

Especies invasoras: cambios na investigación ecolóxica ao longo de medio século

Invasive species: changes in ecological research through half-century

ELVIRA BLANCO & MARGARITA BASANTA*

Área de Ecoloxía, Departamento de Biología Celular e Ecoloxía, Facultade de Biología, Universidade de Santiago de Compostela. 15782 Santiago de Compostela.

*Corresponding author: m.basanta@usc.es

(Recibido: 01/03/2015; Aceptado: 06/04/2015; Publicado on-line: 20/04/2015)

Resumo

O impacto das especies invasoras foi crecente ao longo das últimas décadas, causando importantes efectos ambientais, económicos e sanitarios. Neste traballo faise unha revisión da problemática asociada a estes organismos, prestando especial atención aos cambios que se foron producindo nos centros de interese na investigación. Segundo o proxecto DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*) da Comisión Europea, actualmente hai máis de 12000 especies non nativas rexistradas en Europa, o que informa sobre a relevancia deste tema, e pon de manifesto a necesidade dunha colaboración internacional e un enfoque multidisciplinar para mellorar a xestión destes organismos.

Palabras chave: invasións biolóxicas, efectos ecolóxicos, estrutura da comunidade, funcionamento do ecosistema, biodiversidade.

Abstract

The impact of invasive species has increased through the last few decades, generating important environmental, economic and health effects. Here, a review is made about the problems associated to biological invasions, focusing on the changes in the scientific research along the last decades. According to the European Commission project DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*), more than 12000 non native species are currently registered for Europe, which shows the relevance of this issue, highlighting the need to a multidisciplinary approach, with international cooperation, in order to improve the management of these organisms.

Keywords: biological invasions, ecological effects, community structure, ecosystem functioning, biodiversity.

INTRODUCCIÓN

A dispersión e colonización de hábitats por diversas especies produciuse de forma natural ao longo da historia da vida na Terra. Porén, o proceso actual de globalización vinculado á actividade humana, aínda que aporta numerosos beneficios á nosa especie, implica unha aceleración da homoxe-

neización biótica, e supón o intercambio intencionado ou imprevisto dun número de especies cada vez maior entre ecosistemas separados. Algunhas das especies foron e son capaces de establecerse e expandirse nos novos hábitats (LEVINE *et al.*, 2003). Así, as invasións biolóxicas considéranse actualmente, xunto coa destrución de hábitats, unha das principais causas de perda de biodiversidade

(LEVINE *et al.*, 2003; SIMBERLOFF, 2004; SHIRLEY & KARK, 2006).

O estudo sistemático das invasións biolóxicas comezou coa publicación do libro de Charles ELTON *The ecology of invasions by animals and plants* (1958). Máis de 50 anos despois, o libro de Elton segue a ser o máis citado nesta nova área da ecoloxía (RICHARDSON & PYŠEK, 2008). Nas últimas décadas, o recoñecemento dos problemas asociados coas invasións biolóxicas medrou de forma exponencial. Isto apréciase, a nivel científico, no número de traballos publicados sobre o tema (SIMBERLOFF, 2004; LOCKWOOD *et al.*, 2007; RICHARDSON & PYŠEK, 2008; LOWRY *et al.*, 2013), como se pode ver na Fig. 1, e tamén obsérvase a nivel de interese social na cantidade de referencias ás especies non nativas na prensa escrita.

Xunto co libro de Elton, outro punto clave no desenvolvemento e afianzamento da ecoloxía das invasións foi o programa SCOPE (*Scientific Committee on Problems of the Environment*), iniciado en 1969 e desenvolvido a mediados dos anos 80. O resultado do traballo destes ecólogos foi unha aproximación cara ás especies non nativas cun interese na conservación (LOCKWOOD *et al.*, 2007). En certo modo, o esforzo deste comité foi continuado anos máis tarde polo GISP (*Global Invasive Species Programme*, establecido en 1997) a nivel mundial, e a nivel europeo polo programa DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*, iniciado en 2005) (SHIRLEY & KARK, 2006).

O número de especies exóticas establecidas en Europa está aumentando de forma exponencial en ecosistemas terrestres e acuáticos. Actualmente, o programa DAISIE ten catalogadas como especies non nativas un total de 12249 especies, incluíndo 400 vertebrados terrestres, 2740 invertebrados terrestres, 6658 plantas terrestres, 796 fungos, 669 especies acuáticas continentais e 986 especies mariñas. Ata o momento, documentáronse impactos ecolóxicos para 1094 de ditas especies, e impactos económicos para 1347 especies (VILÀ *et al.*, 2010). Dado que normalmente existe un período de retraso entre a introdución da especie e a súa expansión, é posible que moitas das futuras invasións xa se puxeran en marcha (KELLER *et al.*, 2011). O estudo e a xestión das invasións biolóxicas son actualmente áreas de interese prioritario para a Unión Europea;

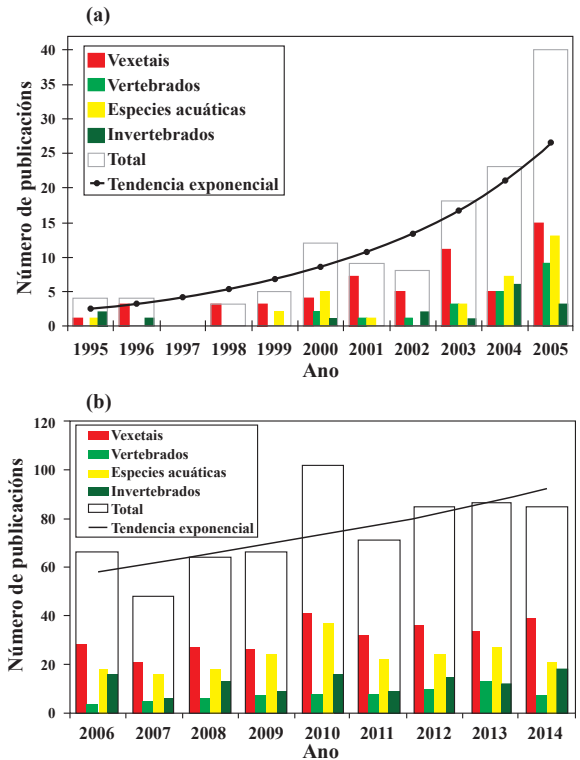


Figura 1. Incremento no número de publicacións sobre especies exóticas eu Europa, asociado co incremento no número de taxons exóticos, que apareceron en oito das revistas máis importantes en Ecoloxía e Conservación, (a) no período 1995-2005, (Fonte: SHIRLEY & KARK, 2006), e (b) no período 2006-2014 (Elaboración propia, aplicando os mesmos criterios de búsqueda utilizados por SHIRLEY & KARK, 2006). Nótese a diferenza entre (a) e (b) na escala do eixe Y.

Figure 1. Increase in the number of publications on invasive species in Europe that appeared in eight major journals on Ecology and Conservation Biology, associated to the increase in the number of exotic taxa; (a) period 1995-2005 (Source: SHIRLEY & KARK, 2006); (b) period 2006-2014 (Personal compilation, following the same criteria applied by SHIRLEY & KARK, 2006). Notice the different scale in (a) and (b) for axis Y.

os custos anuais xerados polas especies invasoras están documentados para Europa en arredor de 12500 millóns de euros (9600 millóns de euros corresponden ao custo dos danos producidos, e 2800 millóns de euros corresponden ao gasto en procedementos de control). Os grupos que supoñen un maior custo anual son os vertebrados terrestres (4822 millóns de euros) e as plantas terrestres (3740 millóns de euros) (KETTUNEN *et al.*, 2009).

A necesidade de comprender o proceso de invasión para poder conservar os hábitats, así como a oportunidade de estudar e comprobar como as invasoras afectan a procesos ecolóxicos básicos,

levou a un importante desenvolvemento e transformación deste novo campo de estudo que é a ecoloxía das invasións (KELLER *et al.*, 2011).

Analízanse neste traballo, de forma sintética, algúns cambios que se están a producir nas áreas de principal interese nos últimos tempos, en particular no relativo a: (1) terminoloxía de uso máis frecuente; (2) categorización das especies invasoras en función do seu impacto; (3) apoio experimental das distintas hipóteses acerca do éxito nas invasións; (4) consecuencias das invasións biolóxicas a nivel de especie e de ecosistema; e (5) perspectivas futuras e necesidades de investigación. Intencionadamente, este estudo céntrase na información contida en revisións ou traballos de ámbito global, descartando aqueles que recollen estudos locais ou enfocados a especies concretas, xa que o que se pretende non é realizar unha recompilación exhaustiva das publicacións sobre as especies invasoras, senón dar unha visión do cambio de perspectiva ao longo destes últimos cincuenta anos.

O PROBLEMA DA TERMINOLOXÍA

O proceso de invasión biolóxica fai referencia á introdución de organismos mediada polos seres humanos, en áreas que están fóra do rango de distribución de ditas especies (VILÀ *et al.*, 2008).

Segundo RICHARDSON *et al.* (2000), as etapas que se poden diferenciar neste proceso son: *introdución*, cando a especie (ou os propágulos) foi transportada a través dunha barreira xeográfica; *naturalización*, a cal empeza cando se superan as barreiras bióticas e abióticas para sobreviviren e reproducírense as especies; e *invasión*, cando a especie produce novas poboacións reprodutoras a certa distancia do sitio de introdución. As especies presentes nunha determinada área de orixe, para acceder a outros territorios, deberán superar diferentes filtros (RAHEL, 2002; LORTIE *et al.*, 2004; LORENZO & GONZÁLEZ, 2010). O primeiro filtro está representado por eventos de glaciación, aspectos evolutivos ou barreiras bioxeográficas, que impiden que moitas especies colonicen un determinado territorio (filtro histórico). As especies que superan este filtro, deben ser capaces de tolerar as condicións abióticas (filtro fisiolóxico) da área receptora, e interaccionar con éxito coas

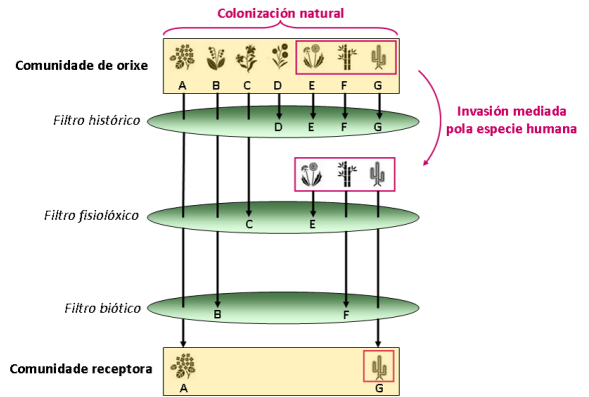


Figura 2. Esquema do proceso invasor, contrastando a vía de colonización natural fronte á vía de invasión mediada pola especie humana (Elaboración propia, a partir de RAHEL, 2002; LORTIE *et al.*, 2004; LORENZO & GONZÁLEZ, 2010).

Figure 2. Diagram showing the invasion process vs. natural colonization (Personal drawing, based on RAHEL, 2002; LORTIE *et al.*, 2004; LORENZO & GONZÁLEZ, 2010).

especies autóctonas (filtro biolóxico). As especies que finalmente compoñen a comunidade a escala local poden proceder dun proceso de colonización natural, ou poden ter sido favorecidas pola intervención humana, que elude os filtros, introducindo especies en áreas que estes organismos non poderían colonizar polos seus propios medios (Fig. 2).

A ecoloxía das invasións comezou a súa andaina de forma difusa, estando encadrada en diferentes disciplinas. Isto deu lugar a unha terminoloxía especializada para cada campo, problemática á hora de integrar a información dispoñible. Ademais, dende mediados do século XIX os botánicos europeos veñen utilizando diferentes sistemas de clasificación, baseados principalmente no tempo de inmigración, no mecanismo de introdución ou no grao de naturalización e a súa habilidade para establecerse baixo as condicións locais. A proliferación de termos para describir numerosos conceptos, así como o mal uso da terminoloxía existente complica de forma importante a formulación de teorías robustas na ecoloxía das invasións. A continuación cítanse algunhas das alternativas recentes, entre aquelas que presentan maior aceptación, aínda que o problema terminolóxico non está definitivamente resolto (ver FALK-PETERSEN *et al.*, 2006; van KLEUNEN *et al.*, 2010; RICHARDSON *et al.*, 2011, e referencias alí citadas).

Unha das definicións que máis se ten utilizado é a da Convención para a Diversidade Biolóxica,

aportada pola Unión Internacional para a Conservación da Natureza (International Union for Conservation of Nature, IUCN), que define as especies invasoras como aquelas cuxa introdución e/ou expansión fóra das súas áreas de distribución supón unha ameaza para a diversidade biolóxica nativa (Convention on Biological Diversity, 2000).

Moitas das definicións utilizadas para *especie invasora* evocan un punto de vista antropocéntrico. Tal como sinalan RICHARDSON *et al.* (2000), KOLAR & LODGE (2001), STRAUSS *et al.* (2006) e KELLER *et al.* (2011), moitos autores consideran como invasoras aquelas especies introducidas en áreas xeográficas diferentes dos seus rangos nativos, só cando causan danos económicos e ambientais, así como na saúde dos seres humanos.

Outros autores buscan unha aproximación máis neutral, utilizando o termo invasoras para describir ás especies que se expandiron fóra do seu rango xeográfico normal, que son capaces de formar poboacións estables e que se expanden rapidamente lonxe do foco de introdución, independentemente dos efectos causados sobre o ecosistema receptor, dado que ás veces se descoñecen ou aínda son difíciles de estimar (LOCKWOOD *et al.*, 2007; VILÀ *et al.*, 2008).

Nesta mesma liña, COLAUTTI & MACISAAC (2004) propoñen un marco conceptual partindo principalmente do concepto de presión de propágulos: número e frecuencia de introdución de propágulos. Segundo isto, os invasores potenciais atravesan unha serie de filtros que poderían evitar a transición cara a estadios posteriores.

Neste modelo (Fig. 3), os propágulos comezan como residentes nunha rexión doadora (estadio 0). Algúns destes inclúense nun vector de transporte (estadio I), mediados polo ser humano. Os propágulos que sobreviven ao transporte son liberados nunha rexión nova (estadio II), e poden chegar a establecérense (estadio III). Os estadios posteriores clasifícanse segundo distribución e abundancia, diferenciando especies exóticas localizadas e raras (estadio III), ben distribuídas pero raras (estadio IVa), localizadas pero dominantes (estadio IVb) ou ben distribuídas e dominantes (estadio V).

COLAUTTI & MACISAAC (2004) propoñen así o uso dunha terminoloxía neutral, baseada en diferentes estadios no proceso de invasión. Ademais, dan

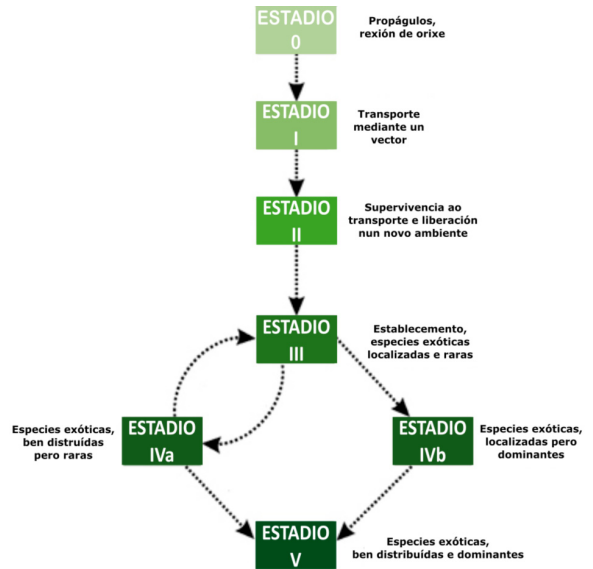


Figura 3. Esquema baseado no concepto de “presión de propágulos”, mostrando a terminoloxía proposta para traballar nos estudos sobre invasións (Fonte: COLAUTTI & MACISAAC, 2004). **Figure 3.** Diagram based on the “propagule pressure” concept, showing the proposed terminology for invasion studies (Source: COLAUTTI & MACISAAC, 2004).

un paso máis e propoñen un cambio no enfoque da ecoloxía das invasións, de especies a poboacións. Este troco estaría apoiado no feito de que unha especie podería ser considerada como invasora nunha localidade pero non en outra.

Nesta revisión utilizaremos os termos *especie exótica* e *especie non nativa* para facer referencia a aquelas especies presentes nun hábitat e non orixinarias do mesmo, e *especie invasora* para referirnos ás especies que, fóra do seu rango nativo, foron quen de establecer poboacións viables, expandirse e perpetuarse no tempo.

TIPOS DE ESPECIES INVASORAS SEGUNDO O SEU IMPACTO

En consonancia co feito de que os efectos das especies invasoras varían de forma importante dependendo da especie e do ecosistema receptor, nos últimos anos rexístrase unha tendencia a considerar os impactos causados por estas especies á hora de establecer rangos de perigosidade e determinar formas de manexo (KUMSCHICK *et al.*, 2012; RICCIARDI *et al.*, 2013; SIMBERLOFF *et al.*, 2013).

BLACKBURN *et al.* (2014) consideran que existe unha necesidade crítica dun método estándar para avaliar, comparar e predicir o impacto das diferentes especies alóctonas, para establecer accións apropiadas nos casos en que sexa preciso. É por isto polo que propoñen un sistema de clasificación fundamentado na magnitude do impacto, baseado no método utilizado pola IUCN para clasificar as especies en perigo.

Asígnanse as especies a diferentes niveis de impacto, dende mínimo a masivo. Inclúe tamén categorías para especies que non foron avaliadas, que non teñen poboacións exóticas ou que presentan datos insuficientes.

A relación entre as categorías móstrase na Fig. 4. Estes autores consideran que unha especie ten un nivel de impacto cando existen probas de que causou impactos nunha rexión na cal non é nativa. Así, clasifican as especies segundo que exerzan un impacto:

- *Masivo*, cando levan á substitución e extinción local das especies nativas e provocan cambios irreversibles na estrutura da comunidade e na composición abiótica do ecosistema.
- *Importante*, cando levan á extinción local de polo menos unha especie nativa e provocan cambios irreversibles na estrutura da comunidade e na composición abiótica do ecosistema.
- *Moderado*, cando causan reducións nas densidades de poboación das especies nativas, pero non cambios na estrutura da comunidade nin no biotopo.
- *Menor*, cando provocan reducións na eficacia biolóxica nos individuos autóctonos, pero non nas densidades das poboacións nativas.
- *Mínimo*, cando é improbable que causasen impactos deletérios na biota nativa ou no biotopo.
- *Datos insuficientes*, cando existen evidencias de que as especies presentan poboacións naturais fóra do seu rango nativo, pero non se dispón de información suficiente para clasificar o seu impacto ou transcorreu pouco tempo dende a súa introdución.
- *Sen poboacións exóticas*, cando non se teñen datos fiables de que existen poboacións naturais fóra do seu rango nativo.
- *Non avaliadas*, coma no caso da Lista Vermella da IUCN, cando aínda non se avaliaron as

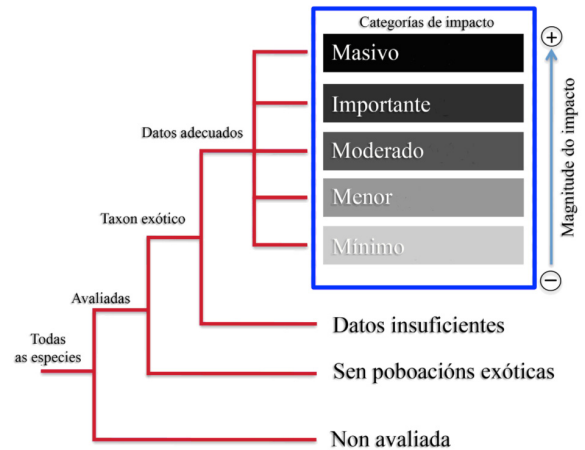


Figura 4. Esquema das diferentes categorías de especies exóticas en función da magnitude de impacto e relacións entre elas. (Fonte: BLACKBURN *et al.*, 2014).

Figure 4. Categories of exotic species according to the magnitude of their impact, and relationship between them (Source: BLACKBURN *et al.*, 2014).

especies en función dos criterios establecidos.

- *Criptoxénica*. Aínda que non é unha categoría expresada na Fig. 4, serve para etiquetar ás especies cando non se sabe se unha poboación é exótica ou nativa.

Este sistema de clasificación ten a vantaxe de ser aplicable a diferentes niveis de complexidade ecolóxica, e a diferentes escalas espaciais e temporais. A proposta está pensada como unha ferramenta para: (a) identificar especies capaces de producir impacto; (b) facilitar comparacións entre rexións e taxons; e (c) facilitar predicións sobre posibles impactos futuros.

HIPÓTESES SOBRE O ÉXITO DAS ESPECIES INVASORAS

Ao longo do tempo, propuxéronse numerosas hipóteses que intentan explicar e predicir as invasións biolóxicas. Recentemente, JESCHKE *et al.* (2012), mediante unha revisión global, demostran que tres destas hipóteses son as que están apoiadas, en maior ou menor medida, por datos empíricos (Fig. 5). Ademais, estas opcións son as que consideran interaccións entre os invasores e o novo ambiente. As seis hipóteses revisadas por estes autores son as seguintes:

- (1) *Resistencia biótica*. Formulada inicialmente por ELTON (1958), en relación coa maior

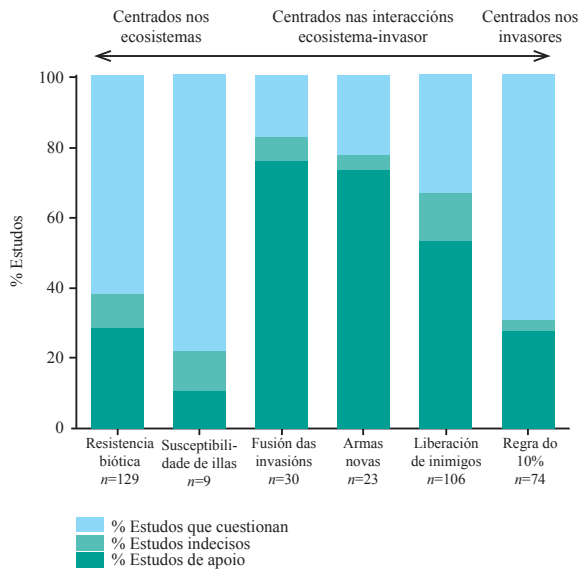


Figura 5. Esquema que mostra o nivel de apoio empírico para seis das hipóteses que intentan explicar e predicir as invasións biolóxicas. (Fonte: JESCHKE *et al.*, 2012).

Figure 5. Empirical support for six of the existing hypothesis about biological invasions (Source: JESCHKE *et al.*, 2012).

ou menor riqueza específica, polo que tamén é coñecida como a hipótese da diversidade-invasibilidade. Aqueles ecosistemas con alta biodiversidade e riqueza de especies son máis resistentes contra os invasores que os ecosistemas con baixa diversidade (TILMAN, 1999).

- (2) *Susceptibilidade de illas*. Tamén citada por ELTON (1958) e revisada, entre outros, por SIMBERLOFF (1995). As especies invasoras son máis propensas a establecérense, e a ter impactos ecolóxicos máis importantes, nas illas ca nos continentes. Esta maior vulnerabilidade atribúese a varias características insulares: maiores valores para o cociente perímetro:área, existencia de comunidades non saturadas e de especies con menor capacidade competitiva.
- (3) *Fusión das invasións*. A presenza de especies invasoras nun ecosistema facilita a invasión por especies adicionais, aumentando a súa probabilidade de supervivencia e impacto ecolóxico (SIMBERLOFF & von HOLLE, 1999; GROSHOLZ, 2005).
- (4) *Armas novas*. No novo ambiente, as especies invasoras poden ter unha vantaxe competi-

tiva fronte ás especies nativas debido a que posúen unha característica que é nova na comunidade de especies nativas residentes, polo que as afecta negativamente (CALLAWAY & ASCHEHOUG, 2000; CALLAWAY & RIDENOUR, 2004; VIVANCO *et al.*, 2004).

- (5) *Liberación de inimigos*. A hipótese do escape dos inimigos naturais postula que as especies invasoras se liberan da regulación que exercían sobre elas os seus inimigos (predadores, herbívoros, parasitos ou patóxenos), o que propicia o aumento das súas abundancias e do seu rango invasor (KEANE & CRAWLEY, 2002; WOLFE, 2002).
- (6) *Regra do 10 %*. Aproximadamente o 10 % das especies logran realizar con éxito os sucesivos pasos consecutivos do proceso de invasión: arredor do 10 % das especies transportadas máis alá da súa área natural de distribución logran liberarse ou escapar na natureza (especies introducidas); o 10 % das especies introducidas serán capaces de establecérense na natureza; e arredor do 10 % das especies establecidas converteranse en invasoras (WILLIAMSON, 1996).

O proceso de invasión é un fenómeno progresivo pero non direccional: non todas as especies introducidas pasarán a naturalizadas, nin todas as naturalizadas serán invasoras. Segundo isto, algúns autores afirman que non existe unha proporción constante de especies que pasen dun estadio a outro, co que se descarta a regra do 10 %. Demostrouse que dita regra non se cumpre sempre e que depende da identidade da especie, das características do ecosistema receptor e da presión de propágulos (VILÀ *et al.*, 2008). Para as outras cinco hipóteses, o apoio experimental é variable, dado que nalgúns casos faltan datos para certos taxons ou hábitats, ou ben o número total de estudos é escaso polo momento. En todo caso, as opcións máis sólidas (fusión das invasións, armas novas e liberación de inimigos) resultan ser as que consideran interaccións entre os invasores e o novo ambiente, sendo probablemente a integración de diversos factores a mellor explicación do éxito dos organismos invasores (MITCHELL *et al.*, 2006).

Por outra banda, á parte destas seis hipóteses, para as que existen abundantes datos experimentais (a favor ou en contra), progresivamente vanse

propondo outras alternativas. Así, nunha recente revisión, SONG *et al.* (2013) exploran a hipótese de que as especies de plantas con capacidade de crecemento clonal teñen máis éxito como invasoras. Os resultados do citado traballo suxiren que os trazos da estratexia clonal poden ter un papel clave na capacidade de invasión, favorecendo o establecemento e a expansión en novos hábitats, aínda que os autores sinalan que estes resultados non se poden xeneralizar a escala global, sendo necesario ampliar a información para un maior número de especies, e con estudos a longo prazo.

INCIDENCIA DAS ESPECIES INVASORAS SOBRE AS ESPECIES NATIVAS E SOBRE OS ECOSISTEMAS

As especies invasoras constitúen a segunda causa de perda de biodiversidade, despois da destrución dos hábitats (MACK *et al.*, 2000; SIMBERLOFF, 2004; MCGEOCH *et al.*, 2010): poñen en perigo ata un 5,4% das especies con algún grao de ameaza. Poden producir cambios importantes na abundancia e na integridade xenética das especies nativas, incluso conducir á súa extinción local (CLAVERO & GARCÍA-BERTHO, 2005). Tamén poden reducir a diversidade específica afectando a diferentes niveis tróficos.

Os primeiros mecanismos que se estudaron para determinar como afectan as especies invasoras ás especies nativas foron as interaccións de competencia e de depredación (MITCHELL *et al.*, 2006; LOCKWOOD *et al.*, 2007; SALO *et al.*, 2007, e referencias alí citadas).

Recentemente estanse a explorar outros tipos de interaccións que, aínda que menos aparentes, tamén poden ter gran relevancia no referente á presenza e abundancia das especies nativas, e no funcionamento do ecosistema. Así, compróbase que, aínda que cun efecto moito máis débil que a competencia directa polos recursos (PALLADINI & MARON, 2013), as plantas invasoras poden atraer aos polinizadores máis intensamente que as plantas nativas, tendo así un efecto indirecto sobre a fecundidade das plantas autóctonas. Ademais, algunhas producen moitas máis flores atractivas para os insectos, o que tamén afecta á polinización das especies nativas coas que conviven (MORALES & TRAVESET, 2009; POTTS *et al.*, 2010; FIEDLER *et al.*, 2011).

Por outra banda, as especies invasoras poden eliminar ás nativas indirectamente cando son vectores de introdución de parasitos e patóxenos que se transmiten ás poboacións autóctonas (PRENTER *et al.*, 2004; TORCHIN & MITCHELL, 2004).

Outra forma de interferir nas poboacións nativas é a hibridación, intercambio xenético entre taxons xeneticamente relacionados, e a contaminación xenética. A hibridación é un problema importante, tanto por supor a extinción de poboacións endémicas, como por ser un estímulo para a evolución da capacidade invasora (ELLSTRAND & SCHIERENBECK 2000; MOONEY & CLELAND, 2001; FRANKS & MUNSHI-SOUTH, 2014).

Mediante todos estes mecanismos, as especies invasoras poden reducir a biodiversidade autóctona da comunidade. Así e todo, a información dispoñible actualmente revela efectos diversos e imprevisibles (SANS *et al.*, 2008; COLAUTTI *et al.*, 2014).

Á parte destes cambios que afectan ás especies e ás súas interaccións, cada vez cobra máis importancia o estudo dos efectos das invasións a escala de ecosistema, os cales se están a detectar en moitos procesos de importancia ecolóxica (PARKER *et al.*, 1999; MACK *et al.*, 2000; CALLAWAY & MARON, 2006; EHRENFELD, 2010; PYŠEK *et al.*, 2012).

Os cambios na estrutura das comunidades debidos á introdución de especies invasoras repercuten nos ciclos de materia e enerxía dos ecosistemas, polo que supoñen unha alteración importante do seu funcionamento. Os efectos dunha especie invasora serán máis drásticos se esta representa a un grupo funcional que non estaba presente na comunidade, é dicir, se desempeña unha función nova terá máis repercusión, xa que as especies nativas repelen con máis intensidade aos invasores con estratexias similares ás súas. Nas comunidades con maior diversidade de grupos funcionais, as especies invasoras adoitan ter menos éxito. Na última década incrementou sensiblemente a información dispoñible acerca destes e outros efectos nos ecosistemas.

O principal efecto das invasións biolóxicas sobre o funcionamento dos ecosistemas é a alteración das redes de interacción, tanto antagonistas (redes tróficas, ver PEARSON & CALLAWAY, 2003; CROLL *et al.*, 2005; VILÀ *et al.*, 2011) como mutualistas (redes de polinización, ver POTTS *et al.*, 2010, FIEDLER

et al., 2011). A introdución de depredadores, herbívoros, patóxenos ou parasitos xera normalmente efectos en cascada sobre todo o ecosistema (TORCHIN *et al.*, 2003; ANDERSON *et al.*, 2004; GALIANA *et al.*, 2014).

Por outra banda, cando unha especie invasora é quen de alterar a dispoñibilidade dun recurso limitante para as plantas (auga, luz, nutrientes) pode alterar de forma severa a produción primaria (VILÀ *et al.*, 2011). Este nivel trófico tamén se ve afectado pola introdución de herbívoros (HEARD & SAX, 2013).

En relación cos nutrientes, as especies invasoras poden alterar a dominancia entre os grupos principais do ecosistema mediante a modificación dos ciclos bioquímicos, alterando a taxa de ciclado de nutrientes (EVANS *et al.*, 2001; EHRENFELD, 2003; LIAO *et al.*, 2008).

Ademais, cando as especies introducidas mostran unha estratexia de uso de auga diferente á das nativas, a propagación das invasoras pode ter consecuencias no balance hídrico do ecosistema (CALDER & DYE, 2001; LEVINE *et al.*, 2003; CALLAWAY & MARON, 2006; EHRENFELD, 2010), que adoitan estar mediadas por cambios nas características estruturais da comunidade favorecidos polas invasoras (LEVINE *et al.*, 2003).

Por outra banda, a introdución de plantas procedentes de ambientes con alta frecuencia de incendios ten efectos importantes sobre os ecosistemas. Estas especies favorecen a aparición do lume e, á súa vez, posúen unha elevada capacidade de rebrote que lles permite recolonizar con gran eficacia o territorio queimado. Deste xeito, xeran un proceso retroalimentado que favorece a súa expansión e provoca cambios drásticos no ecosistema. (D'ANTONIO, 2000; BROOKS *et al.*, 2004; MANDLE *et al.*, 2011; ARIANOUTSOU & VILÀ, 2012).

Tamén se ten constatado que algúns eventos de invasión poden afectar á estabilidade do substrato, modificando a traxectoria sucesional sobre o mesmo. As especies invasoras tamén poden desprazar a especies nativas ou limitar o seu establecemento (MEINERS *et al.*, 2002; YURKONIS *et al.*, 2005), pero aínda se coñece pouco acerca dos efectos a longo prazo.

Aínda que todos estes datos mostren que as especies invasoras poden alterar notablemente os procesos dos ecosistemas que invaden, a complexi-

dade dos mesmos fai moi difícil prever os efectos indirectos provocados polas invasións biolóxicas (CASTRO *et al.*, 2008).

PERSPECTIVAS FUTURAS

A pesar do crecente número de traballos publicados sobre as especies invasoras e os seus efectos, moitos autores sinalan aspectos para os cales a información existente é aínda insuficiente ou incompleta (COLAUTTI *et al.*, 2014).

Actualmente existe unha boa base de información sobre especies invasoras e os seus trazos fundamentais, pero moitos autores destacan que as consecuencias sobre outros organismos e sobre os ecosistemas son dependentes do contexto, polo que o impacto pode ser de maior ou menor magnitude segundo as circunstancias concretas (RICHARDSON & PYŠEK, 2008; PYŠEK *et al.*, 2012; RICCIARDI *et al.*, 2013). Por elo, necesítase máis información, non só a obtida a través de estudos observacionais, senón tamén a que poida extraerse a partir de estudos experimentais. Os datos dispoñibles non inclúen todos os grupos de especies nin todos os tipos de hábitats susceptibles.

A escala de ecosistema, detéctase aínda un gran descoñecemento sobre as razóns que explican a maior ou menor susceptibilidade fronte ás especies invasoras (FRIDLEY, 2011), debido en parte á complexidade inherente aos procesos ecolóxicos e evolutivos que teñen lugar ao longo do tempo.

Por outra parte, obsérvase un consenso en canto á necesidade de lograr unha coordinación de esforzos dende a escala local ate a escala internacional (Fig. 6), como vía máis efectiva á hora de lograr unha xestión racional da problemática asociada ás invasións biolóxicas, dado que a globalización do comercio e do transporte favorecen o tránsito destes organismos entre diferentes países (HULME, 2007; KELLER *et al.*, 2011).

Están a xurdir novos temas de interese, como a análise de riscos, as comparacións multi-escala, as consecuencias a nivel sanitario..., en parte propiciadas pola información publicada nas décadas previas sobre aspectos básicos da ecoloxía das invasións. Unha área emerxente é o estudo dos efectos das especies invasoras sobre os denominados servizos ecosistémicos (produción de provisións, funcións

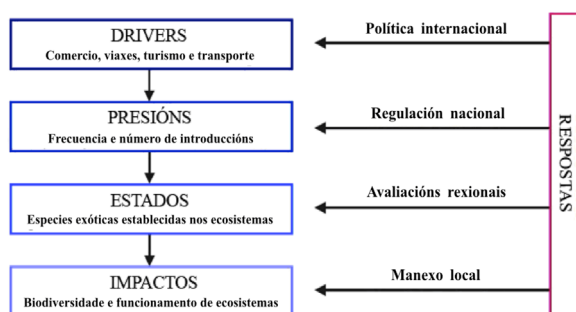


Figura 6. Diagrama esquemático que resalta os compoñentes clave das respostas fronte ás invasións biolóxicas. (Fonte: HULME, 2007).

Figure 6. Diagram displaying the key components in the response to biological invasions (Source: HULME, 2007).

de regulación, oportunidades culturais, etc.), tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos (VILÀ *et al.*, 2010). A viabilidade de diferentes formas de manexo para o control de especies invasoras é outro campo de estudo que se está a ampliar actualmente (SIMBERLOFF *et al.*, 2013). Tamén é relevante mencionar a importancia que pode ter o cambio climático con relación ás invasións; o estudo realizado por BELLARD *et al.* (2013) é o primeiro que examina os efectos do cambio climático, e dos cambios do uso do territorio, sobre a distribución das especies invasoras a escala global; os autores sinalan grandes áreas xeográficas que probablemente experimentarán un incremento no número de especies invasoras (Europa, NE de Norteamérica e Oceanía), e así mesmo predín unha expansión no rango de distribución de determinados grupos taxonómicos (invertebrados terrestres e acuáticos). Porén, sinalan un certo nivel de incerteza nas predicións, pois o estudo baséase na análise das cen especies invasoras máis prexudiciais. Aínda que se necesitan máis datos para formular conclusións xerais, non cabe dúbida de que é un paso inicial relevante para futuras investigacións.

Na Fig. 7 esquematízase un breve resumo das tendencias pasadas, actuais e futuras na investigación sobre as invasións biolóxicas. Neste esquema inténtase poñer de manifesto que, dende a publicación do libro de ELTON (1958), a ecoloxía das invasións xerou en 50 anos un volume considerable de información científica, pero esta subdisciplina da ecoloxía mantén aínda interrogantes que deberán ser resoltos no futuro.

CONCLUSIONES

A partir da integración da información contida no material consultado, pódense destacar como principais conclusións as seguintes:

- A ecoloxía das especies invasoras é un campo de estudo relativamente recente, situándose o seu inicio a comezos da década de 1960, e cun notable crecemento a partir da década de 1980. Os temas de estudo prioritarios cambiaron ao longo destes cincuenta anos.
- Os impactos derivados da irrupción de especies invasoras son non só de carácter ecolóxico, senón que tamén teñen importantes repercusións económicas e sanitarias.
- As especies invasoras ofrecen unha oportunidade excepcional para investigar a colonización e as respostas das poboacións cando estas son expostas a novas condicións ambientais.
- A irrupción de especies invasoras, moitas delas ubicuas, está incrementando o grao de homoxeneización biótica entre ecosistemas que orixinalmente eran moi diferentes entre si.
- Detéctase carencia de estudos multidisciplinares, que inclúan aspectos ecolóxicos, económicos, xeográficos, sanitarios, etc. Os avances coordinados, tanto teóricos como prácticos, son cruciais para lograr una mellor transferencia de información entre investigadores e xestores.
- Precísanse teorías xerais que axuden a asentar as prioridades no control das especies invasoras e que permitan predicir o risco de que se produzan novas invasións no futuro.
- O control de especies invasoras entra ás veces en conflito con diversas actividades humanas, e isto complica a toma de decisións sobre o control de impactos derivados da presenza deste tipo de organismos.

AGRADECEMENTOS

Este traballo foi realizado no marco dos Proxectos de Investigación “*Dispersión de plantas invasoras exóticas en Galicia causada polos incendios forestais (PIEGAL, 10MDS200007PR)*”, financiado pola Xunta de Galicia, e “*Herramientas multiescala para la gestión post-incendio de*



Figura 7. Esquema que resume as tendencias pasadas, presentes e futuras na investigación sobre invasións biolóxicas (Elaboración propia).

Figure 7. Schematic summary of past, present, and future trends in biological invasions research (Personal compilation).

ecosistemas forestales propensos al fuego en el contexto de cambio global (GESFIRE, AGL2013-48189-C2-R)”, financiado polo Ministerio de Economía y Competitividad e polo FEDER. As autoras agradecen os valiosos comentarios aportados polo editor e por un revisor anónimo, que contribuíron a mellorar o manuscrito inicial.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, P.K. *et al.* (2004). Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 535-544.

ARIANOUTSOU, M. & VILÀ, M. (2012). Fire and invasive plant species in the Mediterranean Basin. *Isr. J. Ecol. Evol.*, 58: 195-203.

BELLARD, C. *et al.* (2013). Will climate change promote future invasions? *Global Change Biol.*, 19: 3740-3748.

BLACKBURN, T.M. *et al.* (2014). A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLOS Biol.*, 12: 1-11.

BROOKS, M.L. *et al.* (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54: 677-688.

CALDER, I. & DYE, P. (2001). Hydrological impacts of invasive alien plants. *Land Use Water Resour. Res.*, 1: 1-12.

CALLAWAY, R.M. & ASCHEHOUG, E.T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290: 521-523.

CALLAWAY, R.M. & MARON, J.L. (2006). What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends Ecol. Evol.*, 21: 369-374.

- CALLAWAY, R.M. & RIDENOUR, W.M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.*, 2: 436-443.
- CASTRO, P. *et al.* (2008). Las especies invasoras modifican las propiedades de los ecosistemas. *En: Vilà, M. et al. (Coord.), Invasiones biológicas: 117-127.* CSIC, Madrid.
- CLAVERO, M. & GARCÍA-BERTHOU, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.*, 20: 110.
- COLAUTTI, R.I. & MACISAAC, H.J. (2004). A neutral terminology to define 'invasive'. *Diversity and Distrib.*, 10: 135-141.
- COLAUTTI, R.I. *et al.* (2014). Quantifying the invasiveness of species. *NeoBiota*, 21: 7-27.
- Convention on Biological Diversity (CBD). 2000. Alien species that threaten ecosystems, habitats or species, as adopted by Conference of the Parties 5 Decision V/8. <http://www.cbd.int/decision/cop/default.shtml?id=7150> [30/05/2014].
- CROLL, D.A. *et al.* (2005). Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. *Science*, 307: 1959-1961.
- D'ANTONIO, C.M. (2000). Fire, plant invasions and global change. *En: Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. (Eds.), Invasive Species in a Changing World: 65-93.* Island Press, Washington, D.C.
- Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE). <http://www.europe-aliens.org/> [30/05/2014].
- EHRENFELD, J.G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6: 503-523.
- EHRENFELD, J.G. (2010). Ecosystem consequences of biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 41: 59-80.
- ELLSTRAND, N.C. & SCHIERENBECK, K.A. (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 7043-7050.
- ELTON, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen, London. 181 pp.
- EVANS, R.D. *et al.* (2001). Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecol. Appl.*, 11: 1301-1310.
- FALK-PETERSEN, J., BØHN, T. & SANDLUND, O.T. (2006). On the numerous concepts in invasion biology. *Biol. Invasions*, 8: 1409-1424.
- FIEDLER, A.K. *et al.* (2011). Rapid shift in pollinator communities following invasive species removal. *Restor. Ecol.*, 274: 1237-1243.
- FRANKS, S.J. & MUNSHI-SOUTH, J. (2014). Go forth, evolve and prosper: the genetic basis of adaptive evolution in an invasive species. *Mol. Ecol.*, 23: 2137-2140.
- FRIDLEY, J.D. (2011). Invasibility, of communities and ecosystems. *En: Simberloff, D. & Rejmánek, M. (Eds.), Encyclopedia of Biological Invasions: 356-360.* UC Press, Berkeley.
- GALIANA, N. *et al.* (2014). Invasions cause biodiversity loss and community simplification in vertebrate food webs. *Oikos*, 123: 721-728.
- Global Invasive Species Programme (GISP). http://www.issg.org/gisp_publications_reports.htm [30/05/2014].
- GROSHOLZ, E.D. (2005). Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 1088-1091.
- HEARD, M.J. & SAX, D.F. (2013). Coexistence between native and exotic species is facilitated by asymmetries in competitive ability and susceptibility to herbivores. *Ecol. Lett.*, 16: 206-213.
- HULME, P.E. (2007). Biological Invasions in Europe: Drivers, Pressures, States, Impacts and Responses. *En: Hester, R.E. & Harrison, R.M. (Eds.), Biodiversity under threat: 56-80.* RSC Publishing, Cambridge.
- JESCHKE, J.M. *et al.* (2012). Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, 14: 1-20.
- KEANE, R.M. & CRAWLEY, M.J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.*, 17: 164-170
- KELLER, R.P. *et al.* (2011). Invasive Species in Europe: ecology, status, and policy. *Environ. Sci. Eur.*, 23: 1-17.
- KETTUNEN, M. *et al.* (2009). *Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) - Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (Final draft report for the European Commission).* Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, Belgium). 44 pp. + Anexos.
- KOLAR, C.S. & LODGE, D.M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, 16: 199-204.
- KUMSCHICK, S. *et al.* (2012). A conceptual framework for prioritization of invasive alien

- species for management according to their impact. *NeoBiota*, 15: 69-100.
- LEVINE, J.M. *et al.* (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270: 775-781.
- LIAO, C. *et al.* (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytol.*, 177: 706-714.
- LOCKWOOD, J.L., HOOPEs, M.F. & MARCHETTI, M.P. (2007). *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford. 304 pp.
- LORENZO, P. & GONZALEZ, L. (2010). Alelopatía: una característica ecofisiológica que favorece la capacidad invasora de las especies vegetales. *Ecosistemas*, 19: 79-91.
- LORTIE, C.J. *et al.* (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107: 433-438.
- LOWRY, E. *et al.* (2013). Biological invasions: a field, synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol. Evol.*, 3: 182-196.
- MACK, R.N. *et al.* (2000). Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, 10: 689-710.
- MANDLE, L. *et al.* (2011). Woody exotic plant invasions and fire: reciprocal impacts and consequences for native ecosystems. *Biol. Invasions*, 13: 1815-1827.
- MCGEOCH, M.A. *et al.* (2010). Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distrib.*, 16: 95-108.
- MEINERS, S.J., PICKETT, S.T.A. & CADENASSO, M.L. (2002). Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *Ecography*, 25: 215-223.
- MITCHELL, C.E. *et al.* (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecol. Lett.*, 9: 726-740.
- MOONEY, H.A. & CLELAND, E.E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98: 5446-5451.
- MORALES, C.L. & TRAVESET, A. (2009). A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol. Lett.*, 12: 716-728.
- PALLADINI, J.D. & MARON, J.L. (2013). Indirect competition for pollinators is weak compared to direct resource competition: pollination and performance in the face of an invader. *Oecologia*, 172: 1061-1069.
- PARKER, I.M. *et al.* (1999). Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions*, 1: 3-19.
- PEARSON, D.E. & CALLAWAY, R.M. (2003). Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 456-461.
- POTTS, S.G. *et al.* (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.*, 25: 345-353.
- PRENTER, J. *et al.* (2004). Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 385-390.
- PYŠEK, P. *et al.* (2012). A global assessment of alien invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biol.*, 18: 1725-1737.
- RAHEL, F.J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33: 291-315.
- RICCIARDI, A. *et al.* (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol. Monogr.*, 83: 263-282.
- RICHARDSON, D.M. & PYŠEK, P. (2008). Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distrib.*, 14: 161-168.
- RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P. & CARLTON, J.T. (2011). A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. *En: Richardson, D.M. (Ed.), The Legacy of Charles Elton, Fifty Years of Invasion Ecology*: 409-420. Wiley-Blackwell, Oxford.
- RICHARDSON, D.M. *et al.* (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distrib.*, 6: 93-107.
- SALO, P. *et al.* (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proc. R. Soc. B*, 274: 1237-1243.
- SANS, X., CAÑO, L. & GREEN, A. (2008). Las especies invasoras reducen la diversidad de especies nativas y su integridad genética. *En: Vilà, M. et al. (Coord.), Invasiones biológicas*: 103-116. CSIC, Madrid.
- Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). <http://www.scopenvironment.org/> [30/05/2014].
- SHIRLEY, S.M. & KARK, S. (2006). Amassing efforts against Alien Invasive Species in Europe. *PLOS Biol.*, 4: 1311-1313.

- SIMBERLOFF, D. (1995). Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? *Pac. Sci.*, 49: 87-97.
- SIMBERLOFF, D. (2004). A rise tide of species and literature: a review of some recent books on Biological Invasions. *BioScience*, 54: 247-254.
- SIMBERLOFF, D. & von HOLLE, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions*, 1: 21-32.
- SIMBERLOFF, D. *et al.* (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.*, 28: 58-66.
- SONG, Y.-B. *et al.* (2013). United we stand, divided we fall : a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia*, 171: 317-327.
- STRAUSS, S.Y., WEBB, C.O. & SALAMIN, N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103: 5841-5845.
- TILMAN, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80: 1455-1474.
- TORCHIN, M.E. & MITCHELL, C.E. (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Front. Ecol. Environ.*, 2: 183-190.
- TORCHIN, M.E. *et al.* (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421: 628-630.
- van KLEUNEN, M., WEBER, E. & FISCHER, M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol. Lett.*, 13: 235-245.
- VILÀ, M., CASTRO, P. & GARCÍA-BERTHOUE, E. (2008). ¿Qué son las invasiones biológicas? *En: Vilà, M. et al. (Coord.), Invasiones biológicas: 21-28. CSIC, Madrid.*
- VILÀ, M. *et al.* (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front. Ecol. Environ.*, 8: 135-144.
- VILÀ, M. *et al.* (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.*, 14: 702-708.
- VIVANCO, J.M. *et al.* (2004). Biogeographical variation in community response to root allelo-chemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecol. Lett.*, 7: 285-292.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London. 244 pp.
- WOLFE, L.M. (2002). Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *Am. Nat.*, 160: 705-711.
- YURKONIS, K.A., MEINERS, S.J. & WACHHOLDER, B.E. (2005). Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *J. Ecol.*, 93: 1053-1061.