

Invasión de especies o el tercer jinete de apocalipsis ambiental, una amenaza a la sustentabilidad

*(Invasive species or the third horseman of environmental apocalypses,
a threat to sustainability)*

Badii, M. H. y J. Landeros *

Resumen. En este trabajo se presentan los rasgos de las especies invasoras. Cuando éstas están trasladadas a nuevos hábitats por las actividades antropogénicas, se las consideran como el tercer jinete de Apocalipsis ambiental, después del primer y segundo jinetes, es decir, la degradación del hábitat y la sobrecosecha de los recursos naturales por el hombre, respectivamente. Se puntualizan las etapas de la invasión, el proceso detallado de la introducción, las características iniciales de la colonización y el establecimiento exitoso de estas especies. Se discuten las características que conllevan a la dispersión de las especies invasoras, la genética de las poblaciones de estas especies durante el proceso de la colonización y el potencial evolutivo de las mismas. El trabajo ofrece descripciones del tiempo de rezago, la expansión del rango del hábitat invadido y la relevancia de los factores ecológicos y genéticos que determinan la susceptibilidad y la resistencia de las comunidades a la invasión.

Palabras claves: Balance natural, invasión, sustentabilidad

Abstract. In this paper the traits of invasive species are described. The invasive species when transported to new habitats are considered as the third horseman of environmental Apocalypses just after the first and second horsemen, namely, habitat degradation and natural resource over production. The invasion steps, detailed process of introduction, initial traits of colonization and the establishment of exotic species are pinpointed. Characteristics leading to the dispersion of invasive species, the population genetics of these species during the process of colonization and the evolution potential of these species are described. The paper also focuses on time lags, the extension of the range of the invaded habitat, the importance of genetic and ecological factors which determine the susceptibility and resistance of the communities to invasion.

Key words: Invasion, natural balance, sustainability

Introducción

Hay cuatro factores principales, los denominados “cuatro jinetes de Apocalipsis” que causan la pérdida de biodiversidad global (Diamond, 1984, Badii et al., 1997; Badii y Ruvalcaba, 2006): 1. Fragmentación, destrucción y contaminación del hábitat; 2. Sobrecosecha de los recursos naturales por el hombre; 3. Introducción de especies exóticas y 4. Efectos secundarios de la extinción.

Las especies invasoras externas son viajeras inconscientes que han sido trasladadas, intencionalmente o por accidente, de una región del planeta a otra. Libres de competidores, enfermedades o depredadores naturales, algunas veces estas especies prosperan en su nuevo hábitat, transformando ecosistemas enteros, en donde tienen el potencial de provocar que las especies nativas se encuentren al borde de la extinción (CCA, 2001). Algunos consideran la invasión por especies no-nativas como la segunda amenaza a la biodiversidad global, sólo después de la pérdida y fragmentación del hábitat (Walker y Steffen, 1997), otros como la primera (UICN, 1999).

Además de su impacto biológico, las invasiones ocasionan serias consecuencias económicas, que van desde la pérdida de ingresos hasta el acarreo de altos costos para su control (UICN, 1999). Por ejemplo, las aproximadamente 50,000 especies no-nativas establecidas en Estados Unidos, causan pérdidas económicas que sobrepasan los 125 mil millones de dólares por año (Pimentel et al., 2000).

Ahora bien, éste no es un fenómeno nuevo, las especies exóticas se han introducido en nuevos medios desde que empezó el comercio. El comercio, la globalización y la creciente cantidad de viajes entre los continentes contribuyen a incrementar el número de nuevas especies invasoras, lo cual se está convirtiendo en un serio reto para el medio ambiente global (CCA, 2001).

Características de las especies invasoras

Algunos estudios se han enfocado en las características de la historia natural de las especies que las pueda predisponer a una expansión poblacional rápida, mientras que otros han investigado como la estructura genética de las características de historia natural puede proveer a las especies ya sea de una gran plasticidad fenotípica o del potencial para un rápido cambio evolutivo (Sakai et al., 2001).

Las características que promueven la capacidad de una planta para volverse una maleza incluyen su habilidad de reproducirse sexual y asexualmente, crecimiento rápido desde semilla hasta la madurez sexual, y particularmente, la adaptación al estrés ambiental (plasticidad fenotípica) y una alta tolerancia a la heterogeneidad del ambiente (Baker, 1974). Sin embargo, muchas de las especies invasoras tienen sólo una parte de las características anteriormente descritas (Williamson y Brown, 1986; Roy, 1990).

Más recientemente, análisis de flora a gran escala sugieren que algunas formas de crecimiento de plantas y las características del hábitat pueden utilizarse para predecir el éxito de invasión. Un análisis de las plantas exóticas introducidas a la Republica Checa desde 1942 mostró que el éxito de invasión de las especies estaba relacionada con la altura de la planta, la forma de vida y competitividad (Pyšek et al., 1995b). No se encontró alguna característica biológica simple que predijera el éxito de invasión de las especies, pero algunas características fueron más comunes en la flora exótica que en la nativa y más prevalentes para las exóticas en hábitats particulares. Rejmanek (1995) encontró que la invasividad de las especies herbáceas era mejor predecida por el rango latitudinal de la nativa primaria. Reichard y Hamilton (1997) condujeron un análisis retrospectivo de características de plantas leñosas para distinguir invasoras de no-invasoras, encontrando que un alto riesgo de invasividad estaba relacionado con reproducción vegetativa, semillas sin requerimientos pre-germinativos, flores perfectas (hermafroditas), y un largo periodo de tiempo en el que la fruta está en la planta. En un análisis de datos globales, las malezas agrícolas tendieron a ser especies herbáceas, reproductivamente rápidas y dispersadas abióticamente, mientras que las plantas con mayor probabilidad de volverse invasores naturales fueron principalmente acuáticas o semi-acuáticas, pastos, fijadoras de nitrógeno, enredaderas y árboles clonales (Daehler, 1998).

Las características comunes a los colonialistas exitosos a lo largo de los taxa, incluyen historias naturales tipo *r* (uso de hábitat pionero, tiempo de generación corto, alta fecundidad, y altas tasas

de crecimiento) y la habilidad para cambiar entre estrategias r y K , sin embargo, muchas de estas características no han sido comprobadas cuantitativamente (Kohlar y Lodge, 2001). La expansión de rango en aves está relacionada con su habilidad de dispersión, un alta tasa de crecimiento poblacional como resultado de un tamaño de puesta grande y la producción de varias puestas por estación, la habilidad para competir por recursos y hábitat con especies nativas, introducciones repetidas (O'Connor, 1986) y asociación con humanos (Newsome y Noble, 1986). Las características de peces de agua dulce invasores incluyen tolerancia a un amplio rango de condiciones ambientales, rápida dispersión y colonización, comportamiento agresivo y competitividad y de interés a los humanos (comestible, cualidades deportivas, características estéticas, Moyle, 1986). La mayoría de los vertebrados invasores tienen una cercana asociación con los humanos, así como una alta abundancia en su rango nativo, gran tamaño, dieta amplia, tiempos de generación cortos, habilidad de las hembras para colonizar solas, y la habilidad para funcionar en un amplio rango de condiciones físicas (Ehrlich, 1989).

La carencia de pre-adaptación a un nuevo clima, disturbio, competencia o depredación por las especies nativas y las enfermedades, a menudo son citadas como razones para que las invasiones fallen (Lodge, 1993, Moyle, 1986, Newsome y Noble, 1986).

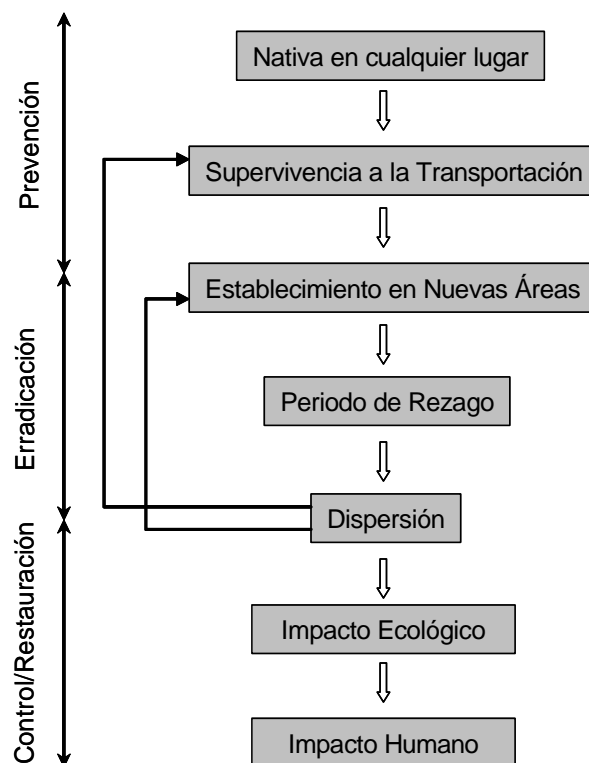


Figura 1. Etapas del proceso de invasión por especies exóticas (Sakai et al. 2001).

Estudios sobre la biología de población de las especies invasoras podrían permitir un enfoque más preciso sobre las características específicas involucradas en la invasividad (Crawley, 1986).

Las etapas necesarias para una introducción exitosa y una invasión subsiguiente incluyen (Sakai et al., 2000; Allendorf y Lundquist, 2003):

- a) introducción de una especie en un hábitat nuevo,
- b) colonización inicial y establecimiento exitoso de una especie, y
- c) dispersión subsiguiente y dispersión secundaria en nuevos hábitats.

Durante todas las etapas existe un gran potencial para que ocurran cambios genéticos a través de deriva o selección.

Introducción de especies exóticas

La mayoría de las introducciones de especies no-nativas a gran distancia a nuevas áreas son resultado directo o indirecto de actividades humanas. Asimismo, los factores sociales y económicos son a menudo tan críticos como los factores biológicos en la introducción de especies exóticas. Existen plantas exóticas que han sido introducidas deliberadamente como forraje, fibra, medicinas u ornamento, para control de la erosión y plantaciones de madera (Baker, 1974, 1986). La fuente de introducciones accidentales incluye el balaustre de barcos (Ruiz et al., 2000), semillas para cosecha impuras, adherencia a animales domésticos y el suelo que se encuentra alrededor de las raíces en viveros (Baker, 1986). Los animales exóticos son a menudo introducidos de manera deliberada en el comercio de mascotas. Actividades como la agricultura también facilita la invasión, cuando las plagas en agro-sistemas son expuestas a prácticas agrícolas por muchas generaciones, resultando en la selección de características que las hacen persistentes y nocivas (Sakai et al., 2001).

Características iniciales de la colonización y el establecimiento exitoso de especies invasoras

La colonización de nuevos hábitats requiere que los primeros arribos inicien nuevas poblaciones. Especies en las cuales individuos aislados pueden auto-fertilizarse son generalmente buenos colonialistas. La auto-fertilidad es especialmente común en plantas, pero algunas hembras de insectos y vertebrados pueden almacenar esperma y también colonizarían a partir de una sola introducción (Simberloff, 1989; Whittier y Limpus, 1996).

Después de la colonización inicial exitosa, la siguiente etapa de invasión está caracterizada por el establecimiento de una población viable y auto-sostenible. El establecimiento en una comunidad natural puede requerir de distintas características a las necesarias para la entrada a un hábitat modificado por el hombre (Horvitz et al., 1998). Además, elementos esenciales para el establecimiento pueden no ser consistentes a lo largo de los taxa. Por ejemplo, en un estudio de insectos introducidos como agentes de control biológico se encontró que aquellas especies con las tasas de crecimiento intrínsecas más altas tenían una mayor probabilidad de establecerse exitosamente (Crawley, 1986). Dichos insectos presentaban de manera típica otras características tipo estrategia *r*, incluyendo un menor tamaño y tiempo más rápido de maduración, lo que resulta en varias generaciones por estación (Crawley, 1986). En contraste, cuando se examinaron el patrón combinado de invertebrados y vertebrados, se encontró una relación positiva entre tamaño corporal medio y probabilidad de establecimiento.

Rejmanek y Richardson (1996) encontraron que las especies invasoras de pinos tenían una masa de semilla menor, un periodo juvenil más corto, e intervalos más cortos entre cosechas de semillas. Los datos de pinos invasores fueron consistentes con los insectos y aves. En general, el menor tamaño de la semilla estaba correlacionado con una mayor producción de semillas, un crecimiento individual más rápido y la ausencia de requerimientos especiales para la germinación (Baker, 1965). En contraste, Forcella (1985) encontró que las especies de maleza agrícola con semillas más pesadas experimentaron tasas de germinación más rápidas y fueron mejores invasores que aquellas especies con semillas más pequeñas.

La habilidad competitiva es otro atributo que puede conferir de una ventaja a las especies invasoras durante el periodo de establecimiento. Muchos estudios han documentado que aquellos invasores que muestran una mayor habilidad para explotar los recursos locales en comparación con los residentes nativos (Melgoza et al., 1990; Petren y Case, 1996; Byers, 2000) o en comparación con especies introducidas no-invasoras. Las interacciones entre el invasor y la comunidad invadida pueden ser particularmente importantes. Las diferencias entre las especies en competencia dentro del nuevo rango pueden influir en el éxito y habilidad de dominación del invasor en una comunidad. Por ejemplo, *Centaurea diffusa*, una maleza nociva invasora en Norteamérica, tiene efectos negativos más fuertes en la producción de biomasa para los pastos norteamericanos, que para los pastos en sus comunidades nativas euroasiáticas (Callaway y Aschenhoug, 2000). La diferencia parece residir en la alelopatía: las plantas en su rango hogareño responden mejor que aquellas en el rango introducido al competir con *Centaurea* en la presencia de sus exudados radiculares.

La teoría de historia natural predice una correlación negativa entre tasas reproductivas más rápidas y la habilidad competitiva (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970; MacArthur, 1972), pero esto puede no existir en todas las especies invasoras. Por ejemplo, se ha encontrado que la especie de humedal invasora *Lythrum salicaria* tiene una muy alta fecundidad pero también es capaz de suprimir la biomasa de tres especies indicadoras del humedal cuando crecen en competencia.

Otra explicación para el éxito de las especies invasoras al competir con las especies nativas es la ausencia de enemigos, permitiéndoles crecer y reproducirse sin dicho regulador de la población (Allendorf y Lundquist, 2003). Por otro lado, Siemann y Rogers (2001) encontraron que la especie de árbol invasora *Sapium sebiferum* evolucionó en una habilidad competitiva mayor en su rango introducido, es decir, producía más semillas, pero presentaba hojas con menor calidad e invertía menos recursos en defenderlas.

Además, las adaptaciones locales de poblaciones nativas pueden resultar esenciales sólo durante periodos de condiciones ambientales extremas como tormentas invernales, sequías, o incendios. Por ejemplo, Rieman y Clayton (1997) sugieren que historias naturales complejas de algunas especies de peces (comportamientos migratorios mixtos) son adaptaciones a disturbios periódicos como incendios e inundaciones. Por lo tanto, las especies introducidas pueden ser capaces de ser más exitosas que las nativas en el corto plazo (unas pocas generaciones), debido a que la buena actuación de las especies nativas en el corto plazo está restringida por las adaptaciones a largo plazo que pueden entrar en juego cada 50 o 100 años.

Características que conllevan a la dispersión

Una vez que la colonización y el establecimiento han ocurrido, las especies invasoras pueden diseminarse a partir de una dispersión a gran distancia (dispersión por salto), de fuentes externas (natural o auxiliada por el hombre) y a corta distancia (dispersión difusa) con expansión lateral a la población establecida (Smith et al., 1999; Davis y Thompson, 2000). Los factores que influyen en el número de propágulos, el modo de dispersión y las tasas vitales (nacimientos, muertes) son críticos para la propagación de especies invasoras.

La continua expansión de la población establecida ocurre a menudo debido a excelentes adaptaciones para la dispersión. Las causas de propagación son notablemente consistentes: viento, agua, animales y particularmente las aves, son los agentes dispersores más comunes de las semillas; dichos agentes no sólo mueven las semillas sino que las diseminan en lugares similares, incrementando la posibilidad de supervivencia (Schiffman, 1997). Una buena habilidad de dispersión es también importante en la expansión de rango de especies invasoras de aves (O'CONNOR, 1986) y peces (Moyle, 1986). A pesar de la importancia de esta etapa, ha sido muy difícil la cuantificación del número y distribución de los propágulos involucrados en el establecimiento y diseminación. El conocimiento de la biología de invasores potenciales, en especial de sus características de dispersión, es importante para el desarrollo de medidas de prevención para su expansión, lo cual es a menudo más fácil que controlar grandes poblaciones establecidas (Goodell et al., 2000).

La genética y el potencial evolutivo de las especies invasoras

Los procesos evolutivos y genéticos pueden ser factores clave para determinar si una especie invasora se establece y esparce. Las especies invasoras ofrecen una excelente oportunidad para estudiar la evolución rápida, y algunos de los ejemplos mejor documentados de dicho fenómeno han surgido de especies invasoras (Ellstrand y Schierenbeck, 2000; Quinn et al., 2000). Muchos de los mejores ejemplos de selección rápida direccional en las interacciones de especies, involucran a invasoras o nativas interactuando con invasoras (Thompson, 1998). Las especies invasoras pueden evolucionar durante el establecimiento inicial y durante la subsiguiente expansión de rango, especialmente en respuesta a presiones selectivas generadas por el nuevo ambiente. La hibridación, tanto inter-específica como entre poblaciones previamente aisladas de la misma especie, pueden ser un importante estímulo para la evolución de la invasividad (Ellstrand y Schierenbeck, 2000). También se considera a la endogamia como otro estímulo importante (Tsutsui et al., 2000).

En la biología evolutiva, es un principio fundamental que la tasa de cambio como respuesta a la selección natural, es proporcional a la cantidad de variación genética adicionada presente (Fisher, 1930). Por lo tanto, el estudio de la variación genética puede ayudar a predecir el potencial de poblaciones de especies invasoras para evolucionar como respuesta a prácticas de manejo, como por ejemplo, la evolución de la resistencia a herbicidas o agentes de control biológico (Barrett, 1992; Van Driesche y Bellows, 1996).

En síntesis, Allendorf y Lundquist (2003) consideran que los principios genéticos que pueden ayudar a determinar el grado de invasividad de una especie no-nativa son:

- a) deriva genética y los efectos de poblaciones pequeñas
- b) flujo genético e hibridación
- c) selección natural y adaptación

Procesos genéticos durante la colonización

Los eventos genéticos durante esta etapa involucran un cuello de botella poblacional debido a que el número de colonizadores iniciales es a menudo pequeño. La deriva genética durante la colonización puede conllevar una variación genética reducida en la población recientemente establecida. Este efecto será especialmente fuerte cuando todos los colonos provengan de la misma población fuente. Por lo tanto, una población recientemente establecida presenta una mayor probabilidad de ser genéticamente menos diversa que la población a partir de la cual se deriva (Barrett y Kohn, 1991). Por ejemplo, las poblaciones introducidas de hormigas argentinas son menos diversas genéticamente que las poblaciones nativas (Tsutsui et al., 2000).

La diversidad genética reducida puede tener dos consecuencias. Primero, la depresión endogámica puede limitar el crecimiento de la población y disminuir la probabilidad de que la población persista (Ellstrand y Elam, 1993; Newman y Pilson, 1997; Nieminen et al., 2001). Los efectos de una diversidad genética reducida serán especialmente fuertes si la población permanece pequeña por un cierto número de generaciones. Segundo, la diversidad genética reducida limitará la habilidad de la población para evolucionar. Una especie invasora puede estar pre-adaptada a ciertos aspectos de su nuevo ambiente, pero otros serán nuevos. Aunque cierto grado de pre-adaptación es necesariamente un pre-requisito para una invasión exitosa, puede ser que la evolución adaptativa que sigue a la colonización sea igualmente importante.

Tiempos de rezago

Una característica común de las invasiones es un tiempo de rezago entre la colonización inicial y el comienzo de un rápido crecimiento poblacional y expansión de rango (Kowarik, 1995). Este tiempo de rezago es a menudo interpretado como un fenómeno ecológico (la fase de rezago en una curva de crecimiento exponencial). Los tiempos de rezago también son esperados, si el cambio evolutivo es una parte importante del proceso de colonización. Este proceso puede incluir la evolución de adaptaciones a un nuevo hábitat, la evolución de características invasoras o la purga de la carga genética responsable de la depresión endogámica. Parece posible que en muchos casos existen impedimentos genéticos para el éxito de invasión, y los tiempos de rezago en invasiones exitosas pueden ser resultado del tiempo requerido para que la evolución adaptativa sobrelleve dichas trabas genéticas (Ellstrand y Schierenbeck 2000; Mack et al., 2000).

A menudo, múltiples introducciones son correlacionadas con un eventual éxito de establecimiento e invasividad de especies no-nativas (Barrett y Husband, 1990). De hecho, las aves invasoras más exitosas de Norteamérica, *Sturnus vulgaris* y *Passer domesticus*, se volvieron invasoras, sólo después de repetidas introducciones (Ehrlich, 1989). La migración puede ser crítica no sólo como una fuente de continua presión de propagación, pero también como una importante fuente de variación genética para la población colonizadora, si invasiones múltiples proveen de la diversidad genética necesaria para la evolución adaptativa. Las introducciones múltiples pueden crear poblaciones invasoras que son mucho más diversas genéticamente que

cualquier fuente poblacional única, cuando la especie invasora es altamente estructurada en su rango nativo. Poblaciones colonizadoras diferentes de la misma especie son probablemente genéticamente divergentes con distintos niveles de variación genética y por lo tanto con diferentes capacidades para promover invasividad. Las características que la promueven pueden evolucionar en algunas poblaciones pero no en otras. El flujo genético entre poblaciones puede resultar en la dispersión de genotipos invasores. Alternativamente, el flujo genético entre poblaciones que desplazan alelos localmente benéficos puede prevenir la evolución de la invasividad (Kirkpatrick y Barton, 1997)



Sturnus vulgaris



Passer domesticus

Expansión de rango

Desde una perspectiva de conservación, existen dos elementos problemáticos de las especies invasoras: poblaciones locales densas y una expansión de rango rápida una vez que se han establecido. Algunas de las restricciones genéticas que pueden influenciar la colonización inicial también pueden hacerlo con la tasa de dispersión. Por ejemplo, la dispersión desde un punto de colonización inicial significará que la especie invasora puede encontrar regímenes selectivos novedosos. La tasa de expansión de rango, y eventualmente el límite de las especies, será influenciado por la habilidad de los individuos para sobrevivir y reproducirse en el nuevo rango (Crawley, 1986; Hengeveld, 1990). Estas cuestiones acerca de la interacción del ambiente y los cambios genéticos pueden volverse cada vez más importantes con el cambio climático global (Stachowicz et al., 2002).

La evolución de la adaptación local requiere variación genética. Una expansión de rango rápida sugiere que la especie es altamente dispersora, y altas tasas de dispersión se espera que traigan una gran cantidad de flujo genético (Barrett y Husband, 1990; Badii et al., 2002). Mientras que altas tasas de flujo genético ayudarían a traer diversidad genética a los límites de distribución de la especie, también pueden actuar como restricción de la adaptación a condiciones locales. De hecho, el flujo genético puede ser un límite a la expansión de rango (Hoffman y Blow, 1994; Holt, 1996, 1997).

Los marcadores moleculares (DNA, proteínas) pueden utilizarse para medir la cantidad de diversidad genética en la población invasora. Dichos marcadores moleculares pueden proveer una indicación de la cantidad de variación genética perdida durante el cuello de botella o proveer

evidencia de fuentes múltiples de la población. Diversos trabajos de este tipo ya se han realizado con especies invasoras (Schierenbeck et al., 1995, Tsuitsui et al., 2000). Una evaluación de la variación genética a nivel molecular de poblaciones invasoras puede también permitir la identificación de la población o poblaciones fuente (Jousson et al., 2000).

Aunque mucha información puede obtenerse a partir de marcadores moleculares, la caracterización de la variación genética controlando aquellos atributos de historia natural más directamente relacionados con el establecimiento y dispersión, son también críticos. Dichos atributos se encuentran posiblemente bajo un control poligénico con interacciones fuertes entre el genotipo y el ambiente, de manera que no pueden ser analizados directamente con marcadores moleculares (Sakai et al., 2000)

La susceptibilidad de las comunidades a la invasión: factores ecológicos y genéticos

Las comunidades difieren en su susceptibilidad a las invasiones así como en las respuestas evolutivas y ecológicas a las mismas. Dentro de las comunidades, la invasividad es determinada por las propiedades de las especies invasoras, las nativas y la comunidad (Sakai et al., 2000). Una especie puede ser invasora, ya sea porque comparte características con las especies nativas, o porque posee atributos diferentes, de manera que puede ocupar “nichos vacíos” (Mack, 1996; Levine y D’Antonio, 1999).

Altos niveles actuales de disturbio dentro de las comunidades pueden incrementar su invasividad (Horvitz et al., 1998), pero estudios recientes han indicado que la escala espacial del disturbio y la diversidad de especies local son tan importantes como el grado de disturbio a la hora de comprender la invasividad (Levine, 2000). El disturbio antropogénico de las comunidades naturales puede haber ampliado el rango de características que conducen hacia una colonización exitosa y por lo tanto a un incremento de la frecuencia de invasión en las comunidades existentes (Vitousek et al., 1996).

La composición de las especies, los grupos funcionales presentes en la comunidad, la estructura trófica, y la fuerza de las interacciones entre los niveles tróficos, son factores que pueden interactuar de maneras que amortigüen contra la invasión a algunas comunidades más que a otras. La resistencia a la invasión puede ser incrementada en comunidades ricas en especies o con grupos funcionales diversos (Tilman, 1997; Lavorel et al., 1999), sin embargo estudios empíricos son mixtos en sus soportes (Levine y D’Antonio, 1999).

Interacciones entre especies y la resistencia de invasión de las comunidades

Las interacciones entre las especies pueden tener un efecto adverso en la demografía de las especies invasoras y prevenir que se establezcan en una comunidad. La competencia puede interactuar con niveles de recursos para afectar la invasividad (Badii et al., 1999). Tilman (1997, 1999) sugirió que niveles disminuidos de recursos pueden prevenir invasiones de especies exóticas, si el nivel de recursos cae por debajo del umbral requerido por la especie invasora. La reducción de las interacciones inter-específicas puede también explicar porque las especies exóticas a menudo florecen en hábitats nuevos y se vuelven plagas. Si los depredadores o patógenos de la especie invasora están ausentes en la nueva comunidad, un crecimiento

poblacional rápido puede ocurrir. Sin dichas interacciones negativas, las especies invasoras pueden tener más recursos disponibles, de manera que pueden incrementar sus habilidades competitivas y su habilidad para invadir (Blossey y Notzold, 1995; Tilman, 1999).

Las especies nativas pueden también declinar en relación a las invasoras debido a que son más susceptibles a parásitos o patógenos. En Sudáfrica, la especie nativa *Perna perna* era más susceptible a los tremátodos digénicos que la especie invasora *Mytilus galloprovincialis*. El efecto combinado de los tremátodos le dio a la especie invasora un margen competitivo sobre la nativa (Calvo-Ugarteburu y McQuaid, 1998). Ocasionalmente la resistencia a la invasión de la comunidad es incrementada cuando los depredadores nativos son capaces de consumir las especies exóticas y disminuir su supervivencia (Jaksic, 1998). Por ejemplo, la especie nativa *Pteropurpura festiva* en la Bahía de San Diego, California, ha diezmando las poblaciones de una especie introducida *Musculista senhousia* debido que la prefiere sobre la abundante presa natural *Chione undatella*. De esta manera, la depredación ha contribuido significativamente a la resistencia de invasión en este sistema (Reusch, 1998).



Pteropurpura festiva

Musculista senhousia

Chione undatella

Los mutualismos pueden facilitar la invasión o contribuir a la resistencia de invasión (Richardson et al. 2000). Por ejemplo, la ausencia de hongos ectomicorrizas, que son distribuidos por una especie de musaraña (*Clethrionomys gapperi*), limita la invasión de las coníferas a las praderas (Terwilliger y Pastor, 1999). Una baja frecuencia de visitas por polinizadores a una especie exótica *Cytisus scoparius* vuelve más lenta la expansión de este arbusto (Parker, 1997). En contraste, la invasión de malezas exóticas dentro de la pradera costera de California es facilitada por el arbusto fijador de nitrógeno nativo *Lupinus arboreus* debido a su mutualismo con *Rhizobium* (Maron y Connors, 1996).

La estructura genética de las poblaciones y la invasión de las comunidades

Las interacciones entre especies contribuyen a la relación entre diversidad, red alimenticia, conectividad y estabilidad en las comunidades, y por lo tanto afectando la susceptibilidad de las mismas a la invasión (Sakai et al., 2000). Las interacciones mismas pueden evolucionar en respuesta a especies introducidas (Thompson, 1998, 1999). Cambios de hospedero evolutivos por especies nativas pueden ocurrir en respuesta a la introducción de especies exóticas (Thompson, 1993). Al forjar uniones adicionales entre los niveles tróficos, las modificaciones evolutivas de

las interacciones de especies después de la invasión pueden mejorar la estabilidad y resistencia de la comunidad a una futura invasión. De manera alternativa, las modificaciones evolutivas post-invasión de las especies nativas pueden interrumpir la estabilidad de la comunidad, haciendo de estas comunidades aún más susceptibles a la invasión. En un muestreo de especies invasoras de plantas en Florida, Gordon (1998) encontró que las especies invasoras frecuentemente modificaron la disponibilidad de recursos y las interacciones competitivas, lo que implica que las presiones selectivas sobre las especies nativas pueden estar alteradas.

La introducción de depredadores exóticos puede resultar en la evolución de respuestas novedosas anti-depredador en las poblaciones de presas nativas, lo que puede tener consecuencias de mayor alcance para la comunidad. Por ejemplo, *Salmo trutta* en el Río Taieri de Nueva Zelanda ha desplazado a los peces nativos, reducido la abundancia de invertebrados y aparentemente ha resultado en la evolución de comportamientos anti-depredador en dichos invertebrados (Townsend, 1996). Esta evolución parece que ha sido responsable de un incremento general de la biomasa de algas (Townsend, 1996). Cambios evolutivos similares en el comportamiento puede facilitar las invasiones de otras especies.

Las comunidades también pueden ser más susceptibles a la invasión cuando las oportunidades de hibridación entre especies nativas e invasoras están presentes (Levin et al., 1996). La extinción por hibridación (vía asimilación genética o depresión reproductiva) (Ellstrand y Elam, 1993) puede ocurrir rápidamente (Huxel, 1999; Perry et al., 2001) y puede conducir a la pérdida de diversidad dentro de la comunidad. La hibridación puede también introducir genes de especies nativas en las invasoras y de esta manera incrementar la adaptabilidad de la especie invasora al nuevo ambiente (Ellstrand y Schierenbeck, 2000).

Conclusiones

El concepto de las especies invasivas con consecuencias desastrosas para el medio ambiente ha tomado su lugar legítimo en la agenda ambiental como uno de los elementos serios que requiere atención ya que ocasiona alteraciones negativas muy fuertes en el aspecto de la conservación de los recursos bióticos y el desequilibrio ecológico y consecuentemente, origina una amenaza seria a la sustentabilidad y el desarrollo sustentable. La invasión puede ser tanto natural como por el papel del hombre. Factores de viento, el agua, el rápido transporte moderno, y la foresía (utilizar vehículos bióticos como por ejemplo, aves, murciélagos, insectos, polen y otros elementos, para transportarse de un sitio al otro) han movilizado y transportado especies con estrategia de tipo “r” y también de tipo “k” y “a” a sitios nuevos con consecuente desplazamiento de las especies indígenas. Uno de las prácticas comunes en el sector agrícola para el combate de las plagas a partir de 1889 ha sido la introducción de los enemigos naturales, es decir, los depredadores, los parasitoides y los patógenos, y después los herbívoros como agentes naturales para el control biológico de las plagas en diferentes agro-ecosistemas del mundo (Badii et al. 2000). Sin embargo, a partir de 1989, prácticamente un siglo después, los investigadores notaron el probable efecto nocivo de estas introducciones en los nuevos ambientes. En algunas ocasiones, y debemos aclarar que por falta de realizar estudios serios con rigor científico, estas introducciones han ocasionado la destrucción de la fauna nativa a través del desplazamiento de las especies indígenas por las introducidas, y como resultado, el desequilibrio ecológico y por ende una alteración en el balance de las fuerzas bióticas que parcialmente son responsables de la

sustentabilidad. Debemos mencionar de manera formal que el control biológico clásico (la introducción de los enemigos naturales de un sitio al otro para regular la población de especie plaga en el sitio de la introducción) no es nocivo siempre y cuando se analizan científicamente, las interrelaciones probables entre el enemigo natural y las especies residentes del sitio nuevo. De hecho el control biológico forma la columna vertebral para el manejo integral de las plagas y esta compatible con el desarrollo sustentable.

Referencias

- Allendorf, F. W. & L. L. Lundquist. 2003. Population Biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology* 17(1): 24-30.
- Badii, M. H. & I. Ruvalcaba. 2006. Fragmentación del hábitat: el primer jinete del Apocalipsis. *Calidad Ambiental* 11(3): 8-13.
- Badii, M. H.; A. E. Flores & L. J. Galán (eds.). 2000. *Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico*. Monterrey, UANL.
- Badii, M. H.; A. E. Flores; R. Foroughbakhch & H. Quiróz. 1997. Bases teóricas de conservación biológica. *Calidad Ambiental* 3(12): 10-13.
- Badii, M. H.; A. E. Flores; H. Quiróz & R. Foroughbakhch. 1999. Metapoblación: teoría y aplicación. *Ciencia UANL* 2(2): 133-140.
- Badii, M. H.; A. E. Flores; G. Ponce; R. Foroughbakhch & H. Quiróz. 2002. Patrones y estrategias de selección de hábitat. *Calidad Ambiental* 7(2): 18-21.
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In *The Genetics of Colonizing Species*. Pp. 147-169. In: H. G. Baker & G. L. Stebbins (eds.). Academic. 588 pp. N. Y.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 5: 1-24.
- Baker, H. G. 1986. Patterns of plant invasion in North America. Pp. 44-57. In: H. A. Mooney & J. A. Drake (eds.). 1986. *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag. N. Y.
- Barrett, S. C. H. 1992. Genetics of weed invasions. Pp. 91-119. In: S. K. Jain & L. W. Botsford (eds.). 1992. *Applied Population Biology*. SPB Academic. Amsterdam.
- Barrett, S. C. H. & J. R. Kohn. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. Pp. 3-30. In: D. A. Falk & K. E. Holsinger (eds.). 1991. *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Wiley. N. Y.
- Barrett, S. C. H. & B. C. Husband. 1990. The genetics of plant migration and colonization. In *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*, ed. AHD Brown, MT Clegg, AL Kahler, BS Weir, Sunderland, MA: Sinauer. pp. 254-277.
- Blossey, B & R. Notzold. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J. Ecol.* 83: 887-889.
- Byers, J. E. 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* 81(5): 1225-39.
- Callaway, R. M. & E. T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Calvo-Ugarteburu G y C. D. McQuaid. 1998. Parasitism and invasive species: effects of digenetic trematodes on mussels. *Mar. Ecol. Program Ser.* 169: 149-163.
- Comisión para la Cooperación Ambiental de Norteamérica (CCA). 2001 *Prevención de la Introducción y Propagación de Especies Invasoras Acuáticas en América del Norte: Actividades del Taller, 28 al 30 de Marzo 2001*. 81 pp.
- Crawley, M. J. 1986. The population biology of invaders. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 314: 711-729.
- Daehler, C. C. 1998. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biol. Conserv.* 84: 167-180.
- Davis, M. A. & K. Thompson. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 81: 226-230.
- Diamond, J. 1984. Historic extinctions: A rosetta stone for understanding prehistoric extinctions. Pp. 73-97. In: P. S. Martin & F. Klein (eds.). 1984. *Quaternary Extinctions: a Prehistoric Revolution*. University of Arizona Press. Tucson.

- Ehrlich, P. R. 1989. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. En: Drake JA, Mooney HA, DiCasti HA, Groves HA, & Kruger FJ, eds. 1989. *Biological Invasion: a Global Perspective*. New York: Wiley & Sons. pp. 315-328.
- Ellstrand, N. C. & D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- Ellstrand, N. C. & K. A. Schierenbeck. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 7043-7050.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon. 272 pp.
- Forcella, F. 1985. Final distribution is related to rate of spread in alien weeds. *Weed Res.* 25: 181-191.
- Goodell, K.; I. M. Parker & G. S. Gilbert. 2000. Biological impacts of species invasions: implications for policy makers. En: *Incorporating Science, Economics, and Sociology in Developing Sanitary and Phytosanitary Standards in International Trade*, ed. Natl. Res. Council. US, pp. 87-117.
- Gordon, D. R. 1998. Effects of invasive, nonindigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecol. Appl.* 8: 975-989.
- Hengeveld, R. 1990. *Dynamic Biogeography*. London: Cambridge Univ. Press. 249 pp.
- Hoffmann, A. A. & M. W. Blows. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends Ecol. Evol.* 9: 223-227.
- Holt, R. D & R. Gomulkiewicz. 1997. How does immigration influence local adaptation? A reexamination of a familiar paradigm. *Am. Nat.* 149: 563-572.
- Holt, R. D. 1996. Demographic constraints in evolution: toward unifying ecological theories of senescence and niche conservatism. *Evol. Ecol.* 10: 1-11.
- Horvitz, C.; J. Pascarella; S. McMann; A. Freedman & R. H. Hofsetter. 1998. Functional roles of invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood. *Ecol. Appl.* 8: 947-974.
- Huxel, G. R. 1999. Rapid displacement of native species by invasive species: effects of hybridization. *Biol. Conserv.* 89: 143-152.
- Jaksic, F. M. 1998. Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodivers. Conserv.* 7: 1427-1445.
- Jousson, O; J. Pawlowski; L. Zaninetti; F. W. Zechman & F. Dini. 2000. Invasive alga reaches California. *Nature* 408: 157-158.
- Kirkpatrick, M. & N. H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *Am. Nat.* 150: 1-23.
- Kolar, C. & D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16: 199-204.
- Kowarik, I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. Pp. 15-38. In: P. Pyšek; K. Prach; M. Rejmanek & M. Wade (eds.). *Plant Invasions-General Aspects and Special Problems*. SPB Academic. Amsterdam.
- Lavelle, S.; A. H. Priur-Richard & K. Grigulis. 1999. Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Divers. Distrib.* 5: 41-49.
- Levin, D. A.; J. Francisco-Ortega & R. K. Jansen. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conserv. Biol.* 10: 10-16.
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852-854.
- Levine, J. M. & C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Lodge, D. M. 1993. Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat change. Pp. 367-387. In: *Biotic Interactions and Global Change*, P. M. Kareiva; J. G. Kingsolver & R. B. Huey (eds.). 1993. University of Chicago Press. Chicago.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. New York: Harper & Row. 269 pp.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 203 pp.
- Mack, R. N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biol. Conserv.* 78: 107-121.
- Mack, R.N.; D. Simberloff; W. M. Lonsdale; H. Evans; M. Clout & F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Applic.* 10: 689-710.
- Maron, J. L. & P.G. Connors. 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia* 105: 302-312.
- Melgoza, G.; R. S. Nowak & R. J. Tausch. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. *Oecologia* 83: 7-13.

- Moyle, P. B. 1986. Fish introductions into North America: patterns and ecological impact. Pp. 27-43. In: H. A. Mooney & J. A. Drake (eds.). 1986. Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag. N. Y.
- Newman, D. & D. Pilson. 1997. Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution* 51: 354-362.
- Newsome, A.E. & I. R. Noble. 1986. Ecological and physiological characters of invading species. Pp. 1-20. In: R. H. Groves y J. J. Burdon (eds.). 1986. Ecology of Biological Invasions. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Nieminen, M.; M. C. Singer; W. Fortelius; K. Schops & I. Hanski. 2001. Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *Am. Nat.* 157: 237-244.
- O'Connor, R. J. 1986. Biological characteristics of invaders among bird species in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 314: 583-598.
- Parker, I. M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius*, an invasive exotic shrub. *Ecology* 78:1457-1470.
- Petren, K. & T. J. Case. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77: 118-132.
- Perry, W. L.; J. L. Feder & D. M. Lodge. 2001. Hybrid zone dynamics and species replacement between *Orconectes* crayfishes in a northern Wisconsin lake. *Evolution* 55: 1153-1166.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Pimentel, D.; L. Lach; R. Zuniga & D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-65.
- Pyšek, P.; K. Prach; M. Rejmanek & M. Wade (eds). 1995a. *Plant Invasions-General Aspects and Special Problems*. SPB Academic. 263 pp. Amsterdam.
- Pyšek, P.; K. Prach & P. Smilauer. 1995b. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. Pp. 39-60. In: P. Pyšek; K. Prach; M. Rejmanek & M. Wade (eds.). *Plant Invasions-General Aspects and Special Problems*. SPB Academic. Amsterdam.
- Quinn, T. P.; M. J. Unwin & M. T. Kinnison. 2000. Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced chinook salmon populations. *Evolution* 54: 1372-1385.
- Reichard, S. H. & C. W. Hamilton. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conserv. Biol.* 11: 193-203
- Rejmanek, M. 1995. What makes a species invasive? Pp. 3-13. In: P. Pyšek; K. Prach; M. Rejmanek & M. Wade (eds.). *Plant Invasions-General Aspects and Special Problems*. SPB Academic. Amsterdam.
- Rejmanek, M. & D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Reusch, T. B. H. 1998. Native predators contribute to invasion resistance to the nonindigenous bivalve *Musculista senhousia* in southern California. *Mar. Ecol. Program Ser.* 170: 159-168.
- Richardson, D. M.; N. Allsopp; C. M. D'Antonio; S. J. Milton & M. Rejmanek. 2000. Plant invasions: the role of mutualisms. *Biol. Rev.* 75: 65-93.
- Rieman, B. & J. Clayton. 1997. Wildlife and native fish: issues of forest health and conservation of sensitive species. *Fisheries* 22(11): 6-15.
- Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. Pp. 335-352. In: F. di Castri; A. J. Hansen & M. Deussche. (eds.). 1990. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Wiley, N. Y.
- Ruiz, G. M.; T. K. Rawlings; F. C. Dobbs; L. A. Drake & T. Mulladay. 2000. Global spread of microorganisms by ships. *Nature* 408: 49-50.
- Sakai, A. N.; F. W. Allendorf; J. S. Holt; D. M. Lodge; J. Molofsky; K. A. With; S. Baughman; R. J. Cabin; J. E. Cohen; N. C. Ellstrand; D. E. McCauley; P. O'Neil; I. M. Parker; J. N. Thompson & S. G. Weller. 2000. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Schierenbeck, K. A.; J. L. Mamrick & R. N. Mack. 1995. Comparison of allozyme variability in a native and an introduced species of *Lonicera*. *Heredity* 75: 1-9
- Schiffman, P. M. 1997. Animal-mediated dispersal and disturbance: driving forces behind alien plant naturalization. Pp. 87-94. In: J. O. Luken & J. W. Thieret (eds.). 1997. *Assessment and Management of Plant Invasions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Siemann, E. & R. W. Rogers. 2001. Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters* 4: 514-518.
- Simberloff, D. 1989. Which insect introductions succeed and which fail? Pp. 61-76. In : J. A. Drake; H. A. Money; H. A. DiCastri; H. A. Groves; y F. J. Kruger (eds.). 1989. *Biological Invasion: a Global Perspective*. Wiley & Sons. 166 pp. N. Y.

- Smith, H. A.; W. S. Johnson & J. S. Shonkwiler. 1999. The implications of variable or constant expansion rates in invasive weed infestations. *Weed Sci.* 47: 62-66.
- Stachowicz, J. J.; J. R. Terwin; R. B. Whitlatch & R. W. Osman. 2002. Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 99(24): 15497-15500.
- Thompson, J. N. 1993. Oviposition preference and the origins of geographic variation in specialization in swallowtail butterflies. *Evolution* 47: 1585-1594.
- Thompson, J. N. 1998. Rapid evolution as an ecological process. *Trends Ecol. Evol.* 13: 329-332.
- Thompson, J. N. 1999. The evolution of species interactions. *Science* 284: 2116-2118.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78:81-92.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Townsend, C. R. 1996. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand. *Biol. Conserv.* 78: 13-22.
- Tsutsui, N. D.; A. V. Suarez; D. A. Holway & T. J. Case. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 5948-5953.
- Unión Mundial para la Naturaleza (UICN). 1999. Cuarta Reunión del Órgano Subsidiario de Asesoramiento Científico, Técnico y Tecnológico. *Especies Invasoras. Recomendaciones.* 6 pp.
- Van Driesche, R. G. & T. S. Bellows Jr. 1996. *Biological Control.* Chapman & Hall. 539 pp. N. Y.
- Vitousek, P. M.; C. M. D'Antonio; L. L. Loope & R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.* 84: 218-228.
- Walter, B. & W. Steffen. 1997. An overview of the implications of global change and manager terrestrial ecosystems. *Conservation Biology* 1(2): <http://www.ecologyandsociety.org/vol1/iss2/art2/>.
- Whittier, J. M. & D. Limpus. 1996. Reproductive patterns of a biologically invasive species: the brown tree snake (*Boiga irregularis*) in eastern Australia. *J. Zool.* 238: 591-597.
- Williamson, M. & K. Brown. 1986. The analysis and modeling of British invasions. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 314: 505-522.

***Acerca de los autores**

El Dr. Mohammad Badii es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás, N. L., México, 66450. mhbadii@yahoo.com.mx.

El Dr. J. Landeros es Profesor e Investigador de la UAAAN, Saltillo, Coah.