

Claves del éxito de las especies invasoras

Daniel Sol

CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals)
CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

Los ecólogos se preguntan desde hace tiempo qué hace que una especie sea buena invasora. La cuestión es importante no solo para entender mejor cómo los animales responden a los cambios ambientales, un tema de actualidad por la creciente pérdida de biodiversidad asociada a la destrucción del entorno, sino también para ayudar a identificar y evitar situaciones en las que es alto el riesgo de que una especie se establezca y cause impacto ecológico cuando se introduce en una nueva región. En los últimos años los ecólogos han dedicado mucho esfuerzo a esclarecer el tema, y actualmente empezamos a entender qué es lo que hace que una especie sea buena invasora.

El éxito de las especies invasoras es en cierto modo paradójico: ¿Cómo es posible que organismos que provienen de regiones distantes y que han tenido pocas oportunidades de adaptarse al nuevo ambiente no solo sean capaces de establecerse sino que pueden incluso llegar a ser más abundantes que muchas especies nativas? Esto es menos paradójico, sin embargo, cuando tenemos en cuenta que solo una pequeña fracción de las especies introducidas llegan a ser invasoras. Aun así, el éxito de estas especies invasoras requiere explicación.

CAUSAS DEL ÉXITO INVASOR

Una especie introducida solo se puede establecer en el nuevo entorno si los individuos son capaces de reproducirse a un ritmo mayor del que mueren, un escenario indispensable para que la población aumente en número (Fig. 1). Esto depende a su vez de que el organismo encuentre un nicho ecológico adecuado en el nuevo entorno, es decir, condiciones climáticas que el organismo pueda tolerar, recursos que no estén monopolizados por las especies nativas, y una presión de enemigos (depredadores, parásitos y patógenos) que no sea muy intensa. Para un invasor, la falta de un nicho apropiado es quizás la ruta más obvia hacia la extinción.

En función de las características de la especie exótica y las del ambiente receptor, hay cuatro maneras principales en que los organismos exóticos pueden adquirir un nicho en un nuevo entorno. En primer lugar, si la competencia por los recursos es intensa y la adversidad ambiental es baja, entonces el éxito del invasor se basa en ser competitivamente superior a las especies nativas con nichos similares. En segundo lugar, si la competencia en la comunidad invadida es baja y la adversidad ambiental es grande



(por ejemplo porque hay muchos depredadores o porque la temperatura en invierno es muy baja), entonces el invasor solo puede tener éxito si cuenta con las adaptaciones necesarias para sobrevivir y reproducirse en el nuevo ambiente. En tercer lugar, si las condiciones de competencia y ambientales son adversas, entonces no hay necesidad de invocar adaptaciones para entender el éxito; este puede ser entendido por procesos neutros en que las adaptaciones de las especies juegan un papel menor. Por último, si tanto la adversidad competitiva como la ambiental son

importantes, entonces el invasor necesita la combinación improbable de alta capacidad competitiva y adaptaciones adecuadas a un entorno exigente.

Aunque no existen evidencias concluyentes de la importancia relativa de cada uno de estos mecanismos, los pocos estudios existentes hasta la fecha tienden a apoyar el segundo escenario, en el que el éxito del organismo depende de ser capaz de encontrar un nicho vacío o poco utilizado por las especies nativas. En las aves, por ejemplo, la mayoría de especies exó-

Los individuos invasores pueden decidir reproducirse solo cuando las condiciones sean favorables.
Foto: Álvaro López.

Una especie introducida solo se puede establecer en el nuevo entorno si los individuos son capaces de reproducirse a un ritmo mayor del que mueren, un escenario indispensable para que la población aumente en número. Esto depende a su vez de que el organismo encuentre un nicho ecológico adecuado en el nuevo entorno, es decir, condiciones climáticas que el organismo pueda tolerar, recursos que no estén monopolizados por las especies nativas, y una presión de enemigos que no sea muy intensa

ticas se concentran principalmente en entornos urbanos o rurales, donde la diversidad y abundancia de especies nativas suele ser baja. Del mismo modo, en las plantas, las especies nativas y exóticas difieren en los entornos que utilizan. En Nueva Zelanda, por ejemplo, las plantas exóticas principalmente se concentran en ambientes que han sido desforestados y reconvertidos en áreas de pastoreo.

Aun cuando muchos invasores estén restringidos a ambientes perturbados por las actividades humanas (es decir, ambientes antropogénicos), la duda que surge es por qué las especies invasoras son capaces de sobrevivir y reproducirse en estos ambientes y la mayoría de especies nativas no. Más aún, la pregunta que nos podemos hacer es: ¿Cómo puede un organismo ser capaz de hacer frente a presiones ambientales a las que nunca o rara vez se ha expuesto previamente? Una posibilidad obvia es que los ambientes de origen e introducción del organismo sean parecidos y que, por tanto, la especie ya posea adaptaciones para persistir en el nuevo entorno. Aunque las especies exóticas generalmente provie-

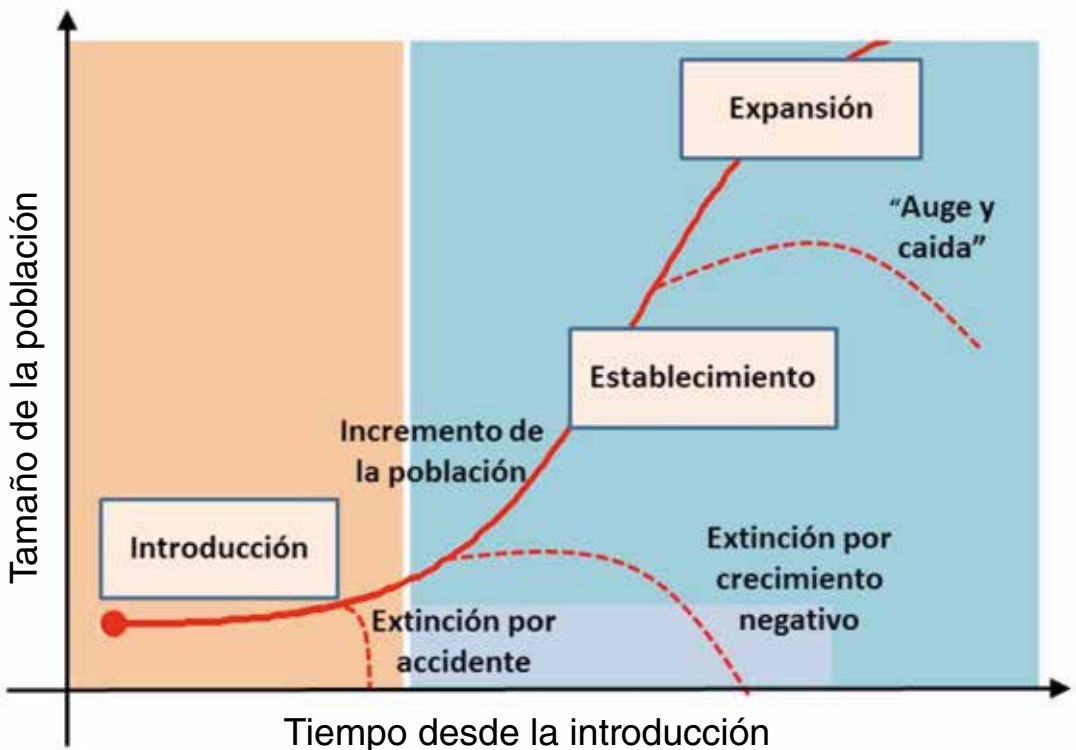


Figura 1. Esquema de las principales fases del proceso de invasión y vías de extinción de poblaciones introducidas. Basado en Sol (en prensa).

nen de regiones distantes, existen razones para esperar cierta similitud entre los ambientes de origen e introducción. Esto es evidente para las introducciones deliberadas ya que los inductores de estas introducciones es probable que liberen las especies exóticas en entornos en los que crean que puedan funcionar mejor. Pero cierta similitud entre ambientes de origen e introducción es esperable incluso en introducciones accidentales. En las aves, por ejemplo, algunas de las especies con mayor éxito de invasión se asocian a ambientes antrópicos. Estando cerca de asentamientos humanos, estas especies están más disponibles para ser transportadas a otros lugares y, cuando son introducidas, es más probable que terminen cerca de asentamientos humanos, a los que ya están adaptados.

Otra explicación para el éxito de las especies invasoras es que el nuevo ambiente, aunque sea diferente del de origen, es poco exigente, por ejemplo porque los recursos son abundantes y los competidores y enemigos son escasos. En tales circunstancias, no se espera que las tasas de supervivencia y reproducción disminuyan sustancialmente por el hecho de que la especie se encuentre en un entorno nuevo, lo que facilita el establecimiento. En ambientes urbanos, por ejemplo, la disponibilidad de alimentos deliberada o accidentalmente proporcionada por los seres humanos y la falta de depredadores especialistas podría haber facilitado el establecimiento de algunas especies exóticas escapadas de cautividad (Fig. 2).



Figura 2. La cotorra de pecho gris (*Myiopsitta monachus*) ejemplifica las características del buen invasor. Esta especie sudamericana es muy común como mascota y el escape de cautividad ha permitido su establecimiento con gran éxito en muchos lugares de Europa y Norteamérica. La especie presenta una elevada plasticidad comportamental y ecológica, y es abundante en hábitats urbanos y rurales (tanto en su área de distribución natural como en la introducida) en donde aprovecha una gran variedad de oportunidades de alimentación y nidificación facilitadas por humanos. Foto: Daniel Sol.

Por último, si las especies exóticas tienen un nicho ecológico amplio, entonces es más probable que puedan encontrar los recursos necesarios y las condiciones climáticas favorables en el nuevo ambiente. Esto debería favorecer su establecimiento. En las aves, las especies que son o bien generalistas en la dieta o en el hábitat son más propensas a establecerse con éxito en nuevas regiones. En acacias australianas y eucaliptos, la invasión está tan estrechamente asociada con la tolerancia ambiental que esta característica por sí sola puede predecir más del 90% de las presencias y ausencias de la especie en lugares fuera de Australia. El generalismo ecológico es probable que sea una característica común de muchas especies exóticas si tenemos en cuenta que las especies generalistas suelen ser más abundantes cerca de los asentamientos humanos que las especialistas y, en consecuencia, se espera que estén más disponibles para ser transportadas e introducidas. Por la misma razón, las comunidades en ambientes antropogénicos están formadas principalmente por generalistas, lo que debería reducir su resistencia biótica.

FACTORES FAVORABLES Y FACTORES ADVERSOS

Sin embargo, cuando el ambiente de introducción es muy distinto del de origen, entonces es probable que los individuos encuentren condiciones adversas en el nuevo ambiente, lo que puede comprometer su supervivencia y reproducción. Es bien conocido, por ejemplo, que algunas plantas y animales se han introducidas en regiones fuera del rango climático que encuentran en su distribución natural. A pesar de ello, a estas especies les va muy bien en el nuevo ambiente. Una propiedad de los organismos que podría resolver esta aparente paradoja es la plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica, que define la capacidad de los organismos para expresar diferentes fenotipos en diferentes contextos, es una adaptación que ayuda a los individuos a sobrevivir cuando

se ha producido un cambio en el entorno. En los animales, una forma de plasticidad que parece particularmente importante es la flexibilidad de comportamiento. A través del aprendizaje, los animales pueden modificar su comportamiento y desarrollar respuestas a muchos de los problemas que puedan surgir en un ambiente nuevo, como la necesidad de cambiar de alimento, evitar nuevos depredadores y encontrar condiciones apropiadas para reproducirse. De hecho, existen evidencias en reptiles, aves y mamíferos (pero no en peces) que las especies con mayor flexibilidad de comportamiento tienen una mayor capacidad de establecerse en nuevas regiones.

Pero incluso si la población tiene las adaptaciones necesarias para sobrevivir y reproducirse en el nuevo ambiente, una población introducida puede extinguirse por mala suerte. Esto se debe a que las poblaciones fundadoras suelen ser pequeñas, lo que las hace muy vulnerables a la extinción por accidente. Por poner un ejemplo, en una población pequeña puede que por azar en un año mueran todos los machos (estocasticidad demográfica), lo que conlleva la imposibilidad de reproducirse y condena la población a la extinción. Además, en una población pequeña los machos y hembras es más difícil que se encuentren para aparearse (efecto Allee) y si se encuentran puede que los individuos no sean reproductivamente compatibles (estocasticidad genética). Teniendo en cuenta todos estos factores, no debería sorprender que el número de individuos introducidos sea el mejor predictor de la probabilidad de establecimiento en plantas y animales. Esto sugiere que los accidentes son otra ruta importante de extinción de especies introducidas (Fig. 1).

Sin embargo, la probabilidad de padecer accidentes no es igual para todas las especies sino que depende de su estrategia vital, es decir, de la forma en que la especie asigna tiempo y energía a la reproducción y a la supervivencia. En general, las especies con historias vi-

Algunas plantas y animales se han introducidas en regiones fuera del rango climático que encuentran en su distribución natural. A pesar de ello, a estas especies les va muy bien en el nuevo ambiente. Una propiedad de los organismos que podría resolver esta aparente paradoja es la plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica, que define la capacidad de los organismos para expresar diferentes fenotipos en diferentes contextos, es una adaptación que ayuda a los individuos a sobrevivir cuando se ha producido un cambio en el entorno

donde procede. La probabilidad que fracase en sus primeros intentos de reproducirse es elevada, no solo porque los individuos están insuficientemente adaptados al nuevo entorno, sino porque además carecen de información sobre los recursos y enemigos; esto puede llevar a malas decisiones sobre, por ejemplo, donde y cuando es mejor reproducirse. Para una especie invasora que priorice la reproducción, estos fracasos pueden tener consecuencias negativas importantes ya que los individuos tienen pocas oportunidades de reproducirse en el futuro. Pero en organismos que priorizan la supervivencia, y que por tanto se pueden volver a reproducir en el futuro, los costes son menores. Los individuos, por ejemplo, pueden decidir reproducirse solo cuando las condiciones sean favorables, y pueden también gozar de más oportunidades para adquirir información ambiental y mejorar así su ajuste al entorno mediante el aprendizaje. Los estudios más recientes sugieren que por lo menos en aves, la estrategia de invertir en reproducción futura es la que mejor caracteriza a los buenos invasores, quizás porque la falta de adaptación al nuevo ambiente es la principal causa de extinción en este grupo.

AMBIENTES ANTROPOGÉNICOS

tales que priorizan la reproducción sobre la supervivencia se espera que tengan ventajas cuando la población fundadora es reducida, ya que pueden crecer en número más rápido y, por lo tanto, reducen el tiempo en que la población es pequeña y muy vulnerable a la extinción por accidente. No obstante, esto no es necesariamente cierto cuando la especie se introduce en un ambiente muy distinto al ambiente de donde proviene, lo que conlleva un desajuste adaptativo y muchas incertezas relativas a los recursos y enemigos. Bajo estas condiciones, una estrategia que priorice la supervivencia ofrece más ventajas ya que reduce los costos de un fracaso reproductivo. Pensemos en un animal que se introduce en un ambiente muy distinto del ambiente de

Otra pregunta que nos podemos hacer es por qué las comunidades perturbadas por las actividades humanas parecen más fáciles de invadir que las comunidades en ambientes más naturales. Como ya se ha avanzado, quizás no es que sean más fáciles de invadir sino más bien que las especies que se han introducido ya estén adaptadas a estos ambientes. Sin embargo, ciertas propiedades de los ambientes antropogénicos es probable que las hagan menos resistentes a las especies invasoras. Las perturbaciones temporales o permanentes causadas por los humanos pueden facilitar la invasión abriendo simultáneamente oportunidades ecológicas (ej. nuevos recursos alimentarios, como vertederos y comederos artificiales para aves y mamíferos)

y disminuyendo la competencia de especies nativas residentes y el impacto de los enemigos especialistas (ya que estos ambientes suelen ser pobres en especies). Los hábitats alterados o enteramente creados por los seres humanos pueden ser particularmente susceptibles a las invasiones ya que las comunidades no solo contienen menos especies sino que estas han tenido menos tiempo para co-evolucionar, y por lo tanto, para adaptarse a las condiciones locales y entre ellos. Por otra parte, estas comunidades son también más propensas a tener un número mayor de especies generalistas con menor capacidad competitiva.

Pero la reducción de resistencia biótica no parece ser toda la explicación de por qué las especies exóticas se restringen mayoritariamente a ambientes antrópicos. Por un lado, las interacciones ecológicas rara vez permiten a las comunidades resistir el establecimiento de especies exóticas; solo limitan su abundancia, al menos en plantas. Por otro lado, si la falta de resistencia biótica fuera la única explicación, esperaríamos que la riqueza de especies invasoras fuera menor en comunidades más ricas en especies nativas (ya que los nichos disponibles estarían más llenos y la competencia por recursos como la comida, los lugares de reproducción y los refugios sería más intensa). Sin embargo, las observaciones a escalas espaciales grandes a menudo muestran una relación positiva (en lugar de negativa, como se esperaría) entre la riqueza de especies exóticas y nativas. Estos patrones sugieren que otros elementos del hábitat también son importantes, si no más importantes, que la baja resistencia biótica a la hora de explicar por qué las especies exóticas tienen más éxito en ambientes antropogénicos. La naturaleza de tales factores ambientales aún no se conoce bien, pero un factor que parece ser importante es la heterogeneidad ambiental. Una región estructuralmente heterogénea puede proporcionar una mayor variedad de microambientes para las especies nativas, lo que aumenta la probabilidad de que el invasor se encuentre con

un nicho favorable no monopolizado por las especies nativas. En las plantas, por ejemplo, las especies exóticas suelen ser más abundantes en los bordes entre hábitats que en el interior de estos.

La correlación positiva entre la riqueza de especies exóticas y nativas es probable que también refleje las dificultades de separar la invasibilidad de una región (entendida como la susceptibilidad a ser invadida) de la tasa de invasión (que se refiere a la frecuencia e intensidad a la que se producen las introducciones). Las actividades humanas no solo pueden crear nuevas oportunidades ecológicas para las especies exóticas y nativas adaptadas a las perturbaciones, sino que también facilitan el transporte (intencionado o no) y propagación de especies exóticas y nativas adaptadas a estos ambientes. En plantas, la correlación positiva entre la riqueza de especies exóticas y nativas se debe en gran parte a las especies ruderales, que no solo están adaptadas a los ambientes antrópicos sino que su dispersión se ve facilitada por las propias actividades humanas.

LA PRESIÓN DE LOS ENEMIGOS

Aunque la competencia se considera a menudo la fuente principal de resistencia biótica, cada vez más se reconoce que otros mecanismos también subyacen en el fenómeno e incluso pueden ser en ocasiones más importantes. La presión de los enemigos es uno de estos mecanismos. En aves, por ejemplo, la probabilidad de establecimiento en islas oceánicas es más baja en islas con muchos depredadores que en islas con pocos depredadores. De hecho, los depredadores, o más bien la falta de depredadores, puede explicar una de las observaciones más desconcertantes en biología de invasiones: el hecho que algunas plantas y animales invasores sean, en promedio, más abundante en las regiones de introducción que en sus regiones nativas. Según la hipótesis de la “liberación del enemigo”, las especies exóticas pueden

proliferar en el nuevo entorno porque se han liberado de la presión de los enemigos con los que co-evolucionaron en sus ambientes ancestrales. Aunque esta hipótesis puede explicar el éxito de algunas especies invasoras, existen dudas de que esta explicación sea general. Salvo algunas excepciones, las evidencias no indican que las especies exóticas se vean menos afectadas por los enemigos que las especies nativas, que es una premisa central de la hipótesis. Además, muchas especies invasoras son generalistas que no han coevolucionado estrechamente con sus enemigos. Ciertamente podemos esperar cierta liberación de la presión de los enemigos en entornos perturbados por las actividades humanas, ya que estos ambientes suelen contener comunidades simplificadas en los que los enemigos son escasos. Sin embargo, esto no solo debería beneficiar a las especies exóticas, sino también las especies nativas. Una alternativa para explicar la proliferación de algunas especies exóticas es la disponibilidad de recursos directamente o indirectamente generados por las actividades humanas. En Australia, por ejemplo, las aves introducidas que aprovechan mejor las oportunidades de alimentación facilitadas por las actividades humanas son también las que presentan densidades más elevadas.

El énfasis en la resistencia biótica también ha conducido a menospreciar la importancia de las interacciones positivas (mutualistas y comensales) en el proceso de invasión. Sin embargo, estas interacciones positivas son también comunes, y contribuyen a explicar el éxito o fracaso de algunas introducciones. Un ejemplo lo encontramos en las plantas que producen micorrizas, cuyo éxito invasor se ve limitado en algunas regiones por la ausencia de hongos simbioses apropiados. Las interacciones positivas que se pueden crear entre las mismas especies exóticas son útiles para entender la rápida invasión de algunos ambientes (conocidas como “crisis de invasiones”), un tema de gran importancia desde el punto de vista de la conservación.

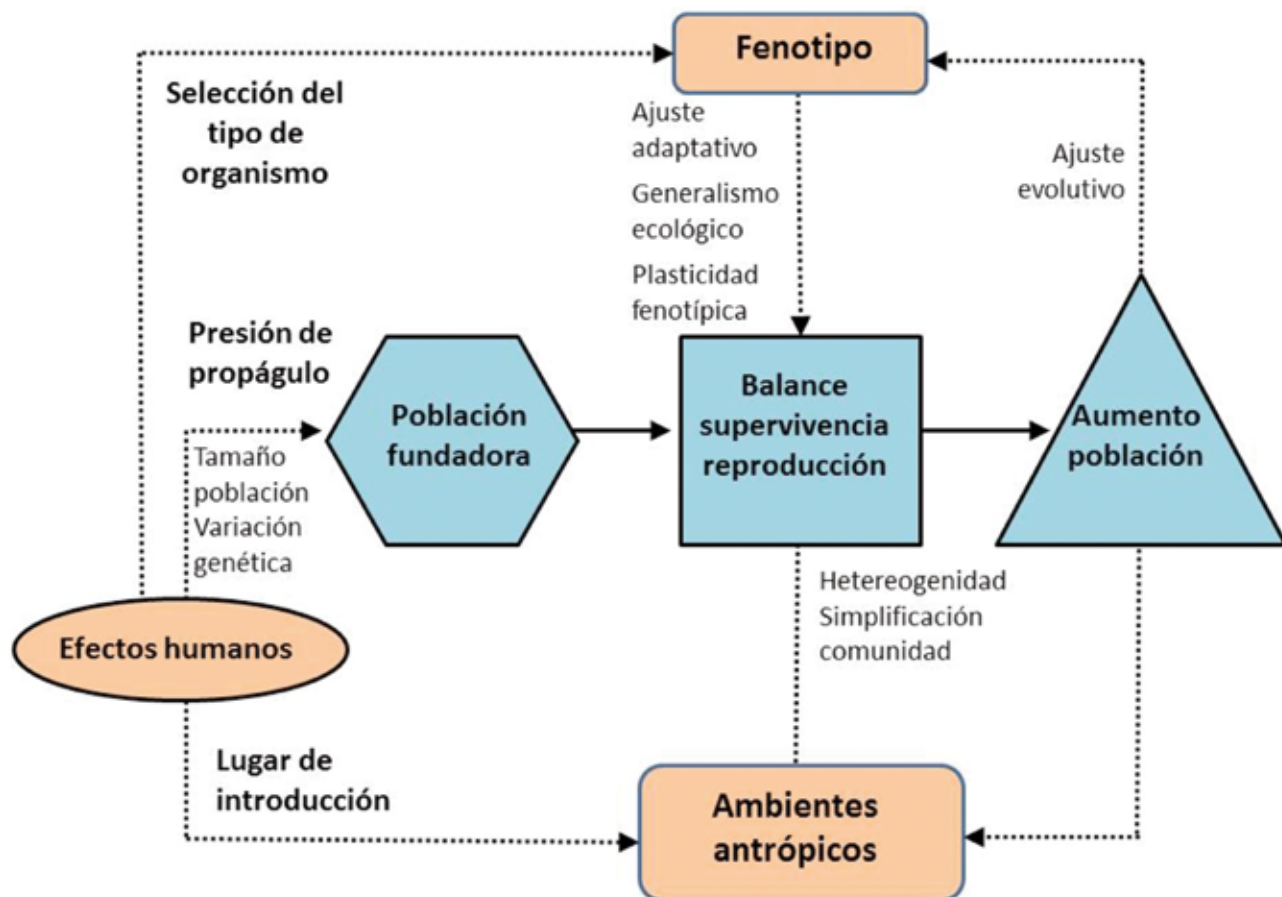
La falta de depredadores puede explicar una de las observaciones más desconcertantes en biología de invasiones: el hecho que algunas plantas y animales invasores sean, en promedio, más abundante en las regiones de introducción que en sus regiones nativas. Según la hipótesis de la “liberación del enemigo”, las especies exóticas pueden proliferar en el nuevo entorno porque se han liberado de la presión de los enemigos con los que co-evolucionaron en sus ambientes ancestrales

A pesar del éxito de algunas especies exóticas, desde hace tiempo se sabe que en muchas ocasiones el éxito viene después de un período más o menos largo en que la población ha permanecido reducida y localizada. Estos desfases podrían en parte ser atribuidos a la falta de adaptación local. La evolución a menudo ha sido menospreciada como un factor importante en el proceso de invasión, principalmente porque se espera que la variación genética en poblaciones pequeñas sea escasa. De hecho, los cuellos de botella se han demostrado en muchas poblaciones introducidas. Estos cuellos de botella pueden limitar el éxito de los invasores por depresión genética y reducen la variación genética disponible para que la selección natural ayude a adaptar a la población localmente.

Sin embargo, la reducción genética esperada no siempre se observa. Por ejemplo, en una revisión de las invasiones acuáticas, solo 16 de las 43 especies invasoras analizadas presentaban una reducción substancial de diversidad genética. De hecho, la variación genética puede aumentar sustancialmente en poblaciones introducidas si los individuos introducidos provienen de distintas poblaciones, lo cual parece ser frecuente. La hibridación entre especies también puede aumentar la variación genética. La rápida propagación del virus del Nilo se atribuye en parte a la hibridación entre mosquitos. Los cuellos de botella pueden ellos mismos contribuir a la rápida adaptación de la población al proveer materia prima para la selección natural a través de la deriva genética.

importante en las invasiones biológicas es la creencia común de que el cambio adaptativo es lento. Sin embargo, la evolución rápida de adaptaciones al nuevo ambiente en poblaciones introducidas se ha demostrado en numerosas ocasiones. En Norte-América, la planta invasora *Lythrum salicaria* ha adaptado el tiempo de floración a las condiciones locales, siendo esta más temprana en las poblaciones que viven más al norte. Otro ejemplo es la introducción de la mosca *Drosophila suboscuro* en Norte-América, en donde las poblaciones del norte han aumentado en tamaño conforme a la ley de Bergman que predice un aumento del tamaño con la latitud. A pesar del progreso, nuestra comprensión de la función exacta de la evolución en el proceso de invasión es deficiente. Se sabe que algunos organismos pueden evolucionar más rápidamente que otros, o que unas trayectorias evolutivas son más probables que otras, pero se desconoce

Figura 3. Influencias de las actividades humanas sobre el proceso de invasión (ver detalles en el texto principal). Basado en Sol (en prensa).



hasta qué punto esto explica el éxito de las especies invasoras. Ni siquiera conocemos en qué etapa del proceso de invasión es la evolución más importante, a pesar de que varias líneas de evidencia sugieren que la evolución debería ser más relevante en las últimas etapas del proceso de invasión.

CONCLUSIONES

Los avances recientes sugieren que el éxito de las especies invasoras no es una paradoja sino que se puede entender si reconocemos que las actividades humanas afectan al proceso de invasión a través de una variedad de procesos (Fig. 3). Específicamente, las actividades humanas pueden aumentar la probabilidad que una especie exótica encuentre un nicho ecológico apropiado en el nuevo ambiente de tres maneras: (1) seleccionando el tipo de organismos que se introducen, lo que a menudo favorece a organismos pre-adaptados al nuevo entorno o que presentan alta plasticidad ecológica y fenotípica; (2) determinando los entornos en los que los organismos son accidentalmente o deliberadamente introducidos, lo que prioriza ambientes alterados que ofrecen oportunidades ecológicas y poca resistencia biótica por su heterogeneidad ambiental y simplificación de la comunidad nativa (liberando la especie exótica de muchos enemigos y competidores); y (3) influyendo sobre el tamaño y la estructura de las poblaciones fundadoras, que determina la importancia de la estocasticidad demográfica y genética y los efectos Allee.

Aunque todavía existen muchos aspectos del proceso de invasión que desconocemos, como el papel de los enemigos o el de la evolución, actualmente empezamos a entender qué es lo que hace una especie sea buena invasora. Estos avances en nuestra comprensión de los factores que gobiernan las invasiones ofrecen por primera vez herramientas para mitigar el impacto de las especies invasoras. Todavía no podemos predecir con exactitud el resultado de una introducción particular, ya que el azar

juega un papel central en el proceso. Pero nuestros conocimientos actuales ya nos permiten identificar situaciones donde el riesgo de establecimiento y expansión de una especie exótica es elevado, un aspecto fundamental para prevenir y mitigar el impacto ambiental, económico y social que causan las especies invasoras. ❀

Agradecimientos

A Louis Lefebvre, Richard Duncan, Tim Blackburn, Phill Cassey, Joan Maspons, Oriol Lapiedra, Miquel Vall-llosera, Montse Vilà, Tamas Székely, Miguel Clavero, Joan Pino, Salit Kark, Sven Bacher, Pepe Tella, Martina Carrete, Wojciech Solarz, Wolfgang Nentwig y Diego Vásquez por discusiones en los últimos años. Este trabajo es una contribución del Proyecto de Investigación ref. CGL2013-47448-P. Para más información y referencias, ver: Sol (en prensa) Progresses and controversies in invasion biology, Current Trends in Ecology (Arroyo, Mateo & García, editores), Wildlife research monographs. Springer.

Todavía no podemos predecir con exactitud el resultado de una introducción particular, ya que el azar juega un papel central en el proceso. Pero nuestros conocimientos actuales ya nos permiten identificar situaciones donde el riesgo de establecimiento y expansión de una especie exótica es elevado, un aspecto fundamental para prevenir y mitigar el impacto ambiental, económico y social que causan las especies invasoras