

Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa

M. Vilà¹, S. Bacher², P. Hulme³, M. Kenis⁴, M. Kobelt, W. Nentwig⁵, D. Sol⁶, W. Solarz⁷

(1) Centre De Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals and Unitat de Biologia animal, Biologia vegetal y Ecologia. Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona)

(2) Zoological Institute, University of Bern, Baltzerstr. 6, CH 3012 Berna (Suiza).

(3) NERC Centre for Ecology and Hydrology, Banchory, Kincardineshire (Escocia).

(4) CABI Bioscience Switzerland Centre, 1, Rue des Grillons, 2800 Delémont (Suiza)

(5) Zoological Institute, University of Bern, Baltzerstr. 6, CH 3012 Berna (Suiza).

(6) Centre De Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals and Unitat de Biologia animal, Biologia vegetal y Ecologia. Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona)

(7) Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Science, Mickiewicza 33. 31-120 Krakow (Polonia)

Los impactos ecológicos de las especies introducidas constituyen uno de los aspectos menos investigados de la ecología de las invasiones, especialmente en Europa. La mayor parte de los estudios realizados se han restringido a especies que tienen un impacto económico inmediato. Hemos revisado la literatura centrada en los efectos de plantas y animales vertebrados terrestres invasores sobre especies nativas y ecosistemas receptores en Europa. Las plantas invasoras pueden interferir con las especies nativas por competencia o mediante la producción de sustancias alelopáticas. A escala de comunidad, el impacto más estudiado ha sido la disminución de la biodiversidad y el desplazamiento local de alguna de ellas. Las plantas invasoras también pueden interferir con niveles tróficos superiores; tal es el caso de la competencia por polinizadores. A escala de ecosistema, las invasoras pueden modificar los ciclos de nutrientes (por ejemplo, especies fijadoras de N), la disponibilidad de agua, e incluso alterar los regímenes de perturbación. En el caso de la invasión por vertebrados, si la especie ocupa el mismo nicho ecológico que una especie nativa, una de las dos puede llegar a interferir con la otra. Normalmente, estas interferencias entre especies son causadas por competencia por el alimento u por otros recursos, depredación directa o transferencia de patógenos. Los vertebrados invasores también pueden provocar alteraciones considerables en la estructura de la vegetación y en la sucesión.

Palabras clave: competencia, depredación, diversidad, especies exóticas, introducción de especies, perturbación.

Ecological impacts of terrestrial invasive plants and vertebrates in Europe. The impact of introduced species is one of the least studied aspects of the ecology of biological invasions especially in Europe. Most studies have focussed on those species with an economic impact. We have reviewed the literature on the effects of invasive plant and terrestrial vertebrate species on native species and receptive ecosystems in Europe. Invasive plants can interfere by competition or allelopathy with native plants. At the community level, the most studied impact is that of a decrease of species diversity and the local displacement of some of them. Alien plants can also interfere at high trophic levels such as by competition for pollinators. At the ecosystem level they can change nutrient cycling (i.e. N fixing species), soil water availability and alter natural disturbance regimes. For invasive vertebrates, if they occupy the same ecological niche as a native species, one species may interfere with the other. Usually this happens by competition for food or other resources, via direct predation or transfer of pathogens. They can also considerably alter the vegetation structure and succession.

Key words: alien species, competition, predation, disturbance, diversity, species introduction.

Introducción

La introducción de especies exóticas, y posterior invasión de espacios naturales, constituyen un problema de conservación que ha aumentado el interés de investigadores y de gestores del medio ambiente. La opinión pública también se está concienciando sobre esta problemática, a medida que van surgiendo casos de introducción deliberada o accidental, y se conocen los impactos que algunas especies ocasionan, sobre todo si éstos son económicos. Aún así, los impactos ecológicos de las especies invasoras suponen uno de los aspectos menos investigados de la ecología de las invasiones. La mayor parte de la investigación en este campo ha estado orientada a conocer los factores ecológicos, tanto intrínsecos

(atributos vitales), como extrínsecos, que determinan la invasión. Esta afirmación es especialmente cierta en Europa. Como observación general, podemos decir que los impactos ecológicos de las especies exóticas han sido menos estudiados en Europa que en otros continentes, particularmente Norte América y Oceanía (Levine *et al.*, 2003). Menos del 10% de los estudios sobre impactos de plantas invasoras se han realizado en Europa, mientras que alrededor del 60% provienen de América y más de un 20 % de Oceanía (**Tabla 1**). Esta discrepancia es válida para otros taxones, y parcialmente refleja una menor incidencia de especies invasoras en Europa. Durante mucho tiempo, las especies exóticas en Europa han preocupado únicamente debido al impacto económico que causaban.

Tabla 1. Origen de los estudios que han evaluado el impacto de las plantas invasoras en la estructura de la comunidad vegetal, la competencia con especies vegetales nativas y las interacciones con otros niveles tróficos (Datos obtenidos de Levine *et al.* 2003)

| Impacto | África | América | Antártida | Asia | Europa | Oceanía |
|-------------|--------|---------|-----------|------|--------|---------|
| Comunidad | 3 | 16 | 1 | 1 | 2 | 9 |
| Competencia | 0 | 14 | 0 | 1 | 1 | 5 |
| Trófico | 1 | 20 | 1 | 1 | 5 | 4 |

En este artículo revisamos los impactos ecológicos de especies invasoras vegetales y animales vertebrados terrestres en Europa. La revisión no es exhaustiva, pero nos hemos asegurado de exponer ejemplos de impactos a distintos niveles de complejidad ecológica, desde el nivel poblacional hasta el nivel de ecosistema, teniendo también en cuenta los impactos indirectos.

Impactos de plantas invasoras en poblaciones y comunidades

Bastantes estudios han investigado los cambios en la estructura de las comunidades vegetales causados por la presencia de especies invasoras en diferentes partes del mundo. Sin embargo, muy pocos trabajos han examinado estos cambios en ecosistemas europeos (**Tabla 2, Fig. 1**).

Tabla 2. Especies representativas de plantas invasoras

| Taxón | Impacto Ecológico | Referencia |
|---------------------------------|--|-----------------------|
| <i>Acacia dealbata</i> | Alelopatía | Reigosa, et al., 1984 |
| <i>Acer negundo</i> | Desplazamiento de plantas leñosas nativas del sotobosque | Sachse, 1992 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | Desplazamiento de árboles nativos | Jones, 1945 |
| <i>Impatiens glandulifera</i> | Desplazamiento de vegetación nativa de ribera | Hulme y Bremner, 2006 |
| <i>Heracleum mantegazzianum</i> | Desplazamiento de vegetación nativa de ribera | Pysek y Pysek, 1995 |
| <i>Fallopian japonica</i> | Desplazamiento de vegetación nativa de ribera | Beerling et al., 1994 |
| <i>Ailanthus altissima</i> | Alteración del pH del suelo | Vilà et al., 2006 |
| <i>Oxalis pes caprae</i> | Desplazamiento de plantas anuales nativas | Vilà et al., 2006 |
| <i>Carpobrotus</i> spp. | Desplazamiento de plantas anuales nativas | Vilà et al., 2006 |

| | | |
|------------------------------|--|---------------------------|
| <i>Rhododendron ponticum</i> | Desplazamiento de plantas leñosas nativas del sotobosque | Cross, 1975 |
| <i>Crassula helmsii</i> | Desplazamiento de plantas acuáticas nativas y reducción de la disponibilidad de luz para el bentos | Dawson y Warman, 1987 |
| <i>Gunnera tinctoria</i> | Desplazamiento de vegetación nativa de ribera | Hickey y Osborne, 1998 |
| <i>Rosa rugosa</i> | Desplazamiento de vegetación nativa de los sistemas dunares | Brunn, 2005 |
| <i>Prunus serotina</i> | Desplazamiento de plantas leñosas nativas del sotobosque | Godefroid et al., 2005 |
| <i>Robinia pseudoacacia</i> | Desplazamiento de plantas leñosas nativas del sotobosque | Dzwonko y Loster, 1997 |
| <i>Solidago altissima</i> | Desplazamiento de la vegetación nativa | Weber, 2000 |
| <i>Spartina anglica</i> | Transformación de marismas | Goss-Custard y Moser 1988 |

Figura 1. Las nopaleras originarias de Centroamérica invaden distintos tipos de matorrales mediterráneos (Foto: F. Pugnaire).



En la mayor parte de los casos se han basado en comparaciones de la vegetación de zonas invadidas con la vegetación de zonas adyacentes no invadidas. Por ejemplo, en la República Checa, existe menor diversidad de especies en áreas invadidas por la Umbelífera *Heracleum mantegazzianum* que en áreas no invadidas (Pyšek y Pyšek, 1995). Es importante mencionar que esta pérdida de diversidad local de especies no se produce siempre, sino que a veces tan sólo afecta a algunas formas de vida. En las islas Mediterráneas, por ejemplo, se ha observado una disminución significativa de plantas anuales en comunidades invadidas por *Oxalis pes-caprae* y *Carpobrotus* spp., dos plantas invasoras procedentes de África del Sur. No obstante, los cambios en otras formas vitales fueron específicos de cada ecosistema (Vilà et al., 2006).

Como la mayoría de los estudios mencionados son observaciones, es decir, comparaciones entre parcelas invadidas y no invadidas, los mecanismos responsables de los impactos causados son difíciles de entender. Por ejemplo, en varias ocasiones se ha observado que las plantas invasoras suelen estar en áreas de baja riqueza de especies vegetales y esto ha sido utilizado para llegar a la conclusión de que estas especies reducen la biodiversidad. Sin embargo, tales observaciones no tienen porque ser asociaciones causa-efecto, sino que simplemente indican que aquellas áreas que son pobres en especies son más propicias a ser invadidas. Además, muy pocos estudios han investigado las causas reales de esta pérdida de biodiversidad, pudiendo ser importantes la competencia por los recursos, la excreción de sustancias alelopáticas o las alteraciones de los procesos del ecosistema, como el ciclo del nitrógeno.

Los experimentos en el campo sí pueden demostrar que la causa de un cambio ecológico es debido a la invasión. La respuesta de la vegetación nativa ante la eliminación experimental de una especie exótica puede ser un método bastante robusto de evaluar estos impactos. Hulme y Bremner (2006) eliminaron experimentalmente la planta invasora *Impatiens glandulifera* de en las orillas de arroyos de Gran Bretaña y compararon la respuesta de las comunidades de las que se había eliminado la planta con la de comunidades vecinas que seguían invadidas. La exclusión de esta planta redujo aproximadamente la diversidad de plantas en un tercio. Sin embargo, las especies que respondieron más bruscamente resultaron ser también plantas exóticas. En este caso, el mecanismo responsable de estos cambios en la diversidad fue la competencia por la luz, la cual tiene un marcado impacto en el reclutamiento de plántulas.

Este ejemplo pone de manifiesto la importancia de los diferentes enfoques experimentales a la hora de estudiar los mecanismos responsables de las invasiones biológicas. Otro posible enfoque de estudio de los impactos de las plantas invasoras consistiría en usar series de sustituciones para evaluar la habilidad competitiva de especies invasoras versus especies nativas. *Paspalum paspalodes*, una planta herbácea introducida y la nativa *Aeluropus litoralis* son abundantes en las marismas de la Camargue (Francia). A pesar de coexistir en muchas comunidades, ninguna de las dos aparece cuando la otra es dominante. Esta observación es usada a menudo para apoyar la idea de exclusión competitiva. No obstante, estudios experimentales han revelado que *Paspalum paspalodes* es un fuerte competidor en condiciones de baja salinidad del suelo, pero este patrón se invierte en condiciones de alta salinidad (Mésleard *et al.*, 1993). La conclusión, por lo tanto, es que la abundancia de la especie invasora no viene determinada por mecanismos de exclusión competitiva sino que está relacionada con la presencia de hábitats creados recientemente y muy artificiales.

Las plantas invasoras también pueden modificar la estructura de la comunidad en otros niveles tróficos. Sin embargo, muy pocos estudios han investigado el impacto de las plantas invasoras en la composición, diversidad y comportamiento de los consumidores y descomponedores. Petillon *et al.* (2005) han observado que la presencia de la hierba *Elymus althericus* en marismas salobres de Francia podía alterar la dinámica de poblaciones de arañas. Otros estudios han estudiado la actividad de los polinizadores en función de las diferencias de producción de néctar de especies vegetales nativas y exóticas. Por poner un ejemplo, se ha cuantificado que a lo largo del curso de un río, la planta procedente del Himalaya, *Impatiens glandulifera*, produce más néctar que la planta nativa *Stachys palustris*, y por tanto recibe más visitas de abejorro (Chittka y Schürkem, 2001). Del mismo modo, en las Islas Baleares, la hierba *Lotus cytisoides*, recibe menos visitas de polinizadores en comunidades invadidas por la planta surafricana *Carpobrotus* spp. que en comunidades no invadidas, pero el efecto es opuesto para *Cistus* spp. (Traveset y Moragues, 2004). Es de suponer que las plantas invasoras también pueden modificar las redes de polinizadores y otros organismos con los que establecen relaciones mutualistas, no obstante esto no se ha investigado.

En realidad, existen muy pocos estudios sobre el efecto de plantas invasoras en poblaciones de vertebrados. Un ejemplo sería la reducción del área disponible para la búsqueda de comida de las aves zancudas en áreas invadidas por *Spartina anglica* en estuarios del Reino Unido (Goss-Custard y Moser, 1988).

Impactos de plantas invasoras en el funcionamiento de los ecosistemas

La mayor parte de estudios sobre el efecto de las plantas invasoras en el ciclo de los nutrientes han sido llevados a cabo fuera de Europa, principalmente en los Estados Unidos (Ehrenfeld, 2003, Levine *et al.*, 2003). Por tanto, no podemos asegurar que una especie exótica causante de un determinado impacto en un ecosistema o región de los EEUU genere el mismo efecto en ecosistemas o regiones europeas. Por ejemplo, se ha observado que coníferas como *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus contorta* reducen la cantidad de N del suelo cuando invaden prados del noroeste de Norteamérica (Griffiths *et al.*, 2005). Sin embargo, no podemos saber si esto también ocurre en Europa, en aquellos lugares en los que estas especies han escapado de las plantaciones forestales. Quizás el caso que sí podemos extrapolar son los casos de especies invasoras fijadoras de N, tales como *Myrica faya* y *Acacia* spp. Los estudios muestran claramente que su acceso al N atmosférico conduce a un fuerte incremento de los niveles de N en el suelo en ecosistemas invadidos.

En Europa la mayoría de estudios se han centrado únicamente en evaluar diferencias en las propiedades del suelo entre parcelas invadidas y no invadidas, pero sin tener en cuenta la dinámica de los nutrientes. Estudios que tengan en cuenta esta dinámica son extremadamente necesarios a la hora de identificar medidas de gestión adecuadas para la restauración de

ecosistemas invadidos. Vanderhoeven *et al.*, (2005) analizó los impactos de diversas plantas invasoras en las propiedades químicas del suelo. En ocho parcelas invadidas por cinco especies invasoras (*Fallopia japonica*, *Heracleum mantegazzianum*, *Solidago gigantea*, *Prunus serotina* y *Rosa rugosa*), la composición mineral del suelo fue analizada y se comparó con la de lugares no invadidos adyacentes. En general, los nutrientes esenciales de intercambio aumentaron sus concentraciones, concretamente K y Mn (32% y 34% de incremento, respectivamente). No obstante, existe una gran idiosincrasia en los efectos sobre la química del suelo. Por ejemplo, en la cuenca mediterránea la relación C/N del suelo en áreas invadidas por *Carpobrotus* spp., *Oxalis pes-caprae* y *Ailanthus altissima* puede aumentar, disminuir o no verse alterada según la isla de estudio (Vilà *et al.*, en prensa).

Otro posible impacto de las plantas invasoras es la alteración del ciclo hidrológico, lo cual puede provocar cambios en la tasa y en el régimen de evapotranspiración, e incluso puede producir escorrentías debido a diferencias en las tasas de transpiración, fenología, biomasa de tejido fotosintético o profundidad de las raíces entre especies invasoras y nativas (Levine *et al.*, 2003). Estos impactos no han sido estudiados en Europa, a pesar de que pudieran llegar a ser bastante importantes, sobre todo cuando la planta invasora tiene una forma vital diferente a la de las plantas nativas.

Finalmente, las plantas invasoras también pueden alterar los regímenes de perturbación. Por ejemplo, cuando gramíneas introducidas invaden ciertas localidades, previamente dominadas por especies leñosas, crean una capa continua de combustible, aumentándose así la frecuencia de incendios. Si la planta invasora introducida es muy productiva y sus tejidos vegetales muy inflamables, puede incluso incrementar la intensidad del fuego. Ciertas plantas poseen tejidos más inflamables que las especies nativas debido a relaciones elevadas de área/volumen, mayor contenido de componentes secundarios o menores tasas de descomposición. Todo esto genera un incremento de combustible que hace que los lugares invadidos sean más propicios a los incendios. En garrigas dominadas por *Ampelodesmos mauritanica* se ha modelado que las llamas serían más altas, se alcanzarían temperaturas más altas y habría una mayor liberación de calor que si estuvieran dominadas por arbustos mediterráneos. Esto es debido a que *A. mauritanica* mantiene una proporción elevada de necromasa (hojas secas) en pie y tiene una baja tasa de descomposición, lo que contribuye a la creación de una capa muy gruesa de hojarasca en sistemas invadidos (Grigulis *et al.*, 2005).

Impactos de vertebrados invasores en poblaciones y comunidades

Cuando una especie exótica ocupa el mismo nicho ecológico que una especie nativa, una de las dos puede llegar a interferir con la otra. Normalmente, estas interferencias entre especies son causadas por competencia por el alimento u otros recursos, depredación directa o transferencia de patógenos. El resultado puede ser el desplazamiento de una de las especies por la otra, lo que conlleva la pérdida de biodiversidad (**Tabla 3**).

Tabla 3. Especies representativas de vertebrados terrestres exóticos invasores presentes en Europa con un conocido o fuertemente sospechado impacto en especies nativas

| (Sub)especies exóticas | (Sub)especies nativas | Causa del declive | Referencia |
|-----------------------------|-------------------------|--------------------------|-----------------------------|
| <i>Cervus nippon</i> | <i>Bison bonasus</i> | Vector de parásito | Drozd, 2003 |
| <i>Castor canadensis</i> | <i>Castor fiber</i> | Sustitución | Härkönen, 1999 |
| <i>Mustela vison</i> | <i>Mustela lutreola</i> | Sustitución | Rozhnov, 1993 |
| <i>Mustela vison</i> | <i>Mustela lutreola</i> | Vector de patógeno | Oxenham, 1990 |
| <i>Mustela vison</i> | <i>Mustela putorius</i> | Vector de patógeno | Oxenham, 1990 |
| <i>Rana catesbeiana</i> | <i>Rana esculenta</i> | Depredación | Werner <i>et al.</i> , 1995 |
| <i>Sciurus carolinensis</i> | <i>Sciurus vulgaris</i> | Reposición o sustitución | Bertolino y Genovesi, 2003 |
| <i>Tamias sibiricus</i> | <i>Sciurus vulgaris</i> | Competencia | Chapuis, 2003 |

Como ejemplo tenemos al castor canadiense (*Castor canadensis*), que puede desplazar al castor europeo (*Castor fiber*) porque es mucho más agresivo. Lo mismo ocurre con dos especies de ardillas en Gran Bretaña; la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) ha sido totalmente desplazada por la ardilla gris (*Sciurus carolinensis*), excepto en unos pocos bosques de coníferas. Esto también está ocurriendo en Italia (Bertolino y Genovesi, 2003) donde las poblaciones de ardillas grises (*Sciurus carolinensis*) se han dispersado ampliamente por el país después de su liberación en localidades puntuales. Si la ardilla gris continúa en expansión, puede acabar desplazando a la ardilla roja en la mayor parte de su área de distribución. Además, la ardilla gris tiene el potencial de transmitir enfermedades a la ardilla roja como, por ejemplo, el parapoxvirus, que provoca una enfermedad que para la ardilla roja es letal (Tompkins *et al.*, 2003). De hecho, la transmisión de este patógeno es probablemente el principal motivo por el cual se produce la sustitución de una especie por la otra. De forma similar, la ardilla terrestre de Siberia (*Tamias sibiricus*), que fue liberada en diversos lugares de Europa, desde Holanda hasta Italia, compite exitosamente con varias aves granívoras y con la ardilla roja por los recursos alimenticios. Su gran éxito viene determinado por su mayor densidad de población y por su gran habilidad para almacenar comida.

Otro ejemplo lo tenemos con el ganso de Canadá (*Branta canadensis*), que ha sido introducido reiteradamente con el afán de “enriquecer” la avifauna europea, convirtiéndola, en muchas regiones, en la ave invasora más exitosa de Europa. Esta especie compite con éxito por el espacio con otras aves acuáticas nativas, y esto ha permitido que el rango y el tamaño de sus poblaciones hayan aumentado rápidamente. El pato Mandarín, *Aix galericulata*, que procedente del este de Asia, fue introducido en Europa como ave ornamental en exhibiciones de aves acuáticas. A lo largo del siglo XX, estas aves escaparon de los parques donde habían sido introducidas y formaron grandes poblaciones, sobretodo en el Reino Unido, Holanda y Alemania. Normalmente, este pato anida en cavidades de árboles cercanas al agua. El problema es que estas cavidades suelen ser bastante escasas y esto genera una gran competencia entre aves con el mismo tipo de nidificación. Por ejemplo, compite con el ave nativa porrón osculado (*Bucephala clangula*) (Davies, 1988).

Dentro de los reptiles, la tortuga de Florida o galápago americano (*Trachemys scripta*) y otras tortugas exóticas compiten por el alimento y por lugares soleados con el galápago europeo *Emys orbicularis*, que suele ser muy escasa. El galápago americano y otras especies de tortugas acuáticas son liberados constantemente y en grandes cantidades en aguas europeas. Aunque no pueden reproducirse en la mayoría de zonas de Europa, probablemente debido a restricciones de temperatura, tienen una vida muy larga, y al ser depredadoras generalistas tienen un gran impacto sobre la biodiversidad nativa (Cadi y Joly, 2003).

Impactos de vertebrados invasores en el funcionamiento de los ecosistemas

Se ha observado que algunas especies exóticas, que ocupan nichos vacíos en Europa, provocan alteraciones considerables de la estructura y sucesión vegetal (**Fig. 2**). Por ejemplo, el coipú *Myocastor coypus* ha causado extinciones locales de plantas acuáticas debido al sobrepastoreo, mientras que la rata almizclera *Ondatra zibethicus* ha originado fuertes cambios en las orillas de lagos y ríos, teniendo un impacto muy destructivo en comunidades de plantas acuáticas debido al pastoreo.



Figura 2. La cotorra de pecho gris invade zonas urbanas y periurbanas, y se alimenta de varias plantas exóticas (Foto: D. Sol).

En el caso que una especie exótica reemplace a una europea, es decir que ocupe su mismo nicho ecológico, la alteración de la estructura del hábitat es menos obvia. Ha habido mucha controversia sobre si la especie exótica ciervo sika (*Cervus nipon*) ejerce una influencia diferente sobre la vegetación que el ciervo rojo (*Cervus elaphus*). Asimismo, se ha comprobado que las cabras salvajes o domesticadas *Capra aegagrus hircus* influyen sus hábitats, sobre todo en las islas mediterráneas, de una forma muy similar a como lo hacían sus congéneres nativos, a los que reemplazaron. Siendo así, el castor de Canadá (*Castor canadensis*) no supondría un riesgo específico para la naturaleza, porque modifica su hábitat de la misma forma que el castor europeo *C. fiber*.

Algunos depredadores exóticos provocan grandes impactos en la cadena trófica y en la biodiversidad de las comunidades que invaden. Por ejemplo, el mapache *Procyon lotor* es un omnívoro que almacena productos alimenticios, principalmente material vegetal, invertebrados y vertebrados (Lutz, 1980). A pesar de tener un claro efecto sobre la biodiversidad local (especialmente en aves nidificantes), la magnitud de este impacto ha sido muy discutida por diferentes expertos. En zonas donde los mapaches se alimentan principalmente de un solo tipo de presa, como por ejemplo cangrejos, almejas o insectos, se han detectado impactos considerables en la composición de la comunidad. En el caso del perro mapache (*Nyctereutes procyonoides*) la situación es muy parecida. Al ser un depredador omnívoro, no daña seriamente a ciertas especies, pero los impactos globales en anfibios, por ejemplo, son notables. Muchos de los anfibios que constituyen la mitad de la dieta de los perros mapache se encuentran en peligro de extinción en Europa Central (Barbu, 1972; Kauhala, 1996). Los impactos producidos por depredadores exóticos en aves han sido sobreestimados en varias ocasiones. Estudios de erradicación de depredadores en Finlandia indicaron que éstos eran menos dañinos para aves de caza que lo que se sospechaba inicialmente (Opermanis *et al.*, 2001; Kauhala, 2004). Los mapaches y perros mapache posiblemente ejercen competencia sobre dos depredadores nativos, el tejón (*Meles meles*) y el zorro (*Vulpes vulpes*), pero hasta la fecha no hay datos que apoyen esta suposición.

El visón americano (*Mustela vison*) provoca grandes daños en otros animales, reduciendo las poblaciones de mamíferos acuáticos y aves, como, por ejemplo, lagomorfos, topillos y varias especies de aves acuáticas. En un experimento realizado en Suecia, el visón fue eliminado de algunas islas durante varios años. En comparación con las islas control, la densidad reproductiva de la mayoría de especies de aves acuáticas aumentó como respuesta a la extracción del visón, mientras que las aves acuáticas grandes no fueron afectadas. Se comprobó, así, que la presencia del visón americano reducía localmente la diversidad de la comunidad de aves (Nordström *et al.*, 2002).

La rana toro (*Rana catesbeiana*) tiene un gran tamaño, una alta movilidad, hábitos alimenticios generalistas y una inmensa capacidad reproductiva. Todas estas características la convierten en una especie invasora extremadamente exitosa, suponiendo una gran amenaza para la biodiversidad. Las presas de las ranas toro son muy variadas, incluyendo especies de ranas nativas, tortugas, serpientes y aves acuáticas. En Alemania, mediante el análisis del estómago de varias ranas toro se pudo comprobar que la rana verde nativa (*R. esculenta*) está sustancialmente amenazada, así como también otras especies de ranas (Werner *et al.*, 1995). Por tanto, la rana toro es considerada la mayor responsable de la pérdida de varias especies nativas, que no pueden competir con esta gran rana. Asimismo, al contrario de lo que pasa con otras especies, los renacuajos de la rana toro americana no son depredados por peces, lo cual supone una ayuda adicional para las poblaciones de esta especie.

Aparte de los depredadores generales que hemos mencionado, también existen varias especies de roedores que provocan grandes cambios en la biodiversidad. La rata almizclera *Ondatra zibethicus* se alimenta de invertebrados, ante todo cangrejos de río y moluscos. La depredación de mejillones nativos (Fam. Unionidae) genera fuertes impactos, que regularmente acaban con extinciones locales. (Wolk 1979; Jokela y Mutikainen, 1995). Igualmente, el coipú (*Myocastor coypus*) reduce el hábitat necesario para la reproducción de varias aves acuáticas y destruye las huevas de los peces. La destrucción de nidos y depredación de huevos y/o juveniles ha sido observada en varias especies de aves.

Patógenos, parásitos y riesgos económicos

Todos los animales transportan una gran cantidad de patógenos y parásitos. De esta manera, las especies exóticas pueden comportarse como reservas de parásitos y patógenos de humanos o de animales domésticos, y pueden transferirlos a otras especies susceptibles.

Los mapaches (*Procyon lotor*) son portadores de enfermedades infecciosas como la rabia, el moquillo, el parvovirus felino y canino, adenovirus canino y la enfermedad de Aujeszky, también conocida como pseudorabia (Gey, 1998; Riley *et al.*, 1998). Además, también actúan como huéspedes de varios parásitos que provocan enfermedades como la trypanosomiasis, la coccidiosis, y la toxoplasmosis. La mayoría de poblaciones de animales en Europa están infectadas por la lombriz intestinal del mapache, *Baylisascaris procyonis*. En Europa, el primer caso de infección en humanos por este parásito se produjo en 1991, a partir de un mapache doméstico. Esta lombriz intestinal causa encefalitis severa, o incluso fatal, en una gran variedad de aves y mamíferos, incluido el hombre. Los humanos se pueden infectar a través de la ingestión de partículas de suelo u

otros materiales contaminados con las heces de mapaches portadores de huevos. Particularmente, los niños son el grupo con mayor riesgo de infección.

El ciervo sika *Cervus nipon* transmitió un nemátodo chupador de sangre asiático (*Asworthius sidemi*) a Europa del Este y, probablemente, a otras partes de Europa (e.g. Francia). Este nemátodo llegó a afectar al 100% de las poblaciones polacas de visón Europeo (*Bison bonasus*), una especie amenazada globalmente, y de corzo (*Capreolus capreolus*) y ciervo rojo (*Cervus elaphus*). El ganado vacuno y ovino también es susceptible de ser infectado por este parásito (Drozd et al., 2003).

El perro mapache (*Nyctereutes procyonoides*) juega un papel importante como vector de enfermedades y parásitos como la rabia, la triquina (*Trichinella* spp.), y la hidatidosis (*Echinococcus multilocularis*), que afectan a humanos y a otros depredadores. El visón americano (*Mustela vison*) ha transmitido la enfermedad Aleutiana al visón europeo (*Mustela lutreola*), al hurón domesticado (*Mustela putorius furo*), y a otros mustélidos salvajes. Mientras que el visón americano parece estar adaptado a esta enfermedad, los otros mustélidos son susceptibles a ella (Oxenham, 1990).

La paloma *Columba livia domestica* lleva consigo patógenos y parásitos como paramyxovirus, *Chlamydochloa psittaci*, *Salmonella* spp., *Trichomonas gallinae*, *Eimeria* spp., *Capillaria* spp., y *Ascaridia columbae*. Algunos de ellos también afectan a humanos (por ejemplo, provocando la psitacosis), y a pájaros domésticos (Dove et al., 2004). Por último, la rana toro transmite vectores de enfermedades a otros anfibios (Daszak et al., 1999).

Hay dos grandes roedores que han provocado elevados costes económicos. En primer lugar, la rata almizclera *Ondatra zibethicus*, debido a su actividad excavadora, ocasiona grandes daños en canales, diques y acequias provocando daños significativos en las infraestructuras de defensas contra inundaciones. Solamente en Alemania, estos costes han sido estimados en 12 millones de euros anuales (Reinhardt et al., 2003). En segundo lugar, el coipu (*Myocastor coypus*), que se encuentra principalmente en el sur de Europa, degrada las orillas de ríos, afecta los flujos de agua (acelerando la colmatación del lecho del río), amenaza los recursos hídricos y desbarata diversas estructuras, como los sistemas de desagüe, aumentando el riesgo de inundaciones. En el año 2000, los costes de reparación de los daños sufridos en orillas de río fueron estimados, sólo en Italia, en 1,5 millones de euros.

Siempre que las especies exóticas se convierten en plagas en asentamientos humanos o contaminan el ambiente con sus heces, causan problemas higiénicos. En áreas urbanas, el mapache (*Procyon lotor*) puede crear molestias a la gente, porque entra en las casas, acumula comida que encuentra en las basuras y puede llegar a ser muy abundante en vertederos. La paloma (*Columba livia domestica*) puede alterar con sus heces el color de edificios antiguos y monumentos, destruyendo también sus superficies. De la misma manera, el ganso de Canadá (*Branta canadensis*) deposita sus heces, degradando parques y campos de golf.

Los perjuicios económicos causados por herbívoros también han sido analizados, aunque normalmente estos análisis han sido descriptivos, y raramente cuantitativos. El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) es conocido por ser una plaga para la agricultura. Las pérdidas económicas que provoca en campos de cereales en las islas Británicas han sido estimadas en 40 millones de libras esterlinas anuales (Pimentel, 2002). El coipu (*Myocastor coypus*) y la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*), afectan los cultivos y reducen las cosechas. El mapache (*Procyon lotor*) puede convertirse en una gran molestia para los granjeros porque se come las aves de corral y causa daños en los cultivos (sobretudo en los cultivos de maíz). La ardilla gris (*Sciurus carolinensis*) causa daños en las plantaciones forestales británicas porque arranca la corteza, dañando el árbol. Finalmente, la ardilla listada (*Tamias sibiricus*) puede destruir hasta la mitad de la producción de frutos secos del bosque, causando daños en los cultivos de grano, jardines y huertos (Long, 2003).

Conclusiones

Las conclusiones principales de la presente revisión son:

1. En general, hemos visto que existen, en proporción, más impactos ecológicos en islas que en continentes y, por tanto, podemos deducir que las islas europeas llevan asociados mayores riesgos. Se necesita más investigación sobre el porqué las islas tienen diferente susceptibilidad a las invasiones biológicas que las regiones continentales más cercanas.
2. El conjunto de estudios analizado está fuertemente sesgado: la mayor parte de ellos se centran en especies y hábitats considerados "importantes", tanto para la opinión pública como para los investigadores. Por ejemplo, de entre los vertebrados terrestres, los mamíferos y las aves han sido mucho más estudiados que los anfibios y reptiles.
3. Salvo excepciones, se desconoce si los impactos asociados a las especies exóticas son causados por la abundancia de una determinada especie (es decir si dependen de la densidad), o están asociados a características específicas de sus rasgos de vida. Además, las razones por las cuales algunos ecosistemas se ven más afectados por especies invasoras que otros son aún desconocidas. La invasibilidad de los ecosistemas ha sido bastante estudiada, y existen evidencias crecientes de que está asociada con la presión de propágulos, las perturbaciones, la falta de resistencia

biótica y la disponibilidad de recursos. Por el contrario, el marco teórico de los impactos que las invasiones biológicas generan en ecosistemas está mucho menos desarrollado. Sin embargo, esta información es necesaria a la hora de predecir si los impactos de las especies invasoras son dependientes del contexto, y a la hora de poder clasificar los impactos.

4. La mayor parte de los estudios existentes se basan en observaciones. En el caso de las plantas, sería necesario realizar más experimentos y comparar entre especies invasoras que causan algún tipo de daño y otras que no causan ningún impacto. También serían interesantes manipulaciones experimentales, tanto de especies invasoras como de especies nativas o del flujo de recursos, ya que pueden ser particularmente efectivas para mejorar las predicciones sobre qué especies pueden causar mayores impactos.
5. Por razones éticas y logísticas el estudio de los impactos de los vertebrados se basará en análisis comparativos y no en experimentos, a menos que se puedan hacer seguimientos una vez se ha controlado o erradicado la especie invasora.

Agradecimientos

Texto basado en el documento: D.2.3.1. *Review of current knowledge of genetic, population and ecosystem hazards arising from invasions* del Proyecto Europeo del VI Programa Marco ALARM (Assessing large-scale risks with tested methods).

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto europeo del VI Programa Marco ALARM (Nº de contrato 506675) y el Proyecto del Ministerio de Ciencia y Tecnología RINVE. Agradecemos a J. Andreu la traducción del documento original.

Referencias

- Barbu, P. 1972 Beiträge zum Studium des Marderhundes, *Nyctereutes procyonoides ussuriensis* Matschie, 1907, aus dem Donaudelta. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 20: 375-405.
- Bertolino, S. y Genovesi, P. 2003. Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in , and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biological Conservation* 109: 351-358.
- Bruun, H.H. 2005 Biological Flora of the British Isles: *Rosa rugosa* Thunb. ex Murray. *Journal of Ecology* 93: 441-470.
- Cady, A. y Joly, P. 2004. Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiversity and Conservation* 13: 2511-2518.
- Chapuis, J.L. 2003. La tamia de Sibérie: *Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769) In: Pascal M, Lorvelec O, Vigne J-D , Keith P, Clergeau P (eds) *Évolution Holocène de la Faune de Vertébrés de France : Invasions et Disparitions*, Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum Nacional d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, , pp. 312-313.
- Cross, J.R. 1975. Biological flora of the British Isles. *Rhododendron ponticum* L. *J. Ecol.* 63:345-364.
- Daszak, P., Berger, L., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D., Earl Green, D., Speare, R. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases* 5: 735-748.
- Davies, A. 1988. The distribution and status of the Mandarin duck *Aix galericulata* in . *Bird Study* 35: 203-208.
- Dawson, F.H. and Warman E.A. 1987. *Crassula helmsii* (T.Kirk) Cockayne; is it an aggressive alien aquatic plant in ? *Environmental Conservation* 42: 247-272.
- Dove, A., Zorman-Rojs, O., Vergles Rataj, A., Bole-Hribovsek, Krape, U., Dobeic, M. 2004. Health status of free-living pigeons (*Columba livia domestica*) in the city of Ljubljana. *Acta Veterinaria Hungarica* 52: 219-216.
- Drozdz, J., Demiaszkiewicz, A.W., Lachowicz, J. 2003. Expansion of the Asiatic parasite *Ashworthius sidemi* (Nematoda, Trichostrongylidae) in wild ruminants in Polish territory. *Parasitology Research* 89: 94-97.
- Dzwonko, Z., Loster, S. 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern . *Journal of Applied Ecology* 34: 861-870.
- Ehrenfeld, J.G. 2003. Effect of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6: 503-523.

- Gey A.B. 1998. Endoparasite Fauna of the Raccoon (Procyon lotor) in Hesse, . Dissertation thesis, University of Giessen, , 203 pp.
- Godefroid, S., Phartyal, S.S., Weyembergh, G., Koedam, N. 2005. Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (Prunus serotina) in deciduous forest understory in . *Forest Ecology and Management* 210: 91-105.
- Goss-Custard, J.D., Moser, M.E. 1988. Rates of change in the numbers of dunlin, *Calidris alpina*, wintering in British estuaries in relation to the spread of Spartina anglica. *Journal of Applied Ecology* 25, 95-109.
- Grigulis, K., Lavorel, S., Davies, I.D., Dossantos, A., Lloret, F., Vilà, M. 2005. Landscape positive feedbacks between fire and expansion of a tussock grass in Mediterranean shrublands. *Global Change Biology* 11: 1042-1053.
- Härkönen, S. 1999. Forest damage caused by the Canadian beaver (Castor canadensis) in South Sava, Finland. *Silva Fennica* 33: 247-259.
- Hickey, B., Osborne, B. 1998. Effect of Gunnera tinctoria (Molina) Mirbel on semi-natural grassland habitats in the west of . In *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. (eds Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I., Williamson, M. (eds) . Backhuys Publishers, pp. 195–208. Leiden
- Hulme, P.E., Bremner, E.T. 2006. Assessing the impact of Impatiens glandulifera on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology* 43: 43-50.
- Jokela, J., Mutikainen, P. 1995. Effect of size-dependant muskrat (Ondatra zibethica) predation on the spatial distribution of a freshwater clam, Anodonta piscinalis Nilsson (Unionidae, Bivalvia). *Canadian Journal of Zoology* 73: 1085-1094.
- Jones, E.W. 1945. Biological Flora of the British Isles: Acer pseudoplatanus L. *Journal of Ecology*: 32 220-237.
- Kauhala, K. 1996. Introduced carnivores in Europe with special reference to central and northern Europe. *Wildlife Biology* 2: 197-204.
- Kauhala, K. 2004. Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in . *Folia Zool* 53: 367-378.
- Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impact of exotic plant invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B* 270: 775-781.
- Long, J.L. 2003. Introduced Mammals of the World. Their History, Distribution and Influence. CABI, Wallingford, UK, 589 pp.
- Lutz, W. 1980. Teilergebnisse der Nahrungsanalysen am Waschbären (Procyon lotor L.) in Nordhessen. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 26: 61-66.
- Mesléard, F., Ham, L.T., Boy, V., van Wijck, C., Grillas, P. 1993. Competition between an introduced and an indigenous species: the case of Paspalum paspaloides (Michx) Scribner and Aeluropus littoralis (Gouan) in the Camargue (southern France). *Oecologia* 94 : 204-209.
- Nordström, M., Högmänder, J., Nummelin, J., Laine, J., Laanetu, N., Korpimäki, E. 2002. Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink. *Ecography* 25: 385–394.
- Oopermanis, O., Mednis, A., Bauga, I. 2001. Duck nests and predators: interaction, Specialisation and possible management. *Wildlife Biology* 7: 87-96.
- Oxenham, M. 1990. Aleutian disease in the ferret. *Veterinary Records* 126: 585.
- Petillon, J., Ysnel, F., Canard, A., Lefeuvre, J.C. 2005. Impact of an invasive plant (Elymus athericus) on the conservation value of tidal salt marshes in western and implications for management: Responses of spider populations. *Biological Conservation* 126: 103-117.
- Pimentel, D. 2002. Biological Invasions. Economics and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species. CRC Press, Boca Raton, ..

- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the . *Ecological Economics* 52: 273-288.
- Pyšek, P., Pyšek, A. 1995. Invasion by Heracleum mategazzianum in different habitats in the Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 6: 711-718.
- Pyšek, P., Sádlo, J., Mandák, B. 2002. Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia* 74: 97–186.
- Reigosa, M.J., Casal, J.F., Carballeira, A. 1984. Efectos alelopáticos de Acacia dealbata Link durante su floración. *Studia Oecologica* 5: 135-150.
- Reinhardt, F., Herle, M., Bastiansen, F., Streit, B. 2003. Economic Impact of the Spread of Alien Species in . Federal Environmental Agency of Germany, 190 pp.
- Riley, S.D., Hadidian, J., Manski, D.A. 1998. Population density, survival, and rabies in racoons in an urban national park. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1153-1164.
- Rozhnov, V.V. 1993. Extinction of the European mink: Ecological catastrophe or a natural process? *Lutreoloa* 1: 10-16.
- Sachse, U. 1992. Invasion patterns of boxelder on sites with different levels of disturbance. *Verhandlungen der Gesellschaft Oekologie* 21: 103-111.
- Tompkins, D.M., White, A., Boots, M. 2003. Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* 6: 189-196.
- Traveset, A., Moragues, E. 2004. Effect of Carpobrotus spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122: 611-619.
- Vanderhoeven, S., Dassonville, N., Meerts, P. 2005. Increased topsoil mineral nutrient concentrations under exotic invasive plants in . *Plant and Soil* 275: 169-179.
- Vilà, M., Tessier, M., Suehs, C.M., Brundu, G., Carta, L., Galanidis, A., Lambdon, P., Manca, M., Médail, F., Moragues, E., Traveset, A., Troumbis, A.Y., Hulme, P.E. 2006. Local and regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* (en prensa).
- Weber, E. 2000. Biological flora of Central Europe: Solidago altissima L. *Flora* 195: 123–134.
- Werner, E.E., Wellborn, G.A., McPeck, M.A. 1995. Diet composition in postmetamorphic bullfrogs and green frogs: Implications for interspecific predation and competition. *Journal of Herpetology* 29: 600-607.
- Wolk, K. 1979. Malze (Bivalvia) pozywieniem pizmarka (Ondatra zibethica L.) w Puszczy Augustowskiej na jeziorze Wigry. *Przegląd Zoologiczny* 23: 248-250.