 18497–18501.
- Rixon, C.A.M., Duggan, I.C., Bergeron, N.M.N., Ricciardi, A. & MacIsaac, H.J. (2005). Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes. *Biodivers. Conserv.* 14, 1365–1381.
- Roberts, C.M., McClean, C.J., Veron, J.E.N., Hawkins, J.P., Allen, G.R., McAllister, D.E., Mittermeier, C.G., Schueler, F.W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C. & Werner, T.B. (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295, 1280–1284.
- Sala, O.E., Chapin II, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
- Simberloff, D. (2006). Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecol. Lett.* 9, 912–919.
- Simberloff, D. & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Inv.* 1, 21–32.
- Solem, A. (1990). How many Hawaiian land snail species are left? And what we can do for them. *Bishop Mus. Ocas. Papers* 30, 27–40.
- Strayer, D.L. & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 29, 344–358.
- Strong, E.E., Gargominy, O., Ponder, W.F., & Bouchet, P. (2008). Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiol.* 595, 149–166.
- Swingland, I.R. (2001). Biodiversity, definition of. *Encyclopedia of Biodiversity* 1, 377–391.
- Vieites, D.R., Wollenberg, K.C., Andreone, F., Köhler, J., Glaw, F. & Vences, M. (2009). Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 8267–8272.