

## SECCIÓN III. INVASIONES – POR QUÉ SE NECESITA EL CONTROL BIOLÓGICO

### CAPÍTULO 7: LA CRISIS DE LA INVASIÓN

#### URGENCIA DE LA CRISIS DE LA INVASIÓN

Gobiernos y sociedades necesitan entender los principios del control biológico clásico y dar apoyo financiero a su aplicación, si se va a responder inteligentemente a la crisis de las especies invasoras. Se consideran *especies invasoras* a las especies no nativas que se establecen en lugares donde no evolucionaron y que están separadas físicamente de su área de origen por una barrera geográfica. Para los propósitos de este texto, una especie es invasora aunque cause o no daño. (Ver Pyšek *et al.*, 2004 para la discusión de la terminología en relación a las plantas invasoras). La mayoría de las especies invasoras no son dañinas pero otras son altamente dañinas, ya sea a los intereses económicos o a los ecosistemas naturales. Sin importar los esfuerzos de controlar la dispersión de las plagas invasoras, nuevos insectos, plantas y patógenos dañinos continúan diseminándose.

Las especies invasoras pueden destruir cultivos o matar plantas o animales nativos en áreas grandes. El barrenador esmeralda del fresno *Agrilus planipennis* Fairmaire, originario de China, infesta 5,000 millas cuadradas en Michigan, EU, y ha matado de 6-8 millones de árboles de fresnos. Es posible que destruya millones o aún miles de millones de fresnos en toda Norteamérica, a menos que sea controlado por agentes biológicos. La invasión de Norteamérica por un bivalvo eurasiático – el mejillón cebra *Dreissena polymorpha* Phallas – ha impuesto costos económicos en los usuarios del agua (fábricas, compañías de tratamiento o de suministro de agua) de miles de millones de dólares anualmente. También es posible que lleve hasta 50 especies de mejillones perlados nativos a la extinción. Una alga marina híbrida, *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, criada para acuarios, está cubriendo el fondo del Mar Mediterráneo con una alfombra tóxica de algas que es posible que afecte a los peces y a otras formas de vida marina en formas drásticas, todavía no muy claras.

Incluso plantas y animales importados deliberadamente para usos benéficos se han convertido en plagas. El kudzu *Pueraria montana* (Lour.) Merr. var. *lobata* Willd. Maesen & Almeida), traído a los Estados Unidos desde Japón en 1876 y promovido para el control de la erosión del suelo, ahora es una densa mata que sofoca flores, arbustos y árboles en 7 millones de acres (Britton *et al.*, 2002). El estornino europeo *Sturnus vulgaris* L., introducido a la ciudad de Nueva York en los 1890s por razones frívolas, ahora es uno de cada cinco pájaros silvestres encontrados en Norteamérica. La competencia del estornino por cavidades

para anidar, suprimió al pájaro azul nativo *Sialis sialis* L., el cual solamente se recobró con un programa masivo de construcción de cajas para anidación.

Mil ejemplos, cada uno de ellos doloroso, muchos sorprendentes, otros banales, podrían ser citados acerca del daño por especies invasoras, traídas accidental o deliberadamente para obtener ganancias económicas, sin pensar en las consecuencias futuras. A través de la evolución, el aislamiento de especies por la separación y barreras geográficas (continentes separados, montañas, océanos, lagos) ha permitido que la selección y la divergencia creen un conjunto impresionante y hermoso de plantas y animales. Los seres humanos actualmente están mezclando al azar las especies del mundo, traspasando las barreras naturales, transportando cualquier especie a todas partes por cualquier propósito. Los resultados a menudo son desagradables, ecológicamente desastrosos y costosos.

Entonces ¿qué se puede hacer? primero, la prevención con mejores políticas regulatorias, implementadas más extensamente, podrían reducir significativamente la entrada de especies dañinas (Hedley, 2004; Baker *et al.*, 2005). Prevenir la introducción de especies es, sin embargo, técnicamente difícil. El interés político en los programas de prevención también es disminuido por los intereses comerciales y por el hecho de que la mayoría de las especies introducidas son de poca importancia. Las flores europeas de praderas que crecen a lo largo de las carreteras norteamericanas no causan problemas y son una pequeña parte de la flora local en áreas perturbadas. Las sociedades abiertas, el libre comercio y la bioseguridad son difíciles de mezclar. La gente quiere plantas nuevas, los negocios quieren vender productos con ganancias y los gobiernos quieren un comercio internacional con pocas restricciones para promover el crecimiento económico. Con tales deseos, la prevención tendrá cuando mucho un éxito marginal y no hay cura después de que los invasores se establecen. Más bien, cada esfuerzo – educación, inspección, erradicación de poblaciones colonizadoras y el control biológico de los invasores ampliamente establecidos – tiene su parte en el juego.

Para especies con un claro potencial para causar daños significativos, la erradicación a través de métodos químicos o mecánicos sería intentada inmediatamente después de la detección inicial, si es biológicamente factible. El daño al fondo del Mar Mediterráneo causado por el alga *Caulerpa* fue tan claro que su detección en California incentivó un esfuerzo inmediato del gobierno para erradicarla, usando buzos para inyectar blanqueador bajo las lonas colocadas sobre las algas en el fondo marino. Sin embargo, a veces la amenaza de una especie invasora es desconocida o la especie no es detectada antes de haberse diseminado en un área considerable. Cuando los fresnos en Michigan, EU, empezaron a morir por los barrenadores, el insecto responsable no fue reconocido como invasor sino que se pensaba era una especie nativa similar. Cuando se entendió que el barrenador esmeralda del fresno era un invasor, fue demasiado tarde para la erradicación porque se había diseminado en miles de millas cuadradas. La erradicación de plantas invasoras con rangos que exceden las 1,000 hectáreas raramente es factible económicamente (Rejmánek y Pitcairn, 2002). Es imposible la erradicación de especies voladoras pequeñas, crípticas, difíciles de detectar y con tales rangos de dispersión.

Los controles químicos y mecánicos pueden reducir a las especies invasoras en áreas pequeñas pero usualmente no pueden proteger áreas naturales extensas porque dichos controles son demasiado costosos, disruptivos y contaminantes cuando se aplican en áreas grandes. Sólo el control biológico clásico tiene las características correctas (autodiseminación, permanencia, se reproduce a sí mismo, alta especificidad) para resolver tales problemas. En el Capítulo 8

se discuten opciones para el control de especies invasoras y se comparan con el control biológico clásico, el cual se incluye en los Capítulos 11 y 12. En este capítulo se tratan primero los conceptos básicos acerca de las especies invasoras y se discuten sus orígenes, biología e impactos.

## HISTORIAS DE CASOS DE CUATRO INVASORES DE ALTO IMPACTO

### CAULERPA TAXIFOLIA: EL “ALGA ASESINA” DEL MEDITERRÁNEO

El alga venenosa *C. taxifolia* nunca vivió en el Mar Mediterráneo pero en 1984 un parche de un metro cuadrado del alga se encontró directamente debajo del acantilado donde se localiza el Museo Oceanográfico de Mónaco. En ese momento pudo haber sido erradicada fácilmente pero no se tomaron acciones. Para el año 2001, ese metro cuadrado se había convertido en 50 millas cuadradas de fondo de mar infestado, a lo largo de 120 millas de costa y se diseminó rápidamente (ver sitio web de Nova, para la cronología de la dispersión). La erradicación dejó de ser una opción. El retraso y la negativa de la erradicación preventiva permitió a los botes diseminar la plaga en todo el Mediterráneo (Meinesz, 2004). Praderas densas de algas se desarrollaron sobre habitats de fondo arenoso (Figura 7-1), incrementando la complejidad estructural pero agregando poco a las cadenas alimenticias locales ya que el alga es tóxica para todos, excepto para los herbívoros más especializados. Todavía no está claro lo que este cambio en la vegetación significará para la biodiversidad nativa o para las pesquerías comerciales. En su mayor parte, la investigación todavía no se ha efectuado. Los resultados iniciales indican que las toxinas liberadas por el alga en el agua parecen haber suprimido algunos organismos (Bartoli y Boudouresque, 1997) pero otros se han incrementado (Relini *et al.*, 1998). Los pescadores comentan que las capturas

de especies comerciales han disminuido drásticamente. Estos hallazgos son sólo el inicio de los esfuerzos para determinar los impactos de este invasor en el ecosistema del Mar Mediterráneo.

¿De dónde vino esta alga invasora? Los análisis del ADN demuestran que llegó de plantas distribuidas por el comercio de los acuarios (recordar que la localización de la población inicial era justo debajo del acuario nacional de Mónaco). Las inspecciones han



**Figura 7-1.** Una colonia del alga tóxica *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh cubriendo el fondo del Mar Mediterráneo. (Fotografía cortesía de Alexandre Meinesz, University of Nice.)

identificado tentativamente que el origen de la planta es Moreton Bay, Australia, donde es una especie nativa (Jousson *et al.*, 2000; Meusnier *et al.*, 2002; Schaffelke *et al.*, 2002; Murphy y Schaffelke, 2003). Esta alga es una amenaza de invasión alrededor del mundo y, consecuentemente, los Estados Unidos ha prohibido su importación comercial. Cuando el alga fue detectada en la costa de California en el 2000, el estado se empeñó agresivamente en erradicar las pequeñas áreas donde estaba presente, usando blanqueador inyectado bajo lonas colocadas sobre las plantas en el fondo marino (Withgott, 2002; Williams y Schroeder, 2003). La erradicación de las aguas de California ha sido exitosa pero la planta todavía existe alrededor del mundo en miles de acuarios, siendo cada uno una fuente potencial de futuras invasiones.

¿Puede hacerse algo para disminuir la densidad de esta alga en el Mediterráneo? Se han encontrado pocas especies que comen esta planta tóxica, aparte de las babosas de mar (moluscos ascoglossos) (**Figura 7-2**) (Thibaut y Meinesz, 2000). A diferencia de las plantas terrestres, las que típicamente son atacadas por cientos de especies de artrópodos (lo que proporciona amplias oportunidades de encontrar un agente de control biológico efectivo y seguro), el número de herbívoros que comen algas marinas es extremadamente limitado y por eso no se ha encontrado ninguno que tenga alto impacto, que sea específico de *C. taxifolia* y que esté adaptado a las aguas templadas del Mediterráneo. Se necesitan más inspecciones para saber si existen tales herbívoros o patógenos en el rango nativo de la alga.



**Figura 7-2.** Las babosas de mar ascoglossas (aquí, *Elysia subornata*) están entre los pocos grupos de herbívoros que pueden alimentarse del alga tóxica *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. (Fotografía cortesía de Alexandre Meinesz, University of Nice.)

## LA SERPIENTE ARBÓREA CAFÉ DESTRUYE A LAS AVES DEL BOSQUE DE GUAM

*Primavera Silenciosa* de Rachel Carson tomó su nombre de una imagen de bosques sin aves (sin pájaros que canten, la primavera es silenciosa) – un futuro que ella temía para los bosques de su nativo Maine, EU, los que sufrirían debido al uso indiscriminado del plaguicida DDT (ampliamente aplicado contra mosquitos e insectos del bosque en los 1950s y 1960s). Algunas poblaciones de aves fueron realmente suprimidas y aún algunas desaparecieron de partes de los Estados Unidos por el DDT pero, 50 años más tarde, estas especies de aves se han recuperado. La prohibición de dicho compuesto en los 1970s permitió que los quebrantahuesos y las garzas que habían sido suprimidos localmente por el



**Figura 7-3.** La serpiente arbórea café *Boiga irregularis* Fitzinger, un depredador invasor que ha diezmando las aves del bosque en Guam. (Fotografía cortesía de Christy Martin, CGAPS, Hawaii, USA.)



**Figura 7-4.** Rango nativo de la serpiente arbórea café *Boiga irregularis* Fitzinger. (Figura cortesía de G. Rodda, USGS; reimpressa de Rodda et al. 1999. *Problem Snake Management the Habu and the Brown Tree Snake*. Cornell University Press, con permiso.)

DDT pero que todavía estaban presentes, aumentarían naturalmente. Esta recuperación natural, acoplada con programas activos de restauración para las águilas calvas y los halcones peregrinos que habían desaparecido de la región, condujo a su recuperación completa, después de que los residuos del DDT desaparecieron. Los temores de Rachel Carson, sin embargo, han ocurrido calladamente en una isla distante del Pacífico llamada Guam. Los bosques de esta base militar de los EU se han vuelto silenciosos porque virtualmente todas las aves nativas del bosque han desaparecido. ¡Aún las aves urbanas introducidas desaparecieron! Los plaguicidas no fueron los culpables ni la caza ni la pérdida del habitat. El silenciamiento de estos bosques fue causado por la serpiente arbórea café *Boiga irregularis* Fitzinger (**Figura 7-3**) (Jaffe, 1994; Fritts y Rodda, 1998; Rodda *et al.*, 1997, 1999), un invasor no nativo originario del norte de Australia y de Nueva Guinea (**Figura 7-4**).

La serpiente llegó a Guam, una isla sin serpientes arborícolas nativas, en aviones militares en los 1950s. Encontró que las aves y lagartijas de Guam eran una presa fácil y abundante. Para 1985, esta serpiente había alcanzado densidades de 100/ha (Fritts y Rodda, 1998) y progresivamente, las aves nativas del



**Figura 7-5.** El martín pescador micronesio de Guam (*Todirhamphus cinnamominus cinnamominus*) es uno de los pájaros nativos de Guam diezmados por la serpiente café de los árboles (*Boiga irregularis* Fitzinger). (Fotografía cortesía de W.D. Kesler.)

bosque desaparecieron (**Figura 7-5**). Los murciélagos y reptiles también fueron afectados. Actualmente, en la mayoría de las áreas boscosas sólo sobreviven tres vertebrados nativos (lagartijas). Varios geckos introducidos fueron presas alternantes que permitieron a la serpiente permanecer en altos números aún donde las aves nativas habían desaparecido (Fritts y Rodda, 1998). A diferencia del DDT, cuyo daño se pudo terminar por una acción legislativa, la serpiente arbórea café es un contaminante biológico que se reproduce a sí mismo y que no se disipa con el tiempo. Aunque alguna disminución en la densidad de la serpiente puede estar ocurriendo ahora (debido al agotamiento de su presa básica), hay el riesgo de que se expanda a nuevas islas.

Económicamente, la serpiente arbórea café también ha devastado Guam. Su hábito de trepar en cables y entrar a los transformadores eléctricos causa más de 200 cortes de electricidad por año, costando más de \$4.5 millones de dólares americanos (Fritts *et al.*, 2002).

Ya que Guam es un centro importante de transporte aéreo para la cuenca del Pacífico, la presencia de altas densidades de esta serpiente incrementa significativamente el riesgo (que de otra forma sería insignificante) de que esta serpiente invada Hawaii o un número incontable de islas del Pacífico, causando nuevos impactos ecológicos y económicos en cada salto. Se han usado trampas, cebos envenenados y la instalación de cercas a prueba de serpientes para crear áreas libres de serpientes alrededor de los aeropuertos y de las áreas de almacenamiento de cargamentos. Se han entrenado perros para detectar serpientes en los cargamentos de los aeropuertos o enrolladas en las llantas de los aviones. Sin embargo, los perros sólo han detectado 2/3 de todas las serpientes en las pruebas por etapas. Varias serpientes han llegado a Hawaii y han sido detectadas dentro de las áreas de control de serpientes alrededor de los aeropuertos.

Sin embargo, grandes áreas de bosque deben mantenerse libres de serpientes para salvar las aves de Guam (Engeman y Vince, 2001). El trampeo del perímetro puede contener pero no erradicar a las serpientes en áreas boscosas tan grandes como 18 ha, si se mantiene por 5-6 meses (Engeman *et al.*, 2000). Se necesitan mejores sistemas para remover serpientes de bosques remotos y grandes. La aplicación aérea de ratones muertos con veneno mata serpientes, parece ser prometedora y se está investigando (Shivik *et al.*, 2002). Pero ninguna de estas soluciones será permanente porque no se logra la erradicación. Los programas de restauración de aves basados en control químico o mecánico de las serpientes fallarán si los esfuerzos de supresión no son mantenidos. ¿Cómo puede ser eliminada permanentemente esta serpiente? El control biológico ha estado enfocado

tradicionalmente en controlar malezas e insectos plaga. Esa experiencia no ayuda en este caso. Lo poco que se ha logrado en la supresión de vertebrados plaga ha sido hecho con patógenos. Hasta ahora, las inspecciones en Asia buscando patógenos potencialmente útiles contra la serpiente arbórea café han sido decepcionantes (Telford, 1999; Caudell *et al.*, 2002; Jakes *et al.*, 2003). Actualmente, parecen no estar disponibles opciones de control biológico (Colvin *et al.*, 2005). Mientras tanto, las aves de Guam – las que han sobrevivido en zoológicos – esperan poder volver a sus bosques nativos.

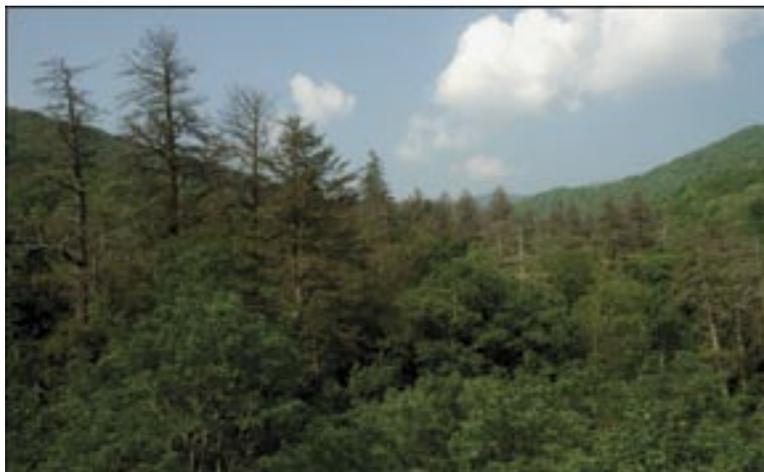


**Figura 7-6.** Acercamiento de un adulto y de huevos del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand). (Fotografía cortesía de Mike Montgomery, www.forestryimages.org, UGA1276003.)

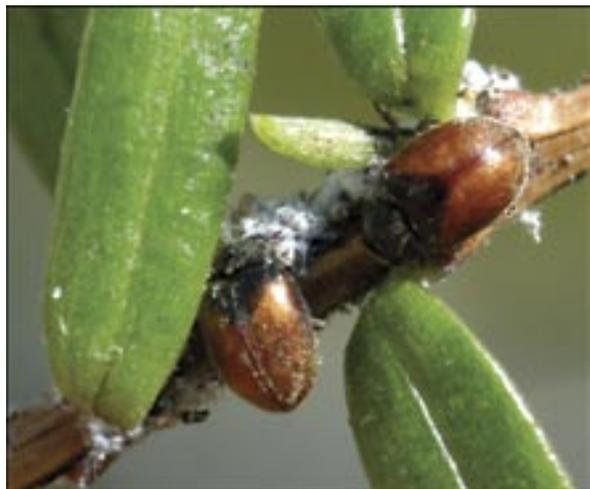
## UN ADÉLGIDO ASIÁTICO DESTRUYE LOS FALSOS ABETOS EN EL ESTE DE LOS ESTADOS UNIDOS

El adélgido lanudo del falso abeto, *Adelges tsugae* Annand (Hemiptera: Adelgidae) (**Figura 7-6**), es un insecto exótico originario de Asia que ha invadido el este de Norteamérica y que está matando una gran cantidad de árboles de falso abeto (**Figura 7-7**) (McClure, 1987, 1996). Los árboles infestados pueden morir en tan corto tiempo como cuatro años (McClure, 1991). Colectado por primera vez en Virginia en 1951 en falso abetos plantados (Stoetzel, 2002), este adélgido es diseminado por pájaros y ahora se encuentra desde Carolina del Norte hasta Nueva Inglaterra (USDA FS, 2004).

En algunas instancias, los depredadores o parasitoides nativos han podido alimentarse y suprimir nuevas plagas invasoras. Sin embargo, en el caso del adélgido lanudo del falso abeto, las inspecciones en Connecticut (McClure, 1987; Montgomery y Lyon, 1996), en Carolina del Norte y Virginia (Wallace y Hain, 2000) han demostrado que los enemigos naturales locales no son efectivos. Aunque Cecidomyiidae, Syrphidae y Chrysopidae se encuentran asociados con la plaga, sus densidades son demasiado bajas para reducir sus poblaciones. Debido a que los enemigos naturales del adélgido en el este de los EU tienen poca habilidad para suprimir la plaga, se ha iniciado un proyecto de control biológico clásico para introducir depredadores de otras áreas, incluyendo mariquitas desde el rango nativo de distribución de la plaga en Japón (*Sasajiscymnus* [= *Pseudoscymnus*] *tsugae* [Sasaji & McClure]) (McClure, 1995) y en áreas de China (*Scymnus camptodromus* Yu & Liu, *Scymnus sinuanodulus* Yu & Yao y *Scymnus ningshanensis* Yu & Yao) (**Figura 7-8**) (Montgomery *et al.*, 2000; Yu *et al.* 2000; Yu, 2001) y escarabajos derodóntios del género *Laricobius* (todos especialistas del adélgido) (**Figura 7-9**) desde el oeste de los EU (*Laricobius nigrinus* Fender) (Zilahi-Balogh *et al.*, 2003ab) y de Japón (*Laricobius* n. sp.).



**Figura 7-7.** Árboles de abeto oriental muertos por el adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand). (Fotografía cortesía de William M. Ciesla, [www.forestryimages.org](http://www.forestryimages.org), UGA2167010.)



**Figura 7-8.** *Scymnus camptodromus* Yu & Liu, un coccinéido depredador del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand), originario de China. (Fotografía cortesía del Dr. Guoyue Yu.)



**Figura 7-9.** *Laricobius nigrinus* Fender, un depredador derodóntido del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand), originario de Columbia Británica (Canadá). (Fotografía cortesía de Rob Flowers.)

El no continuar el control biológico de esta plaga le permitiría diseminarse en todo el rango del falso abeto oriental, degradando toda la comunidad dependiente del falso abeto. Estudios en la zona Delaware Water Gap (Pennsylvania, EU) demostraron que el 20% de los falsos abetos del parque han muerto por esta plaga y que el 60% está declinando (Evans, 2004, sitio web). La pérdida del falso abeto afecta a las especies nativas dependientes del habitat templado generado por los grupos de abetos, tales como los vireos solitario y el de ojos rojos, la curruca de garganta negra, la curruca blackburnian y algunos furnariidos (Young, *et al.* 1998), la trucha de arroyo, varias salamandras y ciertos musgos y plantas de flor. Las corrientes de agua dominadas por falsos abetos fueron 2.5 veces más probables

de tener trucha de río (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) que las dominadas por árboles de madera dura, y en aguas debajo del falso abeto, las truchas fueron el doble de abundantes (Evans *et al.* 1996, Snyder *et al.* 1998).

## EL KUDZU SOSFOCA FLORES SILVESTRES DEL SURESTE DE LOS EU

La introducción del kudzu (*P. montana*) parecía una buena idea: crecía rápidamente, cubriendo los suelos erosionados en las granjas del sureste de los Estados Unidos afectados por las sequías en los años 1930s. Incluso era buen alimento para el ganado, por lo que el Servicio de Conservación de Suelos de los EU pagó a los granjeros para que plantaran kudzu en 1.2 millones de acres. Se produjeron 73 millones de plantas para este uso en viveros especiales (Tabor y Susott, 1941). Hoy en día, con el kudzu haciendo improductivos para el hombre y quizás para la naturaleza siete millones de acres (Everest *et al.*, 1991), la planta no se ve ya como redentora del suelo amenazado. Afortunadamente, hay poca dispersión por semilla. Sin embargo, la planta es muy resistente y apta para dispersarse como planta trepadora, formando matas espesas que sofocan a otras plantas, incluyendo árboles maduros (Figura 7-10). Poca diversidad de plantas nativas puede sobrevivir a tanta competencia.



**Figura 7-10.** La infestación densa de kudzu *Pueraria montana* (Lour) Merr. var. *lobata* (Willd.) Maesen & Almeida sofoca flores, árboles y a otras plantas nativas. (Fotografía cortesía de Kerry Britton, [www.forestryimages.org](http://www.forestryimages.org), UGA0002156.)

## LA EXTENSIÓN DEL IMPACTO DAÑINO DE LOS INVASORES

### MEDIDAS DEL IMPACTO

¿Qué tan malo es el problema de las especies invasoras? Una medida es simplemente el porcentaje de especies que no son nativas en una fauna o flora local. Por ejemplo, el 27% de las especies de plantas en Florida, EU, no son nativas (925/3448) (Gordon, 1998). Cálculos similares pueden hacerse para cualquier grupo (almejas, insectos, mamíferos, etc.). Asumiendo que tales invasores no son sólo simples rarezas en los habitats invadidos, un porcentaje de especies invasoras en aumento en la comunidad es, en efecto, causa de preocupación. Sin embargo, tal enfoque puede ser mal conducido porque no considera la abundancia o el daño asociado con una especie invasora en particular. Un recuento de impactos más completo incluye el daño por especies invasoras individuales. Un millón de acres de kudzu, sofocando comunidades completas de plantas, es un invasor de alto impacto pero la achicoria (*Cichorium intybus* L., una planta europea que ocurre en bajas densidades a lo largo de las carreteras de los EU) no lo es. El impacto de una planta transformadora (sensu Pyšek *et al.*, 2004), como los árboles australianos de corteza de papel *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake en los Everglades de Florida, sólo es captado al entender su habilidad para transformar las praderas pantanosas en bosques pantanosos (Turner *et al.*, 1998; Versfeld y van Wilgen, 1986; Vitousek, 1986).

Ya que los invasores varían demasiado en su efecto, una forma de entender el significado de las especies invasoras es el conocimiento enciclopédico local. Simberloff *et al.* (1997) compilaron tal información sobre varias plantas y animales en la Florida. En los Estados Unidos, grupos estatales o regionales que trabajan con plantas exóticas, han elaborado listas regionales de plantas invasoras, categorizadas por su nivel de amenaza. Este enfoque pone más atención sobre especies que puedan lograr la mayor expansión geográfica o aquellas que puedan ser más dañinas para las especies o comunidades nativas locales. Esfuerzos análogos para animales invasores serían útiles.

Las opiniones no incluidas en la discusión anterior se esconden en las palabras “tiempo perdido” y “sinergismo”. Aunque el compilar listas de especies invasoras de bajo impacto puede parecer un desperdicio de recursos, puede tener valor en señalar las amenazas emergentes. Algunas especies que invaden explosivamente, volviéndose dañinas rápidamente, son plagas de rápida dispersión. Pero otras no. Para algunas especies se necesitan largos períodos de tiempo antes de que las poblaciones tengan suficientes propágulos o el conjunto correcto de circunstancias para invadir la naturaleza (Crooks, 2005). *Mimosa pigra* L. fue introducida cerca de Darwin, Australia, alrededor de 1891 (Miller y Lonsdale, 1987). Permaneció como una maleza menor por casi un siglo hasta los años 1970s, cuando esta área sufrió lluvias inusualmente fuertes que dispersaron las semillas por toda la planicie inundada del Río Adelaide. El sobrepastoreo previo en esa área por búfalos acuáticos salvajes había perturbado el suelo, ofreciendo excelentes sitios de germinación. En 10 años, matorrales de *M. pigra* cubrieron 45,000 ha, con infestaciones importantes en el Parque Nacional de Kakadu, un sitio considerado Patrimonio Mundial (Lonsdale *et al.*, 1988).

Otra característica de las invasiones no captada por el objetivo explícito de los invasores de alto impacto, es el sinergismo: la habilidad de algunos invasores para facilitar el crecimiento de la población y la diseminación de otras. En Hawái, los cerdos, la guayaba fresa, los mosquitos y la malaria de las aves son sinergistas. Los cerdos comen frutos de guayaba y diseminan las semillas hasta áreas remotas del bosque nativo. Con más guayabas hay más cerdos, los que forman revolcaderos más grandes que mantienen agua en los habitats de bosque y permiten que se críen zancudos. El llevar a los mosquitos a lo más profundo en el bosque pone en contacto a la malaria aviar con más aves nativas del bosque, las cuales mueren debido a la falta de resistencia a esta enfermedad no nativa. Colectivamente, cerdos, guayabas, mosquitos y malaria aviar tienen efectos mucho más profundos que el que tendría cualquiera de ellos por sí solo (Simberloff y Von Holle, 1999; Van Driesche y Van Driesche, 2000). Las combinaciones de invasores pueden generar impactos en aumento, permitiendo una “mezcla invasora” en comunidades nativas. Los habitats de menor altitud en Hawái ahora tienen pocas plantas o aves nativas, debido justamente a este proceso.

## ¿CUÁNTAS MANZANAS MALAS CABEN EN UN BUSHEL? – LA REGLA DEL DIEZ

Ya que las especies invasoras varían, ¿cuáles son las probabilidades de que un nuevo invasor se convierta en un desastre económico o ecológico? La regla del diez es una generalización imprecisa que afirma que cerca del 10% de las especies importadas establecen poblaciones silvestres y que el 10% de dichas especies importadas se volverán dañinas (económica o ecológicamente) (Williamson, 1996). Uno de los conjuntos de datos originales que sostienen esta regla fue elaborado para plantas británicas. De 1,642 especies de plantas exóticas ampliamente sembradas, 210 se establecieron en la naturaleza (12.8%) y 14 pasaron a ser plagas severas (6.7%) (Williamson, 1993). El Mar Mediterráneo tiene 85 especies de plantas exóticas macrofíticas establecidas. De ellas, nueve (10.6%) son consideradas plagas, suplantando especies clave o convirtiéndose en especies dañinas económicamente (Boudouresque y Verlaque, 2002). En una revisión de especies invasoras en los Estados Unidos, se encontró que a través de un rango de taxa, entre 4 y 18% de las especies no indígenas que se establecieron se convirtieron en plagas de alto impacto (U. S. Congress OTA, 1993).

Muchos grupos cumplen la Regla del Diez. Algunos que no, incluyen cultivos, agentes de control biológico, y aves o mamíferos en islas oceánicas. Muchas plantas cultivadas están adaptadas para vivir en campos no cultivados (p. ej., manzanas silvestres en Norteamérica, árboles de morera, higos en algunos climas, hinojo, espárragos, etc.), y tienen tasas de establecimiento de 20-30% pero generalmente no son vistos como plagas (¿preferencia humana?), con algunas excepciones tales como el hinojo en Santa Cruz, una de las Channel Islands de California, donde se está intentando la restauración de la vegetación nativa (USEPA, 2001). Aves y mamíferos en islas oceánicas también exceden la regla del diez. En las islas Hawaianas, más del 50% de las aves introducidas se han establecido (Williamson, 1993). La tasa de establecimiento de mamíferos en islas oceánicas se aproxima al 100% (ver datos para Irlanda y Newfoundland en Williamson, 1993). Algunas áreas como Hawái parecen estar “sobreinvasadas” (McGregor, 1973) y pueden estar en mayor riesgo

que el sugerido por la regla del diez. Las tasas de establecimiento e impacto de los insectos liberados como agentes de control biológico también son más altas que lo esperado, precisamente porque éste es el efecto que se busca en especies que no son seleccionadas al azar. Tasas de 36 y 37% han sido registradas para el establecimiento y el impacto cuando se combinan agentes de control biológico de malezas y de insectos (Williamson, 1993, ver Tabla 2.6 con datos de Lawton, 1990, y Hawkins y Gross, 1992).

## TENDENCIAS EN LAS TASAS DE INVASIÓN Y EFECTOS DE LOS ACUERDOS DE LIBRE COMERCIO

¿Se están poniendo peor las cosas o la tasa de invasión es más o menos constante? Se puede responder localmente a esta pregunta pero globalmente los datos son muy difíciles de compilar. Por ejemplo, localmente la situación en las Galápagos se está poniendo peor porque más gente se está mudando a las islas y lleva sus especies favoritas (Mauchamp, 1997). Los grandes movimientos de personas entre regiones siempre traen invasiones. La colonización europea de Australia, Nueva Zelanda, Hawaii y América puso en movimiento miles de invasiones de especies, algunas deliberadamente, otras accidentalmente. Para 1900, restricciones gubernamentales del movimiento de plantas fueron impuestas en los Estados Unidos y en otras partes para disminuir las invasiones de insectos y de fitopatógenos. Las invasiones estimuladas por la colonización continúan. La migración indonesia en masa a la isla de Nueva Guinea y el desarrollo agrícola brasileño en el Amazonas occidental son ejemplos muy recientes.

El comercio internacional es un vector importante de especies a nuevas regiones. El comercio se está incrementando globalmente, con productos movilizados más rápidamente, más lejos y en grandes cantidades. El gobierno inspecciona productos en el comercio para intentar excluir plagas invasoras. El USDA APHIS (Animal and Plant Health Inspection Service) inspecciona cargamentos en los puertos y también intenta la erradicación de poblaciones recientemente detectadas de plagas invasoras amenazantes. Work *et al.* (2005) estimaron que 42 especies de nuevos insectos se establecieron en los Estados Unidos entre 1997 y 2001, a través de cuatro rutas basadas en los cargamentos comerciales. Conforme se incrementa el comercio, sin embargo, el trabajo del inspector se ha vuelto más difícil con más unidades por inspeccionar y menos tiempo para hacerlo. Sólo el 1 o 2% de los productos es realmente revisado. En los contenedores de cargamentos, el método estándar de envío, significaría que para inspeccionar cualquier producto, los contenedores deben estar separados y abiertos, un proceso costoso y que consume tiempo. Las invasiones en los Estados Unidos en los años 1990s por plagas de alto impacto como el barrenador esmeralda del fresno y el barrenador asiático de antenas largas *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky), sugieren que la inspección es poco rigurosa.

## ¿CÓMO LAS ESPECIES INVASORAS LLEGAN A NUEVOS LUGARES?

### DISPERSIÓN NATURAL

Algunos invasores alcanzan nuevas áreas a través de la dispersión natural. Este proceso ha formado la biota mundial a través de la evolución. Obviamente, plantas y animales presentes en islas oceánicas donde las encontraron los humanos, llegaron ahí por sí mismas. La garza del ganado (*Bubulcus ibis*) llegó a Suramérica en 1877, presumiblemente volando. El tizón de la caña de azúcar (*Ustilago scitaminea* Sydow) llegó a Australia en 1998, presumiblemente como esporas provenientes desde Indonesia. Las especies que arriban naturalmente no son necesariamente benignas para las comunidades que invaden. Estas pueden ser dañinas. Sin embargo, la tasa de invasión natural es considerablemente inferior a la tasa de invasiones asistida por el hombre. Esta diferencia, no en el tipo sino en la proporción, es la raíz de la crisis actual de invasión.

### AUTOESTOPISTAS Y POLIZONES

Además de los agentes de control biológico, los insectos raramente son importados deliberadamente. La mayoría de las especies son trasladadas no intencionalmente en plantas o en cargamentos (ver Sailer, 1983 para la historia de invasiones de insectos a los EU). Las importaciones de plantas pueden conducir a invasiones de insectos y patógenos. El piojo harinoso de la yuca llegó fácilmente al África en material de plantación importado. Otros insectos se han movilizado en material de empaque de madera o en otros productos. El escarabajo asiático de antenas largas y el barrenador esmeralda del fresno invadieron los Estados Unidos desde China como larvas o pupas en cajones o plataformas de carga fabricados con madera no tratada con insecticidas.

En casi todos los países, se entiende que tales especies invasoras deberían mantenerse fuera si es posible. Para la prevención de dichas introducciones entonces es cuestión de saber cuánto desea la sociedad pagar para controlar apropiadamente los bienes vectores. Hace un siglo, se reconocía generalmente que trasladar el suelo junto con plantas facilitaba el movimiento de plagas y la detección era casi imposible. Consecuentemente, está prohibido transportar plantas con suelo no tratado. Similarmente, los troncos no tratados con la corteza intacta son un excelente medio para movilizar patógenos, barrenadores y descortezadores, por lo que su importación está prohibida ahora en muchos países.

### NEGOCIOS QUE IMPORTAN ESPECIES PARA VENDER

Algunas especies invasoras son plantas o animales valiosos que fueron importados para uso comercial. Muchas especies de plantas, por ejemplo, son transportadas entre regiones biogeográficas para usarse como cultivos, árboles maderables u ornamentales. Muchas plantas importadas han causado daño económico o ecológico. Los cactus, nativos de América, fueron llevados a Australia por los primeros colonizadores. Los cactus se adaptaron bien al clima árido y libre de plagas. Se diseminaron y eventualmente infestaron casi 60 millones de acres, la mitad tan densamente que la tierra no tenía valor económico (De-

Bach, 1974). Una característica importante de las invasiones de plantas es que a menudo se benefician de la plantación extendida (causando una alta presión de propágulos); por ejemplo, los patios suburbanos fomentan la invasión de plantas en habitats naturales de los alrededores, proporcionando abundantes fuentes de semilla.

Los animales invasores son importados por los comercios de mascotas y acuarios, los que constantemente buscan cosas nuevas para vender. Los peces de agua dulce exóticos de los acuarios son producidos ampliamente en estanques en exteriores en la Florida, de los que grandes números de individuos se escapan periódicamente en épocas de inundación. Esto ha conducido al establecimiento de al menos 31 especies en aguas locales (Courtenay, 1997). Muchos vertebrados terrestres también se han establecido a través del comercio de mascotas, incluyendo varias aves, lagartijas, ranas y aún monos (Stiling, 1989).

Hay pocos controles legales en la venta de grupos de organismos populares en las industrias de plantas o de mascotas. Los importadores no tienen que probar que las nuevas especies son seguras y que no se volverán invasoras fácilmente. Sólo unos pocos culpables están excluidos; el resto obtiene el beneficio de la duda.

## PLANTAS Y ANIMALES DE GRANJA

Granjeros, silvicultores y rancheros a veces importan especies nuevas para la producción comercial. Los cultivos han sido llevados alrededor del mundo pero aún cuando invaden, usualmente son vistos como benignos. Sólo en casos extremos, como la guayaba fresa en Hawaii, las plantas alimenticias invasoras son vistas como plagas. La demanda para la importación de nuevas especies de cultivos puede aumentar cuando grupos de inmigrantes buscan producir sus cultivos tradicionales en nuevas localidades. En los Estados Unidos, por ejemplo, está creciendo la demanda de las comunidades asiáticas para la importación y producción de la espinaca de agua (*Ipomoea aquatica* Forsk), aún cuando se sabe que este cultivo es invasor en el sur de los EU (ver el sitio web “waterspinach” para referencias).

Los silvicultores rutinariamente transportan especies de árboles entre regiones biogeográficas. Las coníferas del hemisferio norte, como los pinos, cipreses o abetos han sido plantados ampliamente en países del hemisferio sur, donde carecen de maderas suaves similares. Vastas plantaciones de *Pinus* han sido establecidas en Chile, Nueva Zelanda, Australia y Sudáfrica. Las especies de eucaliptos (originarias de Australia) han sido plantadas extensamente en Suramérica y África. En el hemisferio sur, los árboles importados han invadido pastizales y bosques nativos. Aún así, los silvicultores comerciales se sienten justificados en plantar cualquier tipo de árbol en cualquier parte si hay ganancias al hacerlo.

Los animales comunes de granja (cerdos, vacas, cabras, conejos y borregos) fueron liberados ampliamente en islas oceánicas libres de mamíferos en la era de los barcos de vela (Chapuis *et al.*, 1994; Desender *et al.*, 1999). Las liberaciones de animales de granja, usualmente concurrente con las invasiones de ratas y gatos (Atkinson, 1985; Veitch, 1985), han sido la causa principal de extinción de plantas y aves endémicas en las islas oceánicas. Aún en los continentes, las nuevas especies traídas por los agricultores han tenido serios efectos. El mink americano (*Mustela vison* Schreb.) escapó y ahora afecta diversas aves acuáticas en Europa (Ferrerías y MacDonald, 1999). La nutria suramericana (*Myocastor*

*coybus* Molina) está dañando los humedales costeros en el este de los EU. Los acuacultores transportan camarones, bivalvos y peces que pueden convertirse en plagas por sí mismas o alojar patógenos aptos para infectar especies nativas emparentadas (Kuris y Culver, 1999; Anderson y Whitlatch, 2003).

## LIBERACIONES APOYADAS POR LOS GOBIERNOS

El gobierno, en virtud de su control de muchos recursos y de la habilidad de establecer reglas para el movimiento de especies, ejerce una poderosa influencia sobre las invasiones de especies. Muchas de ellas son planeadas y apoyadas por los gobiernos. En Australia, las “sociedades de aclimatación” públicas fueron organizadas para “euroformar” el continente, estableciendo árboles, plantas ornamentales, peces, animales de caza y otras especies familiares que los inmigrantes asociaban con el hogar. En los EU, las agencias de conservación del suelo introdujeron plantas como el kudzu para curar la tierra erosionada, y pastos como el pasto del amor de Lehmann (*Eragrostis lehmanniana* Nees) para incrementar el forraje para el ganado en tierras públicas de pastoreo (Anable *et al.*, 1992). Peces como la trucha arco iris han sido ampliamente introducidos por agencias públicas de pesca y caza en ríos y lagos de los EU y en otras partes, a menudo dañando los peces y anfibios nativos (Knapp y Matthews, 2000). Las aves de caza como el faisán de cuello anillado *Phasianus colchicus* L. y el chukar *Alectoris chukar* (Gray) fueron introducidos al oeste de los EU para proporcionar oportunidades adicionales de caza. En países como el Reino Unido, Australia, Nueva Zelanda y Sudáfrica, las políticas públicas han promovido la silvicultura basada en plantaciones de árboles exóticos. El plantar árboles no nativos en grandes áreas retrasa la restauración de los bosques nativos, daña las plantas y la vida silvestre nativa (para una revisión, ver Richardson, 1998).

Los gobiernos también efectúan introducciones para el control biológico clásico para suprimir plagas. Si se hacen bien, esta clase de introducciones es parte de la solución del problema de las especies invasoras. Pero si las políticas y procedimientos que guían la elección de plagas seleccionadas a controlar y los agentes considerados aceptables para introducir no están basados en principios ecológicos, los agentes también pueden convertirse en especies invasoras dañinas (Johnson y Stiling, 1998; Goodsell y Kats, 1999; Boettner *et al.*, 2000; Kovach, 2004).

## ESPECIES CONTRABANDEADAS Y SUS ORGANISMOS ASOCIADOS

Una fuente adicional de especies invasoras son los artículos contrabandeados. Algunos ejemplos parecen, haber ocurrido cuando el material vegetal entra de contrabando en algunos países porque no sería permitido por los canales oficiales. El contrabando de plántulas de aguacate de México a los Estados Unidos ha ocurrido, por ejemplo, por la disminución de plántulas de fuentes de los EU. Tales árboles pueden ser fácilmente vectores de plagas del follaje. Similarmente, grupos étnicos que quieren traer variedades de cítricos no disponibles en los EU podrían introducir plantas infectadas con la enfermedad del reverdecimiento de los cítricos (“citrus greening”), la que podría potencialmente destruir la industria cítrica de los EU. En Hawaii, la gente continúa contrabandeando serpientes como mascotas, sin importarles la multa de 200,000 dólares si son sorprendidos (Kraus y Crvalho, 2001; Kraus, 2003).

## ¿Por qué algunas invasiones son exitosas y otras fallan?

El éxito o la falla de las invasiones individuales puede depender de muchos factores, predecir sus consecuencias no es fácil. Los factores que se cree usualmente favorecen las invasiones incluyen (1) presión alta del propágulo, (2) baja resistencia biótica y (3) disturbio.

### PRESIÓN DEL PROPÁGULO

*Propágulo* significa cualquier semilla, parte del cuerpo o individuos que pueden empezar una población invasora. Para las plantas, los propágulos usualmente son semillas o fragmentos de plantas. Para los animales, los propágulos serían individuos o colonias de adultos o inmaduros. La presión del propágulo es la idea simple de que el incremento del número de propágulos liberados aumenta las oportunidades en que la especie se establezca, especialmente si se hacen liberaciones repetidas. La durabilidad del propágulo también es muy importante. Si los propágulos permanecen viables por largos períodos, se desarrollan “bancos de semillas” que permiten sobrevivir malos períodos a una especie y repoblar cuando las condiciones sean favorables. Además, las especies con propágulos dispersados fácilmente son más probables de ser invasores efectivos. Para las plantas, la facilidad en la dispersión de semillas depende principalmente de la morfología de la semilla. Para las especies que usan animales para dispersar semillas, la presencia o ausencia de un buen dispersador de semillas puede jugar un papel crucial.

Para las especies que invaden naturalmente, las características señaladas son establecidas por su biología (cuántas semillas son producidas, cómo se dispersan, etc.). En otros casos, la actividad humana establece el número de propágulos y su distribución. Los hogares suburbanos construidos en áreas boscosas, por ejemplo, proveen de múltiples sitios en los que los arbustos u otras plantas quedan libres para dispersarse en el bosque. La plantación de grandes números de plantas ornamentales incrementa la presión del propágulo de especies usadas comúnmente, causando que los jardines se conviertan en áreas representativas de las invasiones de especies en los alrededores.

### RESISTENCIA BIÓTICA

Después de arribar, los invasores deben experimentar un crecimiento de población positivo si sus números y rangos van a incrementarse. De otra forma, el grupo inicial morirá. El crecimiento de población positivo requiere que las tasas de muerte sean menores que las tasas reproductivas. La resistencia biótica es el concepto de que algunos lugares son más favorables que otros para una especie invasora debido a menores muertes causadas por herbívoros, depredadores o patógenos. Para las plantas, la resistencia biótica también incluirá la competencia con otras plantas por espacio o recursos limitados, lo que reduce el crecimiento y la producción de semillas. A las aves marinas que inicialmente colonizaron nuevas islas, les fue mejor en islas libres de depredadores, comparadas con las islas con ratas.

## DISTURBIO DEL HABITAT

“El disturbio prepara el semillero”. El disturbio es visualizado más fácilmente en relación con las plantas invasoras. Para algunos tipos de plantas, el suelo perturbado, donde se han eliminado las especies locales, disminuye el impacto de la competencia en la sobrevivencia de la plántula del invasor, haciendo más fácil el establecimiento. El disturbio puede ser causado por el pastoreo animal (Merlin y Juvik, 1992), incendios (Milberg y Lamont, 1995), la acción mecánica de ríos (Hood y Naiman, 2000), acciones humanas o por tormentas. El disturbio del habitat también puede disminuir las tasas de depredación. En Isla Navidad, por ejemplo, los cangrejos rojos terrestres (*Gecarcoidea natalis* Pocock) son un factor clave de mortalidad del caracol africano gigante invasor (Lake y O’Dowd, 1991). Al cortar los árboles disminuyeron las densidades del cangrejo, haciendo que tales áreas sean más propensas a la invasión del caracol que los bosques lluviosos intactos.

## ECOLOGÍA E IMPACTO DEL INVASOR

Algunos efectos de los invasores pueden ser fotografiados: una serpiente arborícola café tragando huevos del atrapamoscas de Guam sería digna de National Geographic. Otros impactos – como la muerte gradual de los árboles hospederos del adélgido lanudo del abeto – sólo son visibles después de muchos años. Relacionar al adélgido con grupos de falsos abetos muertos es posible pero algo indirecto. Pero ¿quién podría conectar el declinamiento de la mariposa nativa *Pieris napi oleracea* Harris con la invasión de una mariposa plaga exótica *Pieris rapae* (L.), sin fastidiar el eslabón invisible del parasitismo compartido (Benson *et al.*, 2003)? Ocurren conexiones aun más difíciles cuando las especies invasoras cambian las características del habitat en formas que conducen a las poblaciones de especies nativas a un declinamiento largo y lento, conforme sus habitats se vuelven demasiado secos o se queman muy a menudo o tienen demasiado nitrógeno en el suelo.

## MUERTE DIRECTA

Los insectos y los fitopatógenos invasores pueden ser selectivos, matando la mayoría a unos pocos hospederos favoritos pero permitiendo que los miembros de la comunidad restante se ajusten lo mejor que puedan. El hongo invasor que destruyó al castaño americano *Castanea dentata* (Marsham) Borkjasuer afectó a una sola especie. Otras especies de árboles, principalmente encinos, llenaron los huecos. La muerte directa por depredadores más generalistas puede cortar un sendero más amplio. La introducción de zorros rojos en Australia redujo la abundancia de al menos once especies de marsupiales de tamaño mediano (Kinnear *et al.*, 2002).

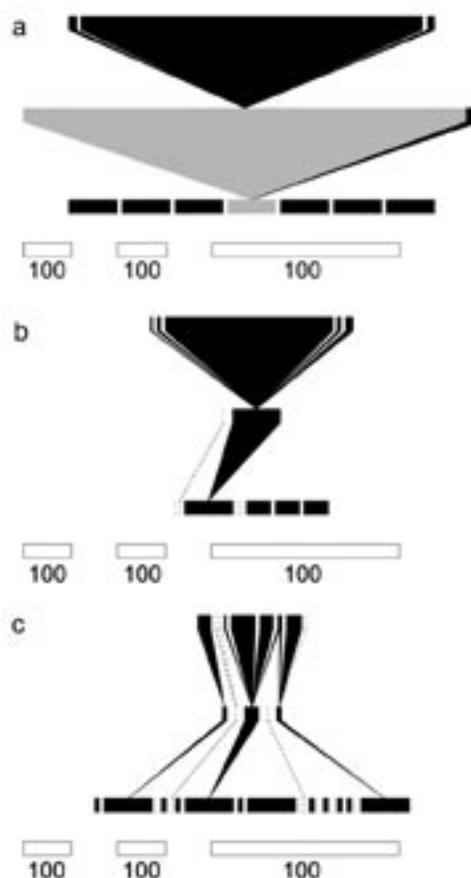
## COMPETENCIA POR ESPACIO O RECURSOS

Las plantas invasoras pueden crecer más que las plantas nativas, quitándoles el acceso al suelo y a la luz. Algunas especies invasoras pueden sofocar directamente a las nativas, tal como la enredadera zorrillo *Paederia foetida* L. que cubre a los árboles de madera dura

en los Everglades de la Florida (Pemberton and Pratt, 2002). Otras plantas invasoras simplemente aumentan su cubierta del suelo en detrimento de las especies nativas, como cuando *Lythrum salicaria* L. reemplaza a la espadaña (*Typha* sp.) en pantanos de agua dulce (Blossey, 2002). Aún algunos animales, principalmente especies con baja movilidad, pueden ser desposeídos de su espacio vital. Las densas incrustaciones del mejillón cebra afectan severamente a los mejillones perlados (Unionidae), filtrando el alimento y obstruyendo las valvas de los mejillones nativos.

## CAMBIOS EN LAS REDES ALIMENTICIAS

Cualquier relación “A come B” está incrustada en una red alimenticia más amplia (ver Capítulo 9). En algunos casos, las acciones de un invasor pueden cambiar grandes porciones de la red alimenticia de una comunidad, incrementando bastante el impacto del invasor. Por ejemplo, cuando la perca del Nilo *Lates niloticus* L., un pez depredador grande, fue liberado en el Lago Victoria (en el este africano), la red alimenticia sufrió una contracción masiva, quizá con tantas como 200 especies nativas de peces en desaparición (Goldschmidt, 1996; Seehausen *et al.*, 1997) y la mayoría de la energía alimenticia fue redirigida hacia la perca del Nilo y dos depredadores menores. Interesantemente, hay evidencias que sugieren que no todas las especies que se creían extintas lo fueron, sino que redujeron significativamente su densidad. Además, parece que la pesca excesiva de la perca del Nilo está permitiendo que algunas especies de peces se recobren parcialmente (Balirwa *et al.*, 2003). Las plantas invasoras también pueden alterar dramáticamente las redes alimenticias de una comunidad, dominando el nivel de productor. El arbusto Bitou *Chrysanthemoides monilifera rotundata* (DC.) T. Norl, una planta invasora de comunidades de dunas arenosas en el sureste de Australia, disminuyó significativamente la diversidad del nivel de herbívoros y parasitoides en las comunidades invadidas (Willis y Memmott, 2005) (Figura 7-11).



**Figura 7-11a,b,c.** Las cadenas alimenticias en comunidades de dunas arenosas en el sureste de Australia que son infestadas fuertemente (a) o moderadamente (b) por el arbusto invasor bitou *Chrysanthemoides monilifera rotundata* (DC.) T. Norl muestran una diversidad de especies drásticamente disminuida, al ser comparadas con las mismas comunidades libres de esa maleza (c). (Reproducida con permiso de Willis and Memmott, 2005: *Biological Control* 35: 299-306).

## CAMBIOS EN LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DEL HABITAT

Los invasores también pueden cambiar física y químicamente los habitats invadidos. Por ejemplo, los castores (*Castor canadensis* Kuhl) convierten corrientes de agua fría en habitats acuáticos calientes. Las especies aptas para definir físicamente un habitat a veces son llamadas ingenieros del ecosistema (Crooks, 2002). Tales especies pueden modificar habitats en diversas formas, incluyendo: (1) el incremento en la frecuencia o intensidad de los incendios en pastizales (D'Antonio y Vitousek, 1992), (2) la disminución de las tablas de agua (Neill, 1983; Vitousek, 1986), (3) el incremento en la salinidad del suelo (Kloot, 1983) y (4) el aumento del nitrógeno en suelos estériles (Vitousek, 1990; Ley y D'Antonio, 1998; Hughes y Denslow, 2005).