

Definir una especie invasora

F. Moutou⁽¹⁾ & P.-P. Pastoret⁽²⁾

(1) Agence française de sécurité sanitaire des aliments (AFSSA), Laboratoire d'études et de recherches en pathologie animale et zoonoses (LERPAZ), 23 avenue du Général-de-Gaulle, 94706 Maisons-Alfort (Francia)

(2) Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE), 12 rue de Prony, 75017 París (Francia)

Resumen

La definición de una especie invasora puede depender del punto de vista del observador, que a veces también es parte interesada. La historia nos enseña, sin embargo, que la especie que más ha invadido la superficie de la Tierra es la humana. Antes de proponer algunas definiciones, los autores declinan tres ejemplos, o grandes tipos de ejemplo, en los que se ha producido el desplazamiento voluntario de una especie de animal doméstico, una de animal salvaje y un microorganismo (con fines de lucha biológica), respectivamente. Ello permite respaldar las definiciones en casos bastante distintos unos de otros. La ciencia contemporánea mantiene un debate que opone una definición estrictamente biogeográfica del fenómeno a otra de carácter más ecológico. Es probable que ambas sean complementarias. Esas definiciones, en cualquier caso, deben resultar prácticas. Los desplazamientos de especies tienen efectos de muy diversa índole, entre los cuales no cabe subestimar las consecuencias sanitarias.

Palabras clave

Especie accidental – Especie foránea – Especie invasora – Especie naturalizada – Proceso invasivo.

Introducción

La descripción y el análisis de la distribución natural de las especies en el planeta, tanto en los océanos como en tierra firme, constituyen una arraigada disciplina de la biología: la biogeografía. La comprensión de los procesos de poblamiento de los continentes y de su discurrir histórico ilustran de manera a veces muy elocuente la gran capacidad de adaptación y evolución que tiene la vida (6). Cada región del mundo está habitada por conjuntos de especies que le son propios y característicos. A la escala temporal de una o incluso varias vidas humanas, esas distribuciones parecen bastante estables. En este contexto, hoy en día es inevitable advertir la presencia universal, en prácticamente todas las zonas de tierra firme del planeta, de la especie humana, que desde su cuna africana salió a descubrir todos los hábitats y ecosistemas terrestres hace unos cientos de miles de años (7). Tras las primeras oleadas de poblamiento, en las que el hombre hollaba tierras vírgenes, los movimientos humanos prosiguieron. Ciertos pueblos empezaron a invadir territorios vecinos ya habitados, de forma que unos reemplazaban a los otros y los mestizajes se sucedían de manera más o menos

convulsa o armónica. Al principio todas las distancias se cubrían a pie. Los medios de transporte se desarrollaron con los inicios de la navegación y las sucesivas mejoras que se introdujeron en ella hasta los “grandes descubrimientos” e incluso un poco más adelante. La domesticación del caballo constituye otra etapa importante. En fechas mucho más recientes, la revolución industrial hizo posible una marcada aceleración e intensificación de esos movimientos, fenómeno que desde entonces prosigue de forma ininterrumpida. En estos principios del siglo XXI se calcula que el transporte aéreo desplaza a 2.000 millones de pasajeros al año. A escala planetaria, el hombre ofrece el más acabado ejemplo de especie invasora.

Ahora bien, cada vez resulta más obvio que nunca, desde buen comienzo, el hombre ha viajado solo. Siempre lo acompañaron parásitos y comensales, plantas de cultivo y ornamento, sus animales favoritos y una larga lista que se fue alargando y diversificando en el curso de los milenios. Desde la revolución neolítica, hace alrededor de 11.000 años, y la domesticación de algunas especies vegetales y animales, el fenómeno ha cobrado otra dimensión (35). Progresivamente algunas especies pasaron a ser universalmente consideradas “útiles”, un producto

que convenía desarrollar siempre que las condiciones ambientales lo permitieran, mientras que otras recibían la etiqueta de “perjudiciales”, con independencia de su realidad biológica. Ello culminó en el siglo XIX con planteamientos como por ejemplo, en Francia, el de Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (16) y la noción de aclimatación. El fenómeno, desde luego, no es nuevo, pero fue en esa época cuando empezó realmente a producirse a gran escala.

Algunas de esas tentativas contaban con el apoyo de Estados o de estructuras poderosas y bien organizadas. Nunca impidieron otros desplazamientos mucho menos importantes en términos numéricos, pero cuyas consecuencias se dejan sentir a veces sin guardar proporción alguna con los volúmenes o las cantidades desplazadas. Se trata del transporte voluntario o accidental de especies extremadamente diversas por motivos de toda índole, aunque en general son personales, y por ello mismo desprovistos de voluntad estructurada y estrategia predefinida (9). Hoy en día algunas de esas especies son consideradas invasoras. Tales desplazamientos han existido desde siempre. Aunque sean sólo unos pocos ejemplares los desplazados, ello tiene consecuencias que a veces pueden afectar a comunidades enteras. Resulta prácticamente imposible proponer una tipología única y coherente de todos esos desplazamientos, pues responden a motivos demasiado variables en el tiempo y el espacio. Aun así, cabría distinguir, esquematizando, entre el desplazamiento voluntario de especies con alguna finalidad (casi siempre animales domésticos, pero también a veces especies salvajes destinadas a la lucha biológica), el de especies llamadas de uso recreativo (como las cinegéticas) y, por último, los desplazamientos accidentales. La única certeza es que ese viajar colectivo es tan antiguo como los propios desplazamientos humanos, y que se sigue produciendo en la actualidad.

Otra dificultad que surge a la hora de definir este fenómeno es la distinta apreciación a que da lugar según el color del cristal con que se mire. El brazo ejecutor del desplazamiento puede pensar sinceramente que así está enriqueciendo el medio de destino, mientras que quizá para su vecino ello signifique sobre todo la llegada de una especie exógena que amenaza al ecosistema receptor. Resulta igualmente delicado anticipar las consecuencias de esa introducción. Quizá no ocurra nada o quizá, por el contrario, el nuevo recluta se desarrolle de forma explosiva en su medio de adopción, ya sea inmediatamente, pasado un tiempo o mucho después. También puede desaparecer con más o menos rapidez.

Rara vez se considera que el desplazamiento de especies domésticas (ya sean vegetales o animales) puede constituir un tipo de invasión biológica, cuando en realidad, desde cierto punto de vista, sí lo es. En el terreno de la botánica, por ejemplo, cabe citar la presencia casi sistemática en las

riveras tropicales de todos los continentes del árbol del viajero (*Ravenala madagascariensis*) y el árbol de fuego (*Delonix regia*) malgaches, del frangipán (*Plumeria rubra*) y el cocotero (*Cocos nucifera*), ambos probablemente americanos, de la casuarina (*Casuarina equisetifolia*) africana, del jacarandá (*Jacaranda mimosifolia*) brasileño y del almendro malabar (*Terminalia catappa*) indio (18, 22). Estas especies no son necesariamente invasoras, sino sólo demasiado comunes desde el punto de vista de un botánico, que ve en ellas el signo de la homogenización y mundialización de paisajes que antaño fueron mucho más idiosincráticos. A veces ello reduce la diversidad de la flora natural de esas tierras, pues a menudo las plantas importadas se ven favorecidas en detrimento de las especies locales, que gozan de menor consideración. Por lo demás, ciertas plantas cultivadas u ornamentales han circulado tanto desde hace milenios que a veces resulta difícil determinar con exactitud su origen geográfico.

Una planta ornamental que a día de hoy es ya prácticamente cosmopolita es el camará (*Lantana camara*), originario de la América tropical, que en potencia es capaz de invadir masivamente muchos terrenos desbrozados imponiéndose a la flora autóctona, y que puede ser tóxico para el ganado. Entre otros ejemplos posibles cabe citar el de Hong Kong (región administrativa especial de la República Popular China), donde el viajero tiene ocasión de admirar las cacatúas sulfúreas (*Cacatua sulphurea*) que sobrevuelan libremente Victoria Park (Fig. 1). Estos hermosos loros, oriundos de Sulawesi (Indonesia), se alimentan allí de las semillas del jacarandá, que es un árbol brasileño.

No sólo los poblamientos vegetales y animales se uniformizan, sino que otro tanto sucede con su cortejo de



Fig. 1
Cacatúas de Sulawesi (*Cacatua sulphurea*) en un jacarandá (*Jacaranda mimosifolia*), Hong Kong (China). Se trata de una especie indonesia que escapó a condiciones de cautividad
© V. Besnard y F. Moutou

microorganismos. Los agentes con potencial patogénico forman, en efecto, una categoría particular de especies invasoras, si bien las reglas de desplazamiento son comparables. Puede suceder que voluntariamente se transporte un agente patógeno justamente porque lo es, pero lo más frecuente es que esos microorganismos viajen con sus anfitriones, portadores sanos, enfermos o simplemente infectados. Se trata de verdaderos “polizones”. En tal caso, las consecuencias sanitarias forman parte de las posibles repercusiones del desplazamiento, que además puede tener efectos económicos y ecológicos.

Comoquiera que sea, siempre resulta más fácil definir una especie invasora *a posteriori* que *a priori*. Numerosas tentativas de aclimatación han desembocado en un callejón sin salida, y probablemente sólo una minoría de especies han arraigado, aunque a veces de forma espectacular. La cuestión de las invasiones biológicas empezó a trascender el ámbito de interés de los ecólogos desde mediados del siglo xx. En 1982 arrancó un programa internacional dedicado a este tema titulado SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment), que iba a durar unos diez años. A raíz de esos estudios se publicaron varias obras monográficas (véase la lista en 14 y 37). Siguiendo el marco teórico propuesto por Williamson (37), en el proceso de invasión cabe distinguir varias etapas. Ante todo está la llegada y el asentamiento de una especie exótica, después la dispersión o invasión propiamente dicha, seguida del equilibrio y los efectos, y por último tenemos las repercusiones. Williamson puntualiza que casi todas las invasiones biológicas guardan relación con importaciones mediadas por el hombre, y ciertos autores, por otra parte, asocian siempre el fenómeno a desplazamientos humanos. Pero también hay casos bastante bien estudiados que a primera vista parecen naturales, por ejemplo la llegada a Europa Occidental de la tórtola turca (*Streptopelia decaocto*), procedente de los Balcanes, y la del fulmar boreal (*Fulmarus glacialis*), que desde Islandia se desplazó también a Europa Occidental cruzando el Atlántico Norte (26, 37). Ambos casos resultaron sorprendentes para los ornitólogos. No faltan las explicaciones, pero de momento ello no ha dado motivos de preocupación a los responsables sanitarios, lo que dista de ser el caso de otras invasiones biológicas.

Hay otros ejemplos algo más recientes, como la diseminación de la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*), que logró cruzar sola el Atlántico de Este a Oeste, la del cormorán grande (*Phalacrocorax carbo*), que regresó a Europa tras un importante despoblamiento a principios del siglo xx (26), o la del chacal dorado (*Canis aureus*), que a partir de su núcleo de presencia histórica en los Balcanes se ha adentrado en Europa y está a punto de llegar a Suiza e Italia (2). Por supuesto, en todos estos casos sería muy interesante conocer los procesos subyacentes a estas

invasiones naturales. Pero en estas líneas nos ocuparemos de introducciones e invasiones que son producto de desplazamientos asociados al hombre.

Antes de proponer algunas definiciones examinaremos con más detenimiento varios ejemplos de invasión biológica, pues quizá a partir de ahí resulte más sencillo colegir su definición y distinguir entre invasiones biológicas y otros fenómenos cuya semejanza con ellas puede mover a confusión, como la migración, la fluctuación, el ciclo de población o la expansión natural.

Ejemplos

Cabe declinar esta serie de ejemplos en los tres grandes tipos ya mencionados, según se refieran a especies domésticas, especies llamadas de uso recreativo o especies “accidentales”, a menudo salvajes, y buscar ahí situaciones ilustrativas, de ser posible “universales”. Aunque en general la noción de especie invasora se reserva para especies no domésticas, o bien domesticadas pero que han revertido al estado salvaje (en cuyo caso se habla de poblaciones asilvestradas o “ferales”), nos ha parecido interesante no excluir de la reflexión a los animales domésticos que son objeto de cría y siempre están bajo control, pues ciertos episodios de invasión se les pueden atribuir directamente o ser fruto de distintas situaciones combinadas en las que hayan intervenido especies salvajes y domésticas. Además, a menudo se alienta el desplazamiento de animales domésticos, cuando en realidad ello puede tener consecuencias sanitarias, económicas y ecológicas mucho más importantes que las que pueda engendrar una especie salvaje exótica cuando unos pocos individuos escapan de la cautividad.

El caso de la especie bovina (*Bos taurus*), una de las primeras especies domesticadas de la historia, pone de relieve la escala y la magnitud de las repercusiones sanitarias. Otro ejemplo concierne a un mamífero doméstico (el cerdo) y a la especie salvaje de la que procede (el jabalí, *Sus scrofa*). Y por último tenemos un ejemplo clásico, el que asocia a un animal doméstico (el conejo), su forma salvaje (el conejo común, *Oryctolagus cuniculus*) y un virus exótico utilizado en la lucha biológica contra este animal: el virus de la mixomatosis. Estos ejemplos encierran grandes enseñanzas desde el punto de vista de sus repercusiones, y cabe esperar que resulten complementarios de los que vienen expuestos en otros capítulos de esta obra.

La especie bovina

Los bovinos domésticos y sus desplazamientos ligados al movimiento de poblaciones humanas ponen ya de relieve

que un mismo fenómeno puede ser percibido de manera muy distinta según el punto de vista del observador, por ejemplo si éste es un pastor o un agricultor. También permite examinar su domesticación a partir de la especie salvaje original hoy desaparecida: el uro (*Bos primigenius*) (8, 29). Se piensa que la distribución inicial del uro debía englobar una parte de la zona paleártica, pero que nunca alcanzó el continente americano a través del Puente de Beringia cuando llegaron las glaciaciones y descendió el nivel del mar, durante la era Cuaternaria (34). Kamtchatka y Alaska estaban entonces comunicadas por un istmo emergido. Los primeros hombres llegaron a América sin bovinos porque cruzaron antes de haberlos domesticado. Posteriormente, el nuevo ascenso del nivel de las aguas impediría su llegada. El uro tampoco estaba presente en el África subsahariana. Se supone que los bovinos fueron domesticados en dos zonas distintas, Mesopotamia y el Valle del Indo, aproximadamente al mismo tiempo, hace al menos unos 8.000 años. Ello dio lugar a los bovinos sin joroba en Mesopotamia (Oriente Próximo) y a los bovinos con joroba (o cebúes) en Oriente Medio (20, 21). Después los pastores y sus rebaños se desplazaron, y en particular invadieron África en sendas oleadas, primero acompañados de bovinos sin joroba y, en fechas más recientes, con los cebúes. La sustitución de las razas bovinas locales por cebúes aún prosigue hoy en día, con un efecto sanitario y zootécnico particular: la probable y no muy lejana pérdida de ciertas razas antiguas, que en los primeros milenios fueron objeto de selección empírica en cada lugar y se hicieron relativamente resistentes a las tripanosomiasis, lo que no es el caso de los cebúes.

El movimiento de bovinos domésticos entre Asia y África en fechas más recientes, a finales del siglo XIX, explica la llegada al continente africano del virus de la peste bovina (*Morbillivirus*). Para un estudio histórico de este fenómeno, véanse los trabajos de Barrett *et al.* (4) y de Blancou (5). La introducción del virus a resultas del simple desplazamiento de bovinos junto a un cuerpo expedicionario tuvo importantes consecuencias ecológicas, económicas, sanitarias y políticas. Al empezar este siglo XXI no parece lejana la perspectiva de erradicar la peste bovina de África y, quizá, del mundo entero (23). Recordemos en este contexto que la aparición de una epizootia de peste bovina a partir de cebúes introducidos en Europa por el puerto de Amberes (Bélgica) a principios del siglo XX condujo a la creación de la Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE) en 1924. Hasta aquel momento la enfermedad parecía haber progresado en Europa siempre por invasiones, por oleadas sucesivas procedentes de las estepas orientales, sin llegar nunca a ser endémica (32).

El último ejemplo relativo a bovinos domésticos es el de Nueva Zelanda, donde estos animales llegaron acompañando a los europeos, presumiblemente a partir de 1814. Esa es sin duda la explicación del desembarco

concomitante de la tuberculosis bovina causada por *Mycobacterium bovis*, en una época en que la seguridad biológica aún no existía realmente. Por otra parte, de modo totalmente independiente, los europeos también introdujeron en Nueva Zelanda una especie de marsupial australiano, la zarigüeya de cola de cepillo (*Trichosurus vulpecula*), con fines cinegéticos y para “enriquecer” un medio que se consideraba pobre. Antes de la llegada del hombre, los únicos mamíferos presentes en el archipiélago eran dos especies de murciélago (19). Las primeras zarigüeyas de las que hay rastro llegaron en el año 1868 (19). Ningún dato anterior indica relación alguna entre el marsupial y la bacteria bovina, pero hoy se sabe que la zarigüeya es un reservorio especialmente eficaz del microorganismo en un conjunto de medios en el que ella misma se ha asentado perfectamente, causando importantes problemas económicos a la ganadería bovina local.

La historia de la domesticación es compleja. Los pormenores de los inicios de cada tentativa, del cómo, el dónde y el porqué se eligieron ciertas especies, son otros tantos interrogantes aún por dilucidar. Cuanto más se profundiza en la cuestión más obvia resulta la complejidad del fenómeno. El balance de la historia común de los bovinos domésticos, los pastores y las poblaciones humanas basta para dejar patentes todas las paradojas que pueden traer consigo las invasiones biológicas. Están las introducciones deliberadas y las involuntarias, y a veces, aun siendo totalmente independientes entre sí, unas y otras pueden coincidir y combinarse en un mismo territorio para engendrar efectos sanitarios en ocasiones muy graves, que se manifiestan con más o menos rapidez, a veces mucho tiempo después. La tuberculosis y la peste bovinas han atravesado el planeta de la mano de los bovinos. Sin duda alguna cabe hablar de invasión. El virus de la peste bovina es probablemente el ancestro del virus de la rubéola, y la tuberculosis bovina es una zoonosis. Las repercusiones sanitarias de la domesticación son de gran calado.

El caso del cerdo y el jabalí

El cerdo y el jabalí ilustran de nuevo los perfiles imprecisos y fluctuantes de las introducciones e invasiones biológicas. Este es también un terreno en el que los conocimientos evolucionan con rapidez. En una reciente publicación sobre la historia antigua del cerdo en el Mediterráneo Oriental se hace remontar todavía más en el tiempo el inicio conocido del proceso (36). El cerdo es un animal interesante porque existe en diversas formas: libre, salvaje y de cría, y porque la especie salvaje original sigue existiendo, contrariamente al caso de los bovinos y el uro. Dicha especie es el jabalí (*Sus scrofa*). Paralelamente, la forma salvaje es objeto de cría con fines diversos: cinegéticos, de repoblamiento y también de producción

cárnica. La terminología a que todo ello da lugar no es precisamente sencilla. Expresiones como “jabalí doméstico”, “cerdo salvaje”, “cerdo revertido al estado salvaje”, “cerdo asilvestrado” o “jabalí libre” pueden introducir confusión, sea cual sea la lengua utilizada. En francés se habla a veces de “sanglochon” o “cochonglier”^{*} para designar el resultado de cruces entre formas domésticas y salvajes. En su estado natural original, el jabalí ocupaba una gran parte de la Eurasia templada, correspondiente de hecho a la zona paleártica de los biogeógrafos. Hace poco desapareció de las islas británicas, y en fechas recientes de la Cirenaica y del Delta del Nilo, pero sigue presente en el Magreb. En cambio, de forma natural está ausente de las islas mediterráneas, el África subsahariana, América del Norte y Australia. Los “jabalíes” de las islas mediterráneas representaban una prueba interesante de la fase de domesticación a la llegada de los primeros humanos, hace varios miles de años, mientras que en América del Norte o Australia los cerdos asilvestrados, esto es, revertidos al estado salvaje, son descendientes de los animales introducidos por los europeos a partir del siglo XVI. No cabe duda de que llegaron acompañados de su correspondiente cortejo de microorganismos. La situación resulta aún más compleja en el Sudeste asiático, donde coexisten varias especies del género *Sus*, desplazadas hace mucho tiempo entre las islas del archipiélago de la Sonda. Ciertas poblaciones endémicas han desaparecido, otras se han hibridado entre sí o con cerdos domésticos, que a menudo gozaban de libertad de movimientos. Dependiendo de su historia, pero también de la percepción de cada sociedad, los animales de la misma especie biológica, *Sus scrofa*, son considerados parte integrante del patrimonio biológico local, codiciada pieza de caza o especie invasora que es necesario controlar. Estos puntos de vista, por lo demás, no son necesariamente excluyentes entre sí. En las islas mediterráneas, las antiguas poblaciones fueron poco a poco sustituidas por poblaciones de jabalíes continentales y por cerdos domésticos de razas seleccionadas. La reintroducción contemporánea del jabalí en las islas británicas es un fenómeno que resulta interesante seguir (17). En semejante contexto, no es fácil entender en qué sentido circulan virus como los de la peste porcina clásica o la enfermedad de Aujeszky. Mejor se conoce la historia de la llegada a Europa y las Antillas del virus de la peste porcina africana. En la isla de Cerdeña, la presencia de una población libre de cerdos salvajes o asilvestrados dificulta toda tentativa de control. Un nuevo motivo de inquietud es la reciente introducción del virus en el Cáucaso y el sur de Rusia.

Las poblaciones salvajes de jabalíes pueden ofrecer reservorios naturales a ciertos agentes con potencial patógeno para los porcinos, o incluso con potencial zoonótico, pero se puede considerar que las poblaciones de cerdos asilvestrados son reservorios introducidos, la resultante de una invasión biológica que ha tenido éxito.

Especies invasoras y lucha biológica

Otro ejemplo es el de una pareja bastante bien conocida a día de hoy: la que forman el conejo común (*Oryctolagus cuniculus*) y el virus de la mixomatosis. Su historia es original. El conejo, tan extendido ahora en numerosos países, en la naturaleza o en criaderos, o incluso como animal de compañía, tenía no obstante una distribución natural muy modesta en los albores de los tiempos históricos (10). La historia de su conquista de gran parte de los continentes ilustra la ya mencionada noción de aclimatación. A ello se añade la noción de especie cinéctica, que no se limita estrictamente a la idea de procurarse un aporte de proteínas, como ocurre también en el caso del jabalí. La llegada del conejo a Australia tuvo consecuencias espectaculares (véase el artículo de F. Fenner en este número). Cuando a finales del siglo XIX se descubre un virus sudamericano específico de los lepóridos del género *Sylvilagus* y endémico de ese continente, hay quienes no tardan en ver en él un arma definitiva para acabar con las poblaciones invasoras de conejos. El género *Sylvilagus* es receptivo, pero no sensible, al virus. El *Oryctolagus cuniculus*, en cambio, es sensible, con índices de letalidad que pueden llegar a ser muy elevados. A principios del siglo XX asistimos a dos tentativas, una pública, en Australia, y otra privada, en Francia (en 1952). Para luchar contra una especie calificada de invasora se disemina voluntariamente un virus exótico con la idea de desencadenar una segunda invasión biológica que sirva para eliminar, o al menos controlar, la primera (15). El resultado es bien conocido: ante todo, la sorpresa de comprobar que en Australia hicieron falta varios intentos para obtener resultados, mientras que una sola introducción en Francia bastó para que el virus se extendiera por todo el continente europeo. A esa época se remonta el descubrimiento del papel epidemiológico de pulgas y mosquitos. La segunda observación es que en ninguno de ambos casos han desaparecido ni el virus ni su anfitrión. En términos de invasión biológica, se trata pues de un doble éxito. Desde entonces, los estudios genéticos han dejado patente la presencia simultánea de varias cepas víricas y varios perfiles de sensibilidad en el conejo. A la escala de los países donde el virus circula y el conejo está presente, esta doble diversidad genética se mantiene.

Con independencia de este ejemplo, quizá sea el concepto de lucha biológica con introducción de especies exóticas lo que convendría reconsiderar.

Reflexiones

Definición de una especie invasora

Podemos tratar ahora de proponer algunas definiciones para esta noción de especie invasora y las etapas del

* Vocablos formados por la combinación de “cochon” (cerdo) y “sanglier” (jabalí), que de modo aproximado cabría traducir al español por “jabaldero” y “cerdali”, por ejemplo. (N. del T.)

proceso de invasión. El ya mencionado programa SCOPE (37), iniciado en 1982, tenía por objetivo responder a tres interrogantes:

1. “¿Qué factores determinan si una especie puede o no resultar invasora?”
2. “¿Qué características locales hacen que un determinado ecosistema sea sensible o resistente a las invasiones?”
3. “¿Cómo dar con los sistemas de gestión idóneos teniendo en cuenta lo que aprendamos al tratar de responder a los interrogantes 1 y 2?”

La respuesta a estas preguntas conduce a una serie de primeras aproximaciones al problema. Así, una definición sencilla, propuesta por Bright (9), sería la siguiente: se califica a una especie de invasora cuando coloniza un sistema en el que nunca antes había estado presente. La escala temporal considerada no es evolutiva, sino ecológica, esto es: corresponde a los ciclos biológicos y a los ritmos de renovación generacional de las especies presentes. La invasión tiene aún más éxito si la especie introducida no se encuentra con depredadores o competidores o si éstos han sido eliminados. La introducción en ecosistemas pobres en especies, ya sea por causas naturales o secundarias, no tiene consecuencias de mayor calado que cuando hay una gran diversidad biológica. Es probable que la introducción de animales herbívoros generalistas tenga repercusiones muy marcadas, sobre todo si los depredadores han sido eliminados.

Últimamente Pysek *et al.* (24) han propuesto una serie de definiciones afines a las que figuran en el glosario del proyecto DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*), de reciente publicación (13, véase en particular el capítulo 14). Más información sobre el proyecto DAISIE puede ser encontrado en su sitio web (www.europe-aliens.org).

Especie foránea (*alien species*)

Sinónimos: exótica, introducida, no autóctona, alóctona (*exotic, introduced, non-indigenous, non-native, allochthonous*). Especie que no es nativa de una región, en la cual ha sido introducida a resultas de la actividad humana.

Especie accidental (*casual species*)

Especie foránea cuya presencia duradera en una región obedece a su introducción reiterada a consecuencia de actividades humanas, por ejemplo por cría y fuga ulterior, liberación en la naturaleza o introducción accidental de semillas repetidas veces.

Proceso de invasión (*invasion process*)

Secuencia de acontecimientos y procesos en la que una especie foránea afronta, y quizá supera, una serie de dificultades que se oponen a su instalación, proliferación y dispersión en una nueva zona. La primera etapa consiste en franquear la barrera geográfica entre la región de origen y la nueva localización. La especie recibe entonces la denominación de “accidental”. Si después consigue reproducirse en la zona de llegada, se convierte en especie “naturalizada”. Las especies invasoras son aquellas capaces de diseminarse con gran amplitud desde su punto de llegada en medios naturales, seminaturales o antropizados.

Especie invasora (*invasive species*)

Especie foránea que alcanza el estadio final del proceso de invasión y tiene la capacidad de diseminarse. En las regiones afectadas trae consigo una serie de marcados efectos negativos sobre la diversidad biológica local, el funcionamiento de los correspondientes ecosistemas, ciertos parámetros socioeconómicos (entre ellos la ganadería, y por ende la sanidad animal) y, por último, la salud pública. El Grupo de especialistas en especies invasoras (www.issg.org) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, Comisión de Supervivencia de Especies) se refiere a especies foráneas invasoras (IAS, siglas en inglés de *invasive alien species*). (Información sobre otros grupos de especialistas del UICN puede ser encontrada en su sitio web: www.iucn.org/about/work/programmes/species/about_ssc/specialist_groups; para informaciones adicionales sobre especies invasoras, véase también www.invasivespeciesinfo.gov/.)

Especie naturalizada (*naturalised species*)

Una especie foránea se considera naturalizada si forma poblaciones perennes, que se reproducen en la naturaleza y son capaces de perpetuarse sin ulterior intervención humana. No se trata necesariamente de una especie invasora.

El conjunto de estos términos pone de manifiesto la dificultad de dar con una definición sencilla para un proceso que puede revestir cierta duración, cosa que en modo alguno le resta peligrosidad para con los medios en los que el proceso tiene lugar. Por otra parte, en algunos casos no resulta sencillo saber si tales perturbaciones son la causa o la consecuencia de una invasión (28).

Últimamente, a raíz de sendos artículos (30, 38), se ha retomado el debate (31, 39) sobre si la condición de especie invasora presupone forzosamente que se trata de una especie exótica en el territorio invadido. Quienes responden afirmativamente y quienes lo hacen negativamente esgrimen, en defensa de sus postulados, un mismo ejemplo: el del estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) en Europa, su continente de origen, y Norteamérica, donde

fue introducido. Algunos defienden de hecho una concepción estrictamente biogeográfica del fenómeno de la invasión biológica, a lo que otros oponen un planteamiento más ecológico. El debate no está cerrado. Otra cosa es saber si el fenómeno de la invasión está regulado, y de qué manera. Ahí, en realidad, lo que es objeto de estudio es la cuestión del cómo (33). La invasión biológica no escapa a las reglas conocidas de la biología y la ecología.

Otros desplazamientos de especies animales

Para contribuir a reforzar el concepto de especie invasora podemos presentar sucintamente otros casos en los que hay especies animales que se desplazan sin que por ello quepa hablar de invasión biológica. Sin ánimo alguno de exhaustividad ni de ofrecer explicaciones prolijas, veamos algunos ejemplos.

La situación más clásica es la de las migraciones, muy conocidas en el caso de las aves (Fig. 2) y de algunos peces, aunque también existen especies migratorias en otros grupos zoológicos. Se trata de desplazamientos regulares (dos veces al año en las aves) entre las zonas de reproducción y las de hibernación. Las rutas de primavera y otoño, de ida y vuelta, pueden no ser las mismas, pero se repiten de un año al siguiente.

En las aves, pero no sólo en ellas, se observan de modo más o menos previsible y regular fluctuaciones de población que se traducen en extensiones provisionales del área de distribución, sin que a ello le siga una instalación duradera. Es el caso del ampelis europeo (*Bombus garrulus*), ave de la taiga rusa que algunos inviernos se adentra, llegando a veces muy lejos, en el oeste y el sudoeste de Europa. El fenómeno resulta en ocasiones muy espectacular (26).



Fig. 2
Paloma torcaz (*Columba palumbus*) en Francia. Ciertas poblaciones de esta especie son migratorias, y otras sedentarias

© V. Besnard y F. Moutou

Conviene distinguir entre este fenómeno y todas las observaciones accidentales, y en apariencia aleatorias, de especies lejanas que llegan arrastradas por fenómenos meteorológicos o que parecen haberse extraviado. Las aves, que son capaces de desplazarse con rapidez cubriendo largas distancias y son objeto de seguimiento sistemático por parte de ornitólogos profesionales o aficionados, constituyen el grupo zoológico sobre el que existen más datos al respecto (26).

Existen por último los ciclos de población que esencialmente dan lugar a fuertes variaciones de la densidad de población, lo que puede hacer visibles a los animales allí donde antes no lo eran, sin que ello suponga extensión alguna de su área de distribución. Esto resulta bastante habitual en ciertos topos y topillos (*Arvicola* spp., *Microtus* spp.) de varias regiones templadas del hemisferio Norte (2).

Recordemos que, según los autores, las extensiones espontáneas del área de distribución o las penetraciones naturales pueden, o no, ser consideradas invasiones.

Conclusión

La dificultad de dar con una definición satisfactoria de “especie invasora” obedece también al hecho de que, dependiendo del lugar, el momento y la persona, cambiará la percepción que se tenga de un mismo animal, una misma planta o un mismo microorganismo. La llegada de especies domésticas se puede considerar un progreso en muchas regiones del mundo, pero no siempre es así. La consiguiente circulación de agentes patógenos vinculados a esas mismas especies ha impuesto, y sigue imponiendo todavía, un elevado tributo por esos movimientos. A ello hay que agregar, en ecosistemas aún naturales o poco alterados, el impacto de las poblaciones asilvestradas descendientes de esos rebaños domésticos o esos campos cultivados. Conviene también tener en cuenta el resultado de introducciones deliberadas como parte de operaciones de lucha biológica. En este último caso, el balance ecológico, económico, e incluso sanitario, puede acabar siendo muy gravoso. Un ejemplo clásico en términos de diversidad biológica, en un ámbito menos espectacular que el de los vertebrados, concierne a las tentativas de controlar a un molusco gasterópodo terrestre utilizando a otro. El primero, herbívoro y africano, *Achatina fulica* (Fig. 3), fue introducido ampliamente, por ejemplo en Madagascar antes de 1800, en China en los años treinta y en las islas de Samoa americanas hacia 1975 (1), por motivos ligados a la alimentación o las farmacopeas tradicionales o simplemente por causas accidentales. Posteriormente, en vista de los daños que causaba a los cultivos, se recurrió a una especie carnívora americana, *Euglandina rosea*, para combatirlo. En Polinesia, ello se saldó con la extinción de



Fig. 3
***Achatina africana (Achatina fulica)* en Zanzíbar (Tanzania).**
Especie profusamente introducida en las islas de los océanos
Índico y Pacífico

© V. Besnard y F. Moutou

toda una serie de especies endémicas de pequeños caracoles del género *Partula*. En Hawái desaparecieron las especies del género *Achatinella*. En ambos casos constituían modelos de estudio de la evolución (37). Un censo reciente ha cifrado en 400 el número de especies de moluscos terrestres que se han extinguido en islas oceánicas. De ellas, 234 vivían en islas donde fue introducido *E. rosea*, al cual se atribuye directamente la desaparición de 134 de esas especies (25). La historia no acaba aquí, pues el caracol gigante africano (*A. fulica*) también ejerce de anfitrión intermediario en el ciclo de un helminto que parasita a la rata y a veces al hombre: *Angiostrongylus cantonensis*. Ahora bien, en las numerosas islas donde fue introducido, también lo fueron las ratas (*Rattus* spp.), tanto en el Océano Pacífico como en el Índico (1, 11). Dicho de otro modo: esa introducción trajo además consigo un verdadero problema sanitario (1, 3).

El reciente y acelerado crecimiento en volumen, velocidad e intensidad de los intercambios internacionales de todo tipo se acompaña de desplazamientos de especies a un

ritmo sin precedentes. En la reciente síntesis de DAISIE (13), que atañe solamente a Europa, se contabilizaron alrededor de 11.000 especies introducidas en el continente. Su nivel de agresividad es muy variable, pero algunas de ellas plantean serios problemas.

Desde hace unos treinta años, la comunidad científica internacional ha empezado a preocuparse por el impacto de las especies calificadas de invasoras. Muy posiblemente los ecólogos fueron de los primeros, junto con los biogeógrafos, en movilizarse. Los especialistas en conservación de espacios y protección de especies no tardaron en sumarse a ellos. Una estructura como la UICN se muestra profundamente preocupada por el fenómeno, en especial pensando en la pérdida de diversidad biológica, acelerada por el impacto de ciertas especies invasoras en ecosistemas fragilizados, sobre todo gran número de islas y archipiélagos. La capacidad de recuperación de los ecosistemas invadidos parece tanto mayor cuanto más conservada esté la biodiversidad en su interior. Otro aspecto de las invasiones biológicas que no conviene subestimar es el de sus consecuencias sanitarias. Puede tratarse de efectos instantáneos o retardados, pero en todos los casos las consecuencias pueden ser realmente graves. También en este terreno la diversidad biológica puede constituir un elemento de resistencia a la invasión de un microorganismo, como parece haber ocurrido en América si comparamos la riqueza de la avifauna y la incidencia de la infección por el virus West Nile en el hombre (27). Un argumento indirecto sería el que establece un nexo entre las fluctuaciones de la densidad de población de una especie cinegética y un mayor riesgo de epizootia y transmisión de microorganismos a una especie doméstica que es objeto de cría en los mismos territorios (12).

Más allá de la cuestión de las definiciones, los capítulos que integran esta obra ofrecen toda una panoplia de notorios ejemplos de invasiones biológicas y de la magnitud de las consecuencias que traen consigo.

■

Referencias

1. Alicata J.E. (1991). – The discovery of *Angiostrongylus cantonensis* as a cause of human eosinophilic meningitis. *Parasitol. Today*, 7 (6), 151-153.
2. Aulagnier S, Haffner P, Mitchell-Jones A.J., Moutou F & Zima J. (2009). – *Mammals of Europe, North Africa and the Middle East*. A & C Black, Londres, 272 págs.
3. Barré N. & Moutou F (1982). – Helminthes des animaux domestiques et sauvages de la Réunion. Inventaire et rôle pathogène. I. Mammifères. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 35 (1), 43-55.
4. Barrett T., Pastoret P.-P. & Taylor W.P. (coord.) (2006). – *Rinderpest and peste des petits ruminants. Virus plagues of large and small ruminants*. Elsevier, Academic Press, Amsterdam.
5. Blancou J. (2000). – *Histoire de la surveillance et du contrôle des maladies animales transmissibles*. OIE, Paris, 366 págs.
6. Blondel J. (1995). – *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 297 págs.
7. Bocquet-Appégel J.-P. (2008). – *La paléodémographie*. Editions Errance, Paris, 192 págs.
8. Bradley D.G., MacHugh D.E., Cunningham P & Loftus R.T. (1996). – Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 93, 5131-5135.
9. Bright C. (1998). – *Life out of bounds*. W.W. Norton & Co., Nueva York, Londres, 288 págs.
10. Callou C. (2003). – De la garenne au clapier – étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, Tomo 189, Publications scientifiques du Muséum, Paris, 360 págs.
11. Cheke A. & Hume L. (2008). – *Lost land of the dodo*. T & AD Poyser, Londres, 464 págs.
12. Choisy M. & Rohani P. (2006). – Harvesting can increase severity of wildlife diseases epidemics. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.*, 273, 2025-2034.
13. DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) (2009). – *Handbook of alien species in Europe. Invading nature: Springer Series in Invasion Ecology*, 3. Springer, 399 págs.
14. Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F, Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M. & Williamson M. (comp.) (1989). – *Biological invasions. A global perspective*. SCOPE 37, John Wiley & Sons, Chichester, 525 págs.
15. Fenner F & Fantini B. (1999). – *Biological control of vertebrate pests*. CABI Publishing, Wallingford, Oxon (Reino Unido), 339 págs.
16. Geoffroy Saint-Hilaire I. (1861). – *Acclimatation et domestication des animaux utiles*. La Maison rustique, París. Reedición La Maison rustique-Flammarion, París, 1986, 537 págs.
17. Goulding M., Kitchener A.C. & Yalden D.W. (2008). – Wild boar. En: *Mammals of the British Isles: handbook*, 4.^a ed. (S. Harris & D.W. Yalden, comp.). The Mammal Society, Southampton, 561-564.
18. Heywood V.H. (1985). – *Flowering plants of the world*. Croom Helm, Londres, 336 págs.
19. King C.M. (comp.) (1990). – *The handbook of New Zealand mammals*. Oxford University Press, Auckland, 600 págs.
20. Loftus R.T., MacHugh D.E., Bradley D.G., Sharp P.M. & Cunningham P. (1994). – Evidence for two independent domestications of cattle. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 91, 2757-2761.
21. MacHugh D.E., Shriver M.D., Loftus R.T., Cunningham P & Bradley D.G. (1997). – Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics*, 146, 1071-1086.
22. Mathon Cl.-Ch. (1981). – *Phytogéographie appliquée. L'origine des plantes cultivées*. Masson, Paris, 182 págs.
23. Normile D. (2008). – Driven to extinction. *Nature*, 319, 1606-1609.
24. Pysek P, Richardson D.M., Pergl J., Jarosik V, Sixtova Z. & Weber E. (2008). – Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *TREE*, 23 (5), 237-244.
25. Régnier C., Fontaine B. & Bouchet P. (2009). – Not knowing, not recording, not listing : numerous unnoticed mollusk extinctions. *Conserv. Biol.*, 23 (5), 1214-1221.
26. Svensson L., Mullarney K., Zetterström D. & Grant P.J. (2000). – *L'albun ornitho*. Delachaux & Niestlé, París, 399 págs.
27. Swaddle J.P. & Calos S.E. (2008). – Increased avian diversity is associated with lower incidence of human West Nile infection: observation of the dilution effect. *PLOS One*, 3 (6), e2488, 1-8.
28. Teyssèdre A. & Barbault R. (2009). – Invasions d'espèces : cause ou conséquence de la perturbation des écosystèmes ? *Pour la Science*, 376, 22-25.
29. Troy C.S., MacHugh D.E., Balley J.F., Magee D.A., Loftus R.T., Cunningham P, Chamberlain A.T., Sykes B.C. & Bradley D.G. (2001). – Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*, 410, 1088-1091.
30. Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.-C. & Simberloff D. (2008). – In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasion*, 10, 1345-1351.

31. Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.-C. & Simberloff D. (2009). – Invasive species can also be native... *Trends Ecol. Evol.*, **24** (11), 585.
 32. Vallat F. (2009). – Les bœufs malades de la peste. La peste bovine en France et en Europe, XVIII^e-XIX^e siècles. Presses universitaires de Rennes, Rennes, 360 págs.
 33. Valpine P. de, Cuddington K., Hoopes M.F. & Lockwood J.L. (2008). – Is spread of invasive species regulated? Using ecological theory to interpret statistical analysis. *Ecology*, **89** (9), 2377-2383.
 34. Van Vuure C. (2005). – Retracing the aurochs. Pensoft, Sofia, Moscú, 431 págs.
 35. Vigne J.-D. (2004). – Les origines de la culture. Les débuts de l'élevage. Le Pommier/Cité des sciences et de l'industrie, Paris, 191 págs.
 36. Vigne J.-D., Zazzo A., Saliège J.-F., Poplin F., Guilaine J. & Simmons A. (2009). – Pre-Neolithic wild boar management and introduction to Cyprus more than 11,400 years ago. *Proc Natl Acad Sci. USA*, **106** (38), 16135-16138. E-pub: 18 de agosto de 2009.
 37. Williamson M. (1996). – Biological invasions. Chapman & Hall, Londres, 244 págs.
 38. Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J. & Richardson D. (2009). – Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends Ecol. Evol.*, **24** (3), 136-144.
 39. Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J. & Richardson D. (2009). – Biogeographic concepts define invasion biology. *Trends Ecol. Evol.*, **24** (11), 586.
-