

PEREZ ARBELAEZIA

Nº 14 - FEBRERO 2003

ISSN 0120-7717



Llerasia Lindenii Triana

Jardín Botánico José Celestino Mutis
Bogotá D.C., Colombia





ENRIQUE PÉREZ ARBELÁEZ

1896 – 1972

Fundador del Jardín Botánico José Celestino Mutis

Publicación del Jardín Botánico José Celestino Mutis, dedicada a la memoria de su fundador, el doctor Enrique Pérez Arbeláez, quien consagró su vida a institucionalizar la tradición científica de Colombia y a fomentar la investigación, divulgación y defensa de nuestros recursos naturales.



Mutisia clematis L.

Planta ornamental nativa tomada como emblema del Jardín Botánico. Debe su nombre a la exaltación que el ilustre botánico Linneo quiso hacer en homenaje a José Celestino Mutis, designado con el nombre de Mutisia.

Es una planta trepadora con zarcillos, hojas tomentosas en tonalidades verde grisáceo y flores pendulares, que con su color rojo vivo atraen insectos y colibries.



ALCALDÍA MAYOR
DE BOGOTÁ D.C.

Alcalde Mayor

Antanas Mockus Sívickas

**JARDÍN BOTÁNICO
"JOSÉ CELESTINO MUTIS"**

Junta Directiva

Julia Miranda Londoño
Luz Stella Vargas Hernández
Alberto Gómez Mejía
Germán Andrade Pérez
Mónica Gómez de Espinosa
Marco Palacios Rozo

Director

Enrique Uribe Botero

Secretaria General

Catalina Nagy Patiño

Jefe de Planeación

Jaime Rudas Ll.

Subdirección Educativa y Cultural

María Margarita Gaitán Uribe

Subdirección Científica

María Elvira Madriñán Saa

Subdirección Técnica Operativa

Francisco Sánchez Hurtado

PEREZ ARBELAEZIA

Número 14 - Febrero de 2003

Publicación anual

PEREZ - ARBELAEZIA es la publicación científica y tecnológica
del Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis.

PEREZ - ARBELAEZIA publica artículos, originales e inéditos, que cubran temas de investigación en ciencias puras o aplicadas sobre botánica, ecología, conservación, ciencias biológicas, recursos naturales renovables y medio ambiente, al igual que ensayos, revisiones, conferencias y reuniones que contribuyan a la profundización del conocimiento y constituyan aportes significativos al objeto de su temática.

Comité Editorial

Francisco Sánchez Hurtado
Gustavo Morales Liscano

Editor

César Escallón Estupiñán

Comité Científico

César Barbosa Castillo	Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – Ideam
José Luis Fernández Alonso	Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia
Jesús Orlando Vargas Ríos	Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia
Fabio González Garavito	Instituto de Ciencias Naturales Universidad Nacional de Colombia
Rocío del Pilar Cortés Ballén	Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales Universidad Distrital Francisco José de Caldas
Santiago Madriñán Restrepo	Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de los Andes

Ilustración Carátula

Llerasia Lindenii Triana

La especie, representada en arbolitos de hasta 6 metros, habita en los cerros que se extienden alrededor de la Sabana de Bogotá. Su rango de distribución altitudinal la sitúa entre los 2.600 y los 3.500 metros.

PEREZ - ARBELAEZIA

Publicación anual

© 2003 - Jardín Botánico José Celestino Mutis

ISSN 0120-7717

*La reproducción total o parcial de un artículo debe citar la fuente.
Corresponde a los autores la total responsabilidad de las ideas,
textos y conceptos emitidos en sus respectivos artículos.*

Canje

Óscar Ovalle Navarro
Biblioteca Enrique Pérez Arbeláez

Diseño y diagramación

Sanmartín Obregón & Cía. Ltda.

Impresión

Sanmartín Obregón & Cía. Ltda.

Ilustración carátula

Ulexia Lindenii Triana

FLORA DE LA REAL EXPEDICIÓN BOTÁNICA
DEL NUEVO REINO DE GRANADA (1783-1816)

Tomo XLVII, Compuestas, Tribu Astereas, LÁMINA LI
1989, Ediciones de Cultura Hispánica, Madrid.

Cortesía del Instituto Colombiano de Antropología e Historia ICAN

Jardín Botánico José Celestino Mutis

Av. (Cll.) 57 No. 61-13 • Tel.: 437 7060 • Fax: 630 5075
bogotanico@jbb.gov.co • www:jbb.gov.co

CONTENIDO

Presentación	7
Cambio en la cobertura vegetal del bosque húmedo tropical, Parque Natural Nacional Tinigua, Colombia	
Juan Pablo Giraldo Gómez	9
Composición, heterogeneidad espacial y conectividad de paisajes de las áreas rurales del Distrito Capital de Bogotá, Colombia	
Gabriel Eduardo Páramo Rocha	25
Estudios preliminares sobre el efecto de las poliaminas putrescina y espermidina en la micropropagación de <i>Stanbopea wardii</i> Lodd ex Lind (Orchidaceae)	
Claudia Patricia González Rojas y Germán Pachón Ovalle	73
Ecología del paisaje y dinámica de la vegetación en el sector medio del páramo de Sumapaz – Localidad 20 del Distrito Capital, corregimientos de Nazareth y Betania	
Leyla M. Montenegro-Calderón, Gabriel Martínez, Óscar Rivero y Sandra Zapata	93
Ecología de las especies invasoras	
Héctor Felipe Ríos y Orlando Vargas	119
El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales: el caso de los páramos andinos	
Orlando Vargas Ríos, Julia Premauer, Marcela Zalamea y Camilo Cárdenas	149

PRESENTACIÓN

Constituye motivo de gran satisfacción para la Dirección del Jardín Botánico presentar esta corta nota con ocasión de la entrega número 14 de la revista *Perez - Arbelaezia*. En esta edición la revista presenta, en seis artículos, los resultados de investigaciones dirigidas a cubrir aspectos relacionados con el conocimiento y afectación de los componentes de nuestra biodiversidad. Tres de los trabajos de investigación han sido adelantados en la región de la Sabana de Bogotá, sobre las montañas que la rodean: el artículo presentado por el biólogo Gabriel Eduardo Páramo Rocha, sobre las relaciones del paisaje en las áreas rurales del Distrito Capital; el artículo encabezado por el profesor Orlando Vargas Ríos, cubriendo aspectos de los disturbios ocasionados por pastoreo en los páramos andinos, y el de la profesora Leyla Montenegro, en el tema de la ecología del paisaje, constituyen no sólo la expresión del apoyo efectivo de las directivas del Jardín Botánico para el desarrollo de la investigación sino que también traducen el esfuerzo de los investigadores por avanzar en el conocimiento botánico, ecológico y ambiental de una de las secciones del sistema regional andino de mayores condiciones adversas para los paisajes originales en sus suelos, cerros, quebradas, ríos y humedales. Un tema muy amplio y por lo mismo complejo, como lo es el de las especies invasoras, es desarrollado con claridad por el biólogo Hector Felipe Ríos. El tema de la protección de la naturaleza en parques nacionales es abordado por el biólogo Juan Pablo Giraldo Gómez, quien con el apoyo de la Universidad de los Andes de Bogotá y del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Ideam, logra presentar un análisis en los cambios de cobertura vegetal en el Parque Natural Nacional Tinigua. Los temas de laboratorio también hacen parte de este número de la revista: los biólogos Claudia Patricia González Rojas y Germán Pachón Ovalle, presentan su trabajo sobre el efecto de las poliaminas en la micropropagación de la especie *Sthanopea wardii*, una orquídea que hoy enfrenta la amenaza de extinción.

El nivel técnico y el rigor científico de los aportes presentados en este número de la revista *Perez - Arbelaezia* hacen factible su aplicación en la restauración y habilitación ecológica de áreas de la Sabana de Bogotá y sus cerros, en el rescate de las especies y en el desarrollo de prácticas conservacionistas. El proyecto editorial de la revista *Perez - Arbelaezia* nos permite testimoniar la forma en que la gestión para la investigación, la conservación y la comunicación oportuna del conocimiento generado van de la mano en el Jardín Botánico, en ese orden de ideas nos permite mostrar como se perfilan los logros de las políticas distritales y nacionales para la conservación de la flora silvestre y

sistemas ecológicos de la Región Andina de Colombia, para el mejoramiento de las condiciones medioambientales del país, la ciudad y su área de influencia.

A partir del presente número la revista contará con el apoyo de un Comité Científico integrado por los profesores Fabio González Garavito y José Luis Fernández Alonso, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia; Orlando Vargas Ríos del Departamento de Biología de la misma Universidad; Rocío del Pilar Cortés Ballén, de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas; César Eduardo Barbosa Castillo, del Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales, Ideam, y Santiago Madriñán Restrepo de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de los Andes. La revista *Perez - Arbelaez* se honra con la nómina que integra este Comité Científico a cuyos miembros presenta un saludo especial.

Expresamos nuestro agradecimiento a quienes han contribuido a mejorar y a darle continuidad a este proyecto editorial que mantiene con su nombre el más vivo homenaje a la memoria del fundador de la institución.

Enrique Uribe Botero
Director Jardín Botánico

Ecología de las especies invasoras

Por

HÉCTOR FELIPE RÍOS* Y ORLANDO VARGAS **

Resumen

En el presente trabajo se analiza el problema de la introducción de especies exóticas invasoras, en ambientes como islas, aguas y masas continentales. Se exponen los ejemplos clásicos de invasiones en el mundo y se reseñan algunos casos para Colombia. Se analiza la dinámica de las invasiones en sus aspectos fundamentales como: arribo, establecimiento y dispersión. Se hace énfasis en el conocimiento de los rasgos de historia de vida de las especies invasoras y en su capacidad de colonización, a fin de poder entender su habilidad para invadir diferentes hábitat, y aplicar este conocimiento en actividades relacionadas con su control. El trabajo muestra una extensa revisión sobre la ecología de las especies invasoras.

Palabras clave

Especies exóticas, foráneas, introducidas, no nativas, invasoras; invasiones biológicas, rasgos de historia de vida.

* Biólogo. Jardín Botánico de Bogotá. philipgim@yahoo.com

** Biólogo. Profesor. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia / ovargas@ciencias.unal.edu.co

INTRODUCCIÓN

Entre los factores de mayor impacto sobre la extinción de especies en todo el planeta se encuentran la introducción y redistribución de especies por el hombre. El transporte de especies realizado por los seres humanos fue descrito en 1958 por Charles Elton como “una de las más grandes convulsiones históricas de la fauna y flora del mundo”. Se considera que después de la destrucción de los hábitat, la invasión de especies exóticas es el segundo factor asociado a la extinción de especies en el mundo (Everett, 2000).

Las introducciones se pueden clasificar como accidentales y deliberadas. Entre las introducciones accidentales alrededor del globo está la de las ratas (*Rattus* spp) y ratones (*Mus musculus*) transportadas en barcos de uno a otro continente. Estos roedores, de condición omnívora, han ejercido un fuerte impacto sobre la fauna y flora nativas, especialmente en ambientes insulares, por efecto de la gran capacidad alcanzada en la competencia y la depredación. Otro ejemplo de este fenómeno es el de las especies acuáticas que viajan en el lastre de los barcos, transportando organismos de un mar a otro o de una costa a otra; esto ha conducido sin duda a una gran homogeneización de la flora y fauna de las comunidades de las costas marinas (Pullin, 2002).

Sin duda, el hecho de mayor impacto en todo el mundo ha sido la introducción deliberada de animales y plantas para la implementación y desarrollo de nuevos sistemas de producción en el campo, junto con las mascotas, como gatos (*Felis catus*), perros (*Canis familiaris*) y aves, que llegaron acompañando al hombre a las nuevas tierras. En muchas regiones del mundo, las especies invasoras fueron introducidas de manera deliberada para cumplir otros propósitos. En Australia, por ejemplo, de más de 220 plantas exóticas, consideradas actualmente como malezas, 31% fueron introducidas como especies ornamentales y el 18% ingresó en forma accidental (New, 2000). Muchas plantas catalogadas como malezas llegaron a su destino en la condición de especies ornamentales de jardín, ignorando para el momento el riesgo de convertirse en invasoras bajo las nuevas condiciones.

El creciente desplazamiento del ser humano, a partir del siglo XIX, facilitó la movilización de especies hacia lugares donde éstas no podrían llegar por sus propios medios, debido entre otras razones, a limitaciones para atravesar ciertas barreras naturales como océanos, cordilleras y desiertos.

Pysek (1995) señala que la investigación en este campo de las invasiones está estrechamente relacionada con la transformación de la vegetación en cada región, con los problemas prácticos causados por estas especies, y de manera muy importante, con el desarrollo y tradiciones científicas de cada país. Así, las principales investigaciones sobre especies invasoras se encuentran en Australia (donde el 21,0 - 23,6 % del total de su flora son especies exóticas), Nueva Zelanda (que presenta el 46,7 % de flora transformada), Hawai (45,1 %), California

(con el 11,4 -12,9 % de especies exóticas naturalizadas) y Sudáfrica (15,2 % de malezas exóticas naturalizadas). El conocimiento en el tema tuvo un gran desarrollo desde la segunda mitad de la década del 80, a partir del establecimiento en 1982, del Programa Internacional sobre Invasiones Biológicas, Scope (Mooney, 1999). En el caso de las plantas se pasó de una perspectiva florística y de manejo, hacia otra más académica, enfocada en la biología y ecología de las especies invasoras y las interacciones a nivel de comunidad. Los ejemplos más dramáticos de introducción de especies en el mundo se presentan en lagos e islas remotas alejadas de los continentes.

DEFINICIONES

Cuando se introduce una especie que puede ser considerada benéfica en términos productivos para el establecimiento de cultivos o pasturas, debido a sus atributos de rápido crecimiento, altas tasas reproductivas o su gran capacidad competitiva, en ocasiones se ignora que dichas características también la habilitan para invadir nuevos espacios, llegando incluso a convertirse en un problema ecológico y económico imprevisto.

Al hablar de introducciones suele hacerse la distinción entre especies exóticas e invasoras, considerando a las últimas como un subconjunto de las primeras. Comúnmente se habla de especies exóticas para referirse a todas aquellas que han sido introducidas, o que son ajenas a la biota nativa original; en tanto que el concepto de invasora implica la capacidad agresiva para colonizar, al igual que para dispersarse en diferentes hábitats naturales (New, op. cit.).

Vilà (1999) propone diferentes términos para caracterizar grupos de especies en cada etapa del proceso de movilización. Entre estos, para una especie introducida de forma voluntaria o accidental fuera de su área de distribución natural, recurre a la expresión de especie **exótica** o "*alóctona*"; se le considera **naturalizada** si es capaz de reproducirse y mantener una población estable sin la intervención del hombre; finalmente, la expresión de **invasora** (Gordon y Thomas, 1997, Vilà, op. cit., Williamson, 2000) se reserva para aquella especie naturalizada que está en clara expansión en un área donde no es nativa, y cuya presencia y distribución tiene un impacto negativo para la biocenosis. (Fig. 1).

La gran mayoría de especies exóticas no se adaptan al sitio de introducción, pero un porcentaje de éstas no sólo logra establecerse, sino que también se desarrolla a expensas de las especies nativas y se propaga masivamente. En consecuencia, estas especies que desplazan a las nativas a través de mecanismos de depredación, competencia, enfermedades o alteración del hábitat son las verdaderas invasoras. Por su parte Randall, (2000), considera una especie **exótica**, o "no nativa", como aquella que se reproduce y se dispersa en un área, sólo después de haber sido transportada por el hombre a través de barreras que de otro modo no hubiese podido cruzar.

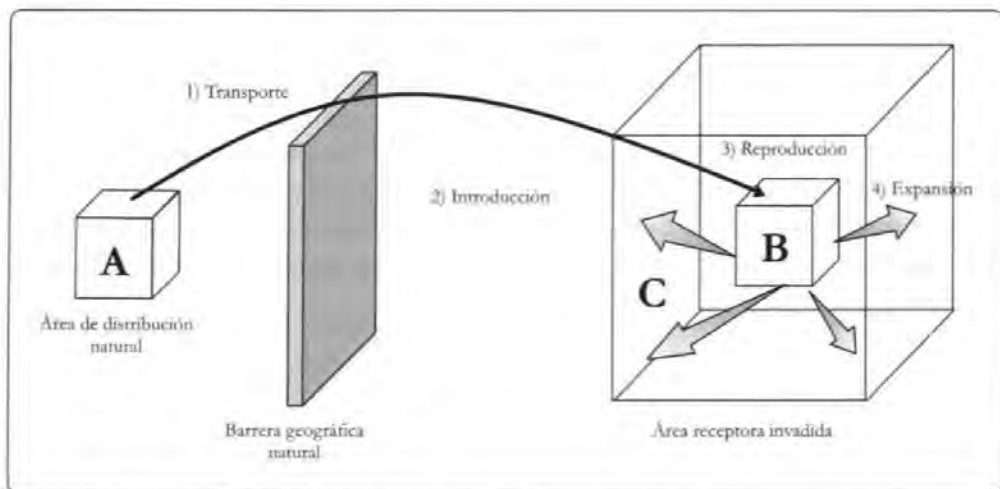


Figura 1. Ilustración del proceso de invasión vegetal. En "A" se tiene el área de distribución natural. Mediante un proceso de transporte (1), las especies atraviesan barreras geográficas y son introducidas (2) en nuevas áreas receptoras "B" donde se consideran exóticas. Las especies que logran reproducirse (3) sin asistencia humana son naturalizadas. Al establecerse una clara expansión (4) de la especie hacia nuevas áreas "C" y generar impactos negativos en las comunidades receptoras, la especie se considera invasora.

El Convenio de Diversidad Biológica define la condición de exótica en los siguientes términos: "... aquella especie, subespecie o taxón inferior, fuera de su área de distribución natural (pasada o presente) y potencial de distribución (fuera del área que ocupa naturalmente o que no pudiera ocupar sin introducción directa o cuidado por parte del hombre), e incluye cualquier parte, gametos o propágulos de tal especie que pueda sobrevivir y luego reproducirse"; y a la condición de exótica invasora como una especie cuyo establecimiento y expansión constituye una amenaza para ecosistemas, hábitat u otras especies, con daños económicos o ambientales (Convenio de Diversidad Biológica, 1992, artículo 8(h), Ojasti, 2001).

La clasificación de las especies invasoras se realiza teniendo en cuenta seis criterios de manejo (Santa Catalina Island Conservancy, 1997):

1. Abundancia de la especie.
2. Distribución (localizada o ampliamente distribuida, insular o de tierra firme, etc.).
3. Capacidad invasora de la especie.
4. Tipo de comunidad invadida (rara o común, frágil o robusta).
5. Impactos ecológicos.
6. Facilidad de erradicación o control.

El Consejo de Malezas Exóticas de la Florida, (Florida Exotic Pest Plant Council, 1995), utilizó los anteriores criterios para catalogar las especies exóticas en cuatro categorías de acuerdo a su poder invasor de manera decreciente:

- Categoría I. Especies ampliamente distribuidas con un potencial establecido de invadir y destruir comunidades vegetales.
- Categoría II. Especies con distribución local, pero con poblaciones en rápida expansión, o que muestran algún potencial para destruir comunidades vegetales en otras áreas.
- Categoría III. Especies con distribución local, con abundancia moderada o amenazas para hábitat particulares.
- Categoría IV. Especies en niveles de abundancia variados, que necesitan una mayor disponibilidad de recursos y posibilidades para convertirse en invasoras.

DINÁMICA DE LA INVASIÓN

Se denomina *invasión biológica* al proceso de movilización de especies desde sus lugares de origen. Se inicia con el traslado e importación por parte del hombre, y con la posterior liberación y establecimiento en regiones apartadas, en donde puede propagarse hasta constituir poblaciones que presenten consecuencias a su entorno (Williamson, op. cit.). El mismo proceso puede también ser considerado como la fase inicial de colonización de un sistema, seguido por el establecimiento de una población viable dentro del mismo.

Al igual que en el proceso de sucesión, para que una invasión sea exitosa, se deben cubrir pasos importantes, que van desde la dispersión de las semillas y el establecimiento inicial de las plántulas hasta el establecimiento definitivo y la persistencia de las poblaciones viables. Estos pasos básicos se pueden resumir en: 1) arribo, 2) establecimiento, 3) colonización y 4) dispersión en el ambiente natural, hasta consolidar la invasión.

Arribo

La llegada de los propágulos de una especie puede ser natural o promovida, principalmente por el hombre. Por ejemplo, en ocasiones los áfidos pueden arribar como miembros del "plankton aéreo", (New, op. cit.). El arribo por agentes humanos puede ser accidental o intencional en respuesta a intereses económicos para la obtención de forrajes, fibras, medicinas, artículos decorativos, o para el control de erosión, construcción de cercas vivas, establecimiento de plantaciones forestales, o simplemente por gusto personal (como en el caso de las mascotas). Las actividades humanas que generan todo tipo de disturbios (agricultura, ganadería, construcción de carreteras, tala de bosques, quemas de vegetación y la consecuente erosión y deslizamientos de tierra, etc.), favorecen la colonización de especies invasoras nativas y exóticas.

En la actualidad el esfuerzo de los países se centra en establecer medidas de seguridad para prevenir o disminuir la entrada de especies plaga; sin embargo, el control se dificulta debido a la entrada accidental de muchas especies en aviones y barcos.

Establecimiento

El establecimiento en comunidades naturales requiere, en algunos casos, un cambio en el régimen de disturbios propios del ecosistema, pero esencialmente, la producción de gran cantidad de propágulos. El establecimiento de poblaciones autosostenibles requiere hábitat y alimento apropiados y capacidad de reproducirse en la nueva área. Para el caso de algunas introducciones de animales, el nuevo hábitat puede ser mejorado y la alimentación seleccionada. La especie introducida puede mantenerse inicialmente en pequeñas poblaciones y estar sujeta a muchos factores estocásticos, llegando incluso a desaparecer, pero si el hábitat es adecuado puede desarrollarse y consolidar una invasión.

Si la población sobrevive entra en una fase de establecimiento, en la cual aumenta en tamaño, pero avanza muy poco en cuanto a la expansión de su rango. Una vez se establece definitivamente, los individuos pueden emigrar desde el parche inicial hasta formar una nueva población, pasando entonces a una fase de expansión. Esta fase continúa hasta que el hábitat disponible es colonizado por completo, consolidándose entonces la última fase de saturación. Shigesada y Kawasaki (1997) reconocieron tres tipos hipotéticos de expansión de rango (Fig. 2).

El primer tipo muestra una expansión lineal simple, en donde la fase de expansión se desarrolla a una tasa constante; el segundo tipo tiene dos fases de expansión, la primera un poco lenta seguida de una segunda más rápida; el tercer tipo muestra una tasa que se incrementa continuamente con el tiempo.

Colonización

La colonización inicia localmente con el establecimiento, y se extiende cuando hay poblaciones capaces de llegar a nuevas áreas. El término es más utilizado para hacer referencia a la colonización natural, pero en algunos casos es difícil reconocer si hubo influencia humana en la ampliación de las áreas y en el número inicial de sitios en donde se originó el proceso. En áreas de montaña, el rango de colonización puede ser hacia arriba o hacia abajo, hasta que la especie encuentra sus límites de tolerancia ecológica, los cuales pueden llegar a ser amplios.

La colonización de algunas especies está asociada con el régimen de disturbios del ecosistema, y el proceso de invasión puede haberse iniciado sin ser detectado (New, op. cit.). El citado investigador señala dos patrones principales de colonización que no son siempre independientes:

- Expansión gradual desde un punto inicial hasta abarcar la totalidad de un rango, por crecimiento continuo a partir de las márgenes.
- Muchas expansiones separadas implican colonizaciones nucleares progresivas las cuales se convierten en centros de expansión, que en ocasiones pueden llegar a unirse.

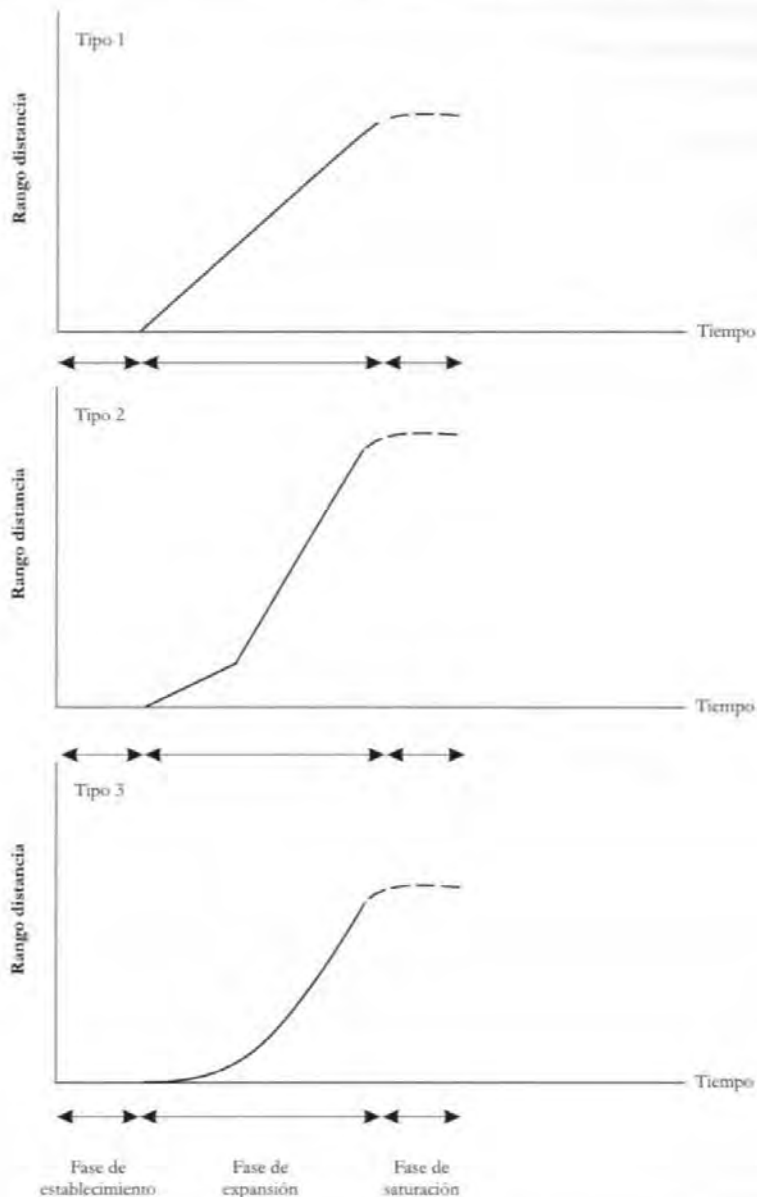


Figura 2. Tres patrones hipotéticos de expansión del rango. Cada uno tiene una fase de establecimiento y una de saturación (líneas punteadas), pero ellas difieren en su patrón de expansión. El tipo 1 muestra expansión lineal; el tipo 2 es bifásico, con un cambio de una tasa más baja a una más alta de expansión; el tipo 3 muestra una tasa continuamente acelerada de expansión. Tomada de Shigesada y Kawasaki (1997) con permiso de la Oxford University Press (Tomado y adaptado de Pullin, 2002).

La expansión puede iniciarse en varios sitios con características diferentes; por ejemplo, en el caso de las montañas, algunas especies que inician su expansión en hábitat poco propicios a sus exigencias, con el tiempo pueden alcanzar hábitat óptimos y acelerar su tasa de expansión.

Las diferencias, en los patrones de la Figura 2, radican en las características individuales de las especies. La expansión lineal se origina como resultado de especies que colonizan cerca de su núcleo inicial, y por consiguiente expanden gradualmente sus fronteras (Fig. 3a). La expansión en dos fases obedece al mismo fenómeno, pero con algunos individuos que tienen un amplio rango de dispersión hasta conformar colonias separadas, que en veces se unen con la población inicial (Fig. 3b). Una tasa de expansión continuamente acelerada se da en especies con individuos que tienen amplios rangos de expansión y tienen la capacidad de formar nuevas colonias, con independencia de la población inicial. Cada nueva colonia será un nuevo foco de expansión (Fig. 3c).

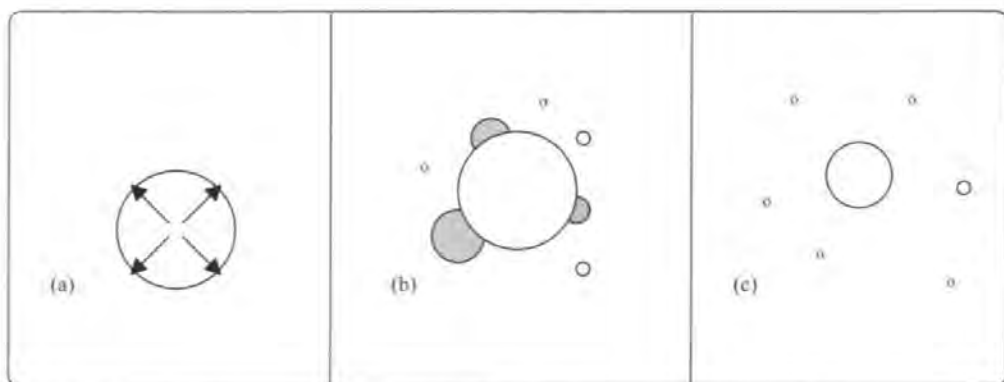


Figura 3. Tres posibles patrones espaciales de expansión de rango: a) expansión continua hacia los márgenes de la población original; b) expansión de la población inicial con poblaciones satélite colonizadoras que se unen a la inicial; c) expansión de población original con dispersión de amplio-rango y expansión independiente de las poblaciones colonizadoras iniciales. Shigesada y Kawasaki (1997). (Tomado y adaptado de Pullin, 2002).

Invasión

La invasión ocurre cuando las especies colonizadoras superan todas las restricciones impuestas por el ambiente, como el estrés y los disturbios, gracias a su flexibilidad ecológica, su capacidad competitiva y su amplitud de utilización de recursos u otro tipo de condiciones que le sean favorables. Por consiguiente, las especies deben tener rasgos de historia de vida muy característicos que les permitan extenderse y encontrarse e interactuar con la biota nativa mediante mecanismos de interferencia, predación o competencia directa por recursos limitados, hasta convertirse en invasoras.

CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES INVASORAS

Para la mayoría de especies invasoras, se señalan comúnmente las siguientes características (Pullin, op. cit.):

- a. Altas tasas reproductivas que las habilitan para formar rápidamente grandes poblaciones bajo condiciones favorables.
- b. Adaptación de tipo generalista, con amplio rango en cuanto a dieta y hábitat, esto es, con alta probabilidad de encontrar, en alguna parte, condiciones apropiadas para vivir y alimentarse.
- c. Buena dispersión, por lo que pueden desplazarse fácilmente a nuevas áreas y encontrar hábitat apropiados en lugares alejados de su distribución original.

Sakai *et al.* (2001) plantean que un conocimiento adecuado del proceso de invasión, requiere una evaluación integral de aspectos como la historia de vida, el modelo demográfico, la autoecología y la evolución, tanto de las especies invasoras como de las residentes en la comunidad, (Fig. 4).

El conocimiento de la historia de vida permite predecir el riesgo de que una especie se convierta en invasora; identificar estados críticos durante los cuales puede ser más exitoso el manejo; y determinar la estructura genética de aquellos rasgos que le confieren plasticidad genotípica o el potencial para una rápida evolución.

Según Baker (1965 y 1974, citado por Sakai *et al.*, 2001) y Primack *et al.*, (2001), aquellas especies que presenten varios de los siguientes rasgos, tienen más marcado el carácter invasor:

1. Alta tasa reproductiva.
2. Alta capacidad de dispersión.
3. Habilidad para reproducirse sexual y asexualmente.
4. Rápido crecimiento desde la etapa plantular hasta la madurez sexual.
5. Adaptación al estrés ambiental (plasticidad fenotípica).
6. Alta tolerancia a la heterogeneidad ambiental.
7. Capacidad para usar gran variedad de recursos (especies generalistas de hábitat y dieta).
8. Asociación con ambientes intervenidos por el hombre.

En el estudio de Pysek *et al.* (1995), se señalan los siguientes rasgos como importantes: 1.) Altura de la planta. 2.) Forma de vida y 3.) Capacidad competitiva.

De acuerdo con Sakai, (op. cit.), para las especies leñosas se resaltan los siguientes rasgos:

1. Capacidad de reproducción vegetativa.
2. Independencia de tratamientos de pregerminación.
3. Producción de flores hermafroditas.
4. Largo período de permanencia de los frutos en la planta.

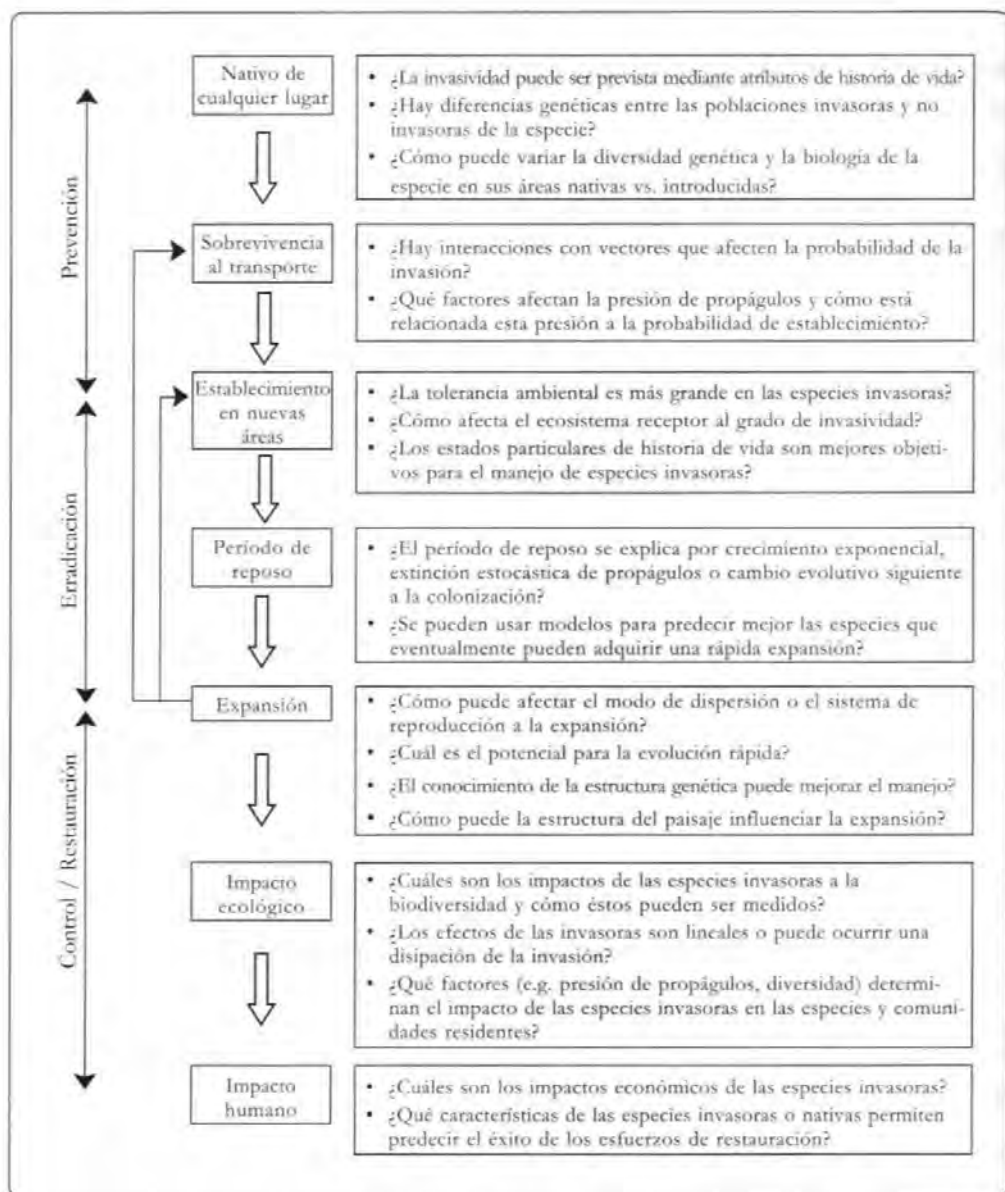


Figura 4. Pasos generalizados en el proceso de invasión y su relación con el manejo de especies invasoras. El transporte, establecimiento y expansión de muchas especies invasoras, así como sus efectos pueden ser caracterizados por una serie de pasos, cada uno con preguntas que pueden ser relevantes y analizados por estudios en biología de poblaciones, incluyendo estudios de atributos de historia de vida así como consideraciones de cambios genéticos y evolutivos. Algunas etapas son más relevantes a la prevención, otras más relevantes para intentos de control y restauración. La retroalimentación puede ocurrir entre muchos de los pasos. (Tomado y adaptado a partir de Sakai, *et al.*, 2001).

En cada etapa del proceso de invasión hay rasgos de historia de vida que adquieren especial importancia. A la fase inicial de colonización se asocia la autofertilización (las especies pueden generar una invasión a partir de pocos individuos que se reproducen sexualmente), la capacidad de reproducción sexual y vegetativa y la acumulación de un banco de semillas que garantizan la permanencia en la zona colonizada; la plasticidad genotípica permite la adaptación a condiciones ambientales drásticas y cambiantes. En la etapa de establecimiento, un rasgo importante en las plantas es la producción continua de semillas o la presencia de varios períodos de fructificación al año, mientras que para los insectos se destacan las altas tasas de crecimiento, los cuerpos pequeños, el desarrollo rápido hasta la madurez, y la capacidad de generar varias generaciones por estación (Sakai *et al. Ibid.*).

La capacidad competitiva y las interacciones entre la invasora y la comunidad receptora son de particular importancia: por ejemplo, en Bogotá, D.C., el retamo espinoso (*Ulex europaeus*) alcanza alturas superiores a los 2,5 metros, y puede invadir fácilmente los matorrales del subpáramo y del páramo en donde se presentan alturas menores (cerca de 1,6 metros), desplazándolos en forma gradual y estableciendo grandes extensiones de una comunidad monoespecífica altamente homogénea.

Blossey y Notzold (1995, citados por Sakai *et al. Ibid.*) sugieren que al ser liberadas de la presión de los enemigos naturales de sus hábitat nativos, las especies invasoras reasignan la biomasa usada para la defensa en estrategias de reproducción y crecimiento. Estos dos rasgos (reproducción y crecimiento) adquieren su máxima expresión en nuevos hábitats ricos en recursos, en donde las especies invasoras adquieren con rapidez la capacidad de generar poblaciones estables y crecientes.

La capacidad invasora de las especies muestra una estrecha relación con los grupos taxonómicos a los que pertenecen. Pysek (1998) analizó el papel de las familias botánicas en la flora exótica de 26 regiones distribuidas en todo el mundo, y en diferentes tipos de ecosistemas, y encontró que las especies invasoras se agrupan en 164 familias (42,3% de las familias botánicas existentes). Las más representativas, como Poaceae, Asteraceae, Fabaceae y Brassicaceae, contribuyen con el mayor número de especies invasoras, pero las invasoras más exitosas pertenecen a las familias Papaveraceae, Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Brassicaceae, Polygonaceae y Poaceae. Igualmente encontró que las especies tienden a invadir regiones cuyas condiciones ecológicas son similares a las de sus áreas de origen, y que no existe un único rasgo morfológico, fisiológico o ecológico que pueda estar relacionado de manera general con el poder invasor de la familia a la que pertenece.

Por otro lado, Williamson (op. cit.), considera los atributos de las especies en factores de tipo histórico, poblacional e individual, de acuerdo con su capacidad de predicción del éxito en el establecimiento y de la ocurrencia de una invasión (Tabla 1). De éstos factores, el mejor

predictor del poder de invasión de una especie es el histórico, determinado por su éxito previo en lograr establecerse como invasora en el mismo lugar, y en invadir ecosistemas similares en otras partes del mundo (Randall, op. cit.). La principal característica poblacional es la abundancia de la especie, que se relaciona con la heterocigosis en la población, que a su vez se traduce en una mayor probabilidad de ser generalista y poder ocupar una mayor amplitud de nichos (Mitton, citado por Williamson, op. cit.).

La tasa de crecimiento de las poblaciones cuando éstas son rodeadas por individuos de otras especies es un buen indicador de la capacidad de competencia y expansión (Everett, op. cit.). Los modelos más recientes de difusión de especies (Van den Bosch *et al.*, citados por Simberloff, 1997) predicen que la raíz cuadrada del área ocupada por la especie invasora incrementa linealmente con el tiempo ($A = \alpha t^2$), aunque aún no ha sido posible predecir la forma cambiante del rango de la especie.

Tabla 1. Factores y atributos de las especies en la predicción del establecimiento y desarrollo de una invasión.

Fuente: Randall (2000) y Williamson (2000).

Factores	Atributos
Históricos	Éxito previo. Cantidad de propágulos.
Poblacionales	Abundancia. Rango de distribución. Tasa intrínseca de crecimiento. Ausencia de enemigos naturales.
Individuales	Adaptación climática. Aislamiento taxonómico. Antropogénicos. Tamaño y otras medidas. Amplitud de nicho. Nichos vacíos. Características genéticas

Por su parte, Sher y Hyatt, (1999), clasifican las características de una especie vegetal invasora en tres categorías: 1) atributos reproductivos, 2) tolerancia ambiental, y 3) habilidad competitiva.

La categoría de reproducción está asociada con atributos de establecimiento y persistencia de la especie (reproducción sexual vs. vegetativo; perenne vs. anual, habilidad de dispersión, etc.).

La tolerancia ambiental incluye los atributos que le confieren la capacidad para resistir limitaciones bióticas y abióticas (dormancia, órganos subterráneos de acumulación). Finalmente la habilidad de supresión hace referencia al “efecto competitivo” que la especie genera respecto de las especies vecinas (Tabla 2).

Lo anterior conlleva a que no existe una única característica que haga de una especie exótica una importante invasora en cualquier ecosistema, lo esencial es el acople de los atributos de la especie con las condiciones ambientales del lugar para que ocurra la invasión.

Tabla 2. Características de una especie vegetal invasora

Fuente: Sher y Hyatt (1999)

Atributos reproductivos	Tolerancia ambiental	Habilidad competitiva
• Inicio temprano del ciclo reproductivo. • Gran cantidad de semillas de fácil dispersión. • Reproducción por semillas y por crecimiento vegetativo. • Dispersión a cortas y largas distancias. • Capacidad de autofertilización y/o autocompatibilidad. • Largos períodos de floración y fructificación. • Posibilidad de hibridizarse con especies nativas y modificar la carga genética. • Relativamente poca cantidad de ADN en el núcleo celular.	• Carencia de depredadores y parásitos controladores. • Amplios rangos de distribución latitudinal y altitudinal. • Requerimientos poco especiales para la germinación de las semillas. • Amplia valencia ecológica. • Posibilidad de formar bancos persistentes o bancos profundos de semillas dormantes. • Resistencia a los disturbios.	• Introducciones masivas o repetidas en un área. • Carencia de especies estrechamente relacionadas taxonómicamente entre las nativas. • Producción de metabolitos secundarios con características alelopáticas.

A título de ejemplos, se presentan los casos siguientes:

- El retamo espinoso (*Ulex europaeus* L.) es un arbusto europeo que actualmente coloniza zonas de alta montaña en la cordillera de los Andes colombianos, en alturas que oscilan entre los 2.500 y 3.500 metros. De acuerdo con Ríos (2001), esta especie presenta la siguiente multiplicidad de rasgos de vida, que la convierten en una invasora potencialmente agresiva:
 1. Reproducción sexual y vegetativa, con capacidad de rebrotar a partir de raíces superficiales.
 2. Producción de flores y semillas durante todo el año.

3. Flores hermafroditas (potencial para la autopolinización).
4. Período largo de permanencia de los frutos en la planta.
5. Dispersión abiótica de las semillas.
6. Acumulación de bancos de semillas abundantes.
7. Germinación rápida de las semillas.
8. Tiempo corto entre la fase de plántula y la madurez sexual.
9. Alta tasa de crecimiento.
10. Individuos adultos longevos.
11. Presencia de mecanismo de defensa antiherbivoría (espinas).
12. Capacidad para hacer fotosíntesis en todas sus ramas.
13. Presencia de un sistema radical con amplio rango de acción superficial y profunda.
14. Acumulación de necromasa en pie, con poca eliminación de biomasa (baja producción de hojarasca).
15. Ausencia de depredadores nativos o introducidos conocidos.
16. Capacidad de fijación de nitrógeno.
17. Fácil adaptación de espacios disturbados. (Potencialmente relacionada con el fuego).
18. Capacidad para formar parches homogéneos.
19. Alta capacidad competitiva.
20. Resistencia a estrés y disturbios.
21. Plasticidad fenotípica.

La teoría de las historias de vida predice un compromiso (*trade-off*) entre tasas de reproducción rápidas y la habilidad competitiva. En el caso de *U. europaeus*, el conjunto de rasgos conforman una estrategia general que hace a la especie exitosa para invadir (Ríos, 2001).

– Rueda (1997) reporta las siguientes características para la rana toro:

1. Elevada capacidad reproductiva: alcanza la madurez sexual a los seis meses de edad en climas tropicales; las posturas pueden alcanzar hasta 70.000 huevos. Se pueden esperar varias posturas al año en climas como los de Colombia.
2. Gran tolerancia ecológica: explota hábitat en zonas tropicales, subtropicales y templadas, desde Canadá hasta Brasil.
3. Dieta amplia y omnívora: sus larvas en sistemas hídricos lénticos pueden afectar la disponibilidad de alimento para las larvas de anfibios, peces pequeños y otros. Los individuos postmetamórficos consumen invertebrados (gran cantidad de crustáceos), vertebrados acuáticos y terrestres (aves, mamíferos, reptiles, anfibios y peces).

SUSCEPTIBILIDAD DE LOS ECOSISTEMAS A LA INVASIÓN

Sólo muy pocas de las especies que son transportadas, llegan a promover una invasión en la comunidad receptora. Para Williamson (op. cit.), este es un proceso en forma de cascada, en donde el número de especies disminuye a medida que pasan de uno a otro peldaño debido a las restricciones ambientales que imponen las comunidades receptoras.

La **invasibilidad** es una propiedad intrínseca de los ecosistemas, que determina la tasa de sobrevivencia de las especies; aunque comúnmente se le confunde con la tasa de inmigración, que representa el número de especies exóticas en un sistema.

Los primeros estudios sobre invasibilidad apuntaron a que el principal agente promotor de invasiones biológicas es el disturbio, en virtud de que los ecosistemas disturbados tienen menos especies vigorosas que opongan "resistencia biótica" a las especies inmigrantes (Elton, 1958, citado por Simberloff, op. cit.). No obstante, es importante tener presente que disturbios como la caída de árboles, las inundaciones cíclicas, los eventos de fuego forman parte integral del ciclo natural de algunos ecosistemas, y que no todos los ecosistemas disturbados llegan a ser invadidos. Por esto, es claro que el disturbio por sí solo no es el único factor que promueve la invasión (Crawley, 1987) y que sólo aquellos que alteren los patrones históricos de recambio o flujo de recursos estarán asociados con las invasiones (Sher y Hyatt, op. cit.).

Estas ideas, resumidas en la Tabla 3, implican que la integración de las características biológicas de la especie introducida con las del ecosistema a ser invadido es la mejor explicación para determinar la invasibilidad de una comunidad o un ecosistema (Center *et. al.*, 1995; Departamento de Conservación de la Isla Santa Catalina, op. cit.; Tilman, 1997; Sher y Hyatt, op. cit.; Stohlgren y Banowetz, 1999; Randall, op. cit.).

La consecuencia directa de esta dependencia entre las características de invasibilidad del ecosistema receptor y el poder invasivo de la especie introducida, es que un ecosistema es susceptible de ser invadido por ciertas especies, pero a la vez ser resistente ante otras, y que una especie puede ser invasora en cierto ecosistema, pero fracasar al invadir otro.

La comunidad receptora tiene un papel importante en esta restricción, pues impone limitaciones al establecimiento de la especie invasora (susceptibilidad o resistencia), en función de la naturaleza de la vegetación residente y de la abundancia o escasez de claros al interior de la comunidad (Van Hulst, 1992). De este modo el éxito de la invasión disminuye al aumentar: a) la competencia interespecífica, b) el número de residentes en la comunidad y c). la variación ambiental (Turelli, 1981).

Tradicionalmente se acepta que la diversidad de especies nativas en la comunidad está muy ligada a la utilización eficiente de los recursos, lo que a su vez reduce el número de "espacios vacíos" que permiten el ingreso de especies invasoras. No obstante, esta no es una

Tabla 3. Factores que determinan la invasibilidad de un ecosistema.
Adaptado a partir de Crawley (1987), Simberloff (1997) y Sher y Hyatt (1999).

Características del ecosistema receptor	Características de la especie invasora
• Tamaño pequeño de las áreas conservadas. • Alta relación perímetro-área (proporción de áreas de borde). • Presencia de disturbios frecuentes. • Poco número de especies nativas • Carencia de grupos funcionales en las comunidades. • Presencia de "nichos vacíos". • Disponibilidad de recursos básicos como agua, luz y nutrientes. • Sectores insulares alejados de tierra firme.	• Aislamiento temprano de áreas biodiversas. • Atributos reproductivos. • Tolerancia ambiental. • Habilidad de supresión.

regla general, pues en ecosistemas de pastizales, en zonas templadas, hay una alta correlación entre las zonas más diversas y la mayor ocurrencia de invasiones, de tal manera que la riqueza de especies nativas *per se* no es suficiente para controlar el progreso de una invasión. En la actualidad se acepta que la invasibilidad depende más de la presencia y disponibilidad de recursos básicos, como la luz solar y el agua y los nutrientes del suelo (hipótesis funcional), que de la presencia y abundancia de los competidores nativos (hipótesis estructural). La distribución de estos recursos en el paisaje en forma de parches conlleva a que los puntos de mayor concentración sean más vulnerables a las invasiones (Stohlgren y Banowetz, op. cit.).

En otro extremo del mismo proceso, el tamaño de la población inicial de la especie invasora, y su frecuencia de introducción, son determinantes del éxito de su establecimiento, pues estas variables son indicadoras de la "presión de los propágulos". De manera que aquellas especies introducidas en grandes cantidades y/o en repetidas ocasiones tendrán mayor probabilidad de persistir que aquellas introducidas en número escaso o en una única ocasión (Williamson, op. cit.)

En resumen, las comunidades que parecen más susceptibles a las especies invasoras contienen pocas especies o están altamente perturbadas por la acción humana; con nichos vacíos y recursos no explotados, disponibles para los inmigrantes; tienen condiciones climáticas parecidas con aquellas de la región de origen de la especie invasora, constituyen estados sucesionales tempranos y tienen ausencia de depredadores y parásitos naturales que controlen su crecimiento poblacional. Se destacan las islas remotas con baja diversidad taxonómica como áreas en extremo vulnerables a las invasiones porque pocas especies son capaces de colonizar naturalmente, y las comunidades y redes tróficas a menudo son muy simples con nichos en potencia vacíos y explotables (Pullin op. cit.).

IMPACTO DE LAS ESPECIES INVASORAS EN LOS ECOSISTEMAS

El efecto de las especies invasoras en las áreas donde son introducidas, conocido como "impacto", se resume en la *Ecuación de Lonsdale*:

$$I_L = R \times A \times E$$

donde I_L mide el impacto de la invasora, como una función del rango de distribución en el ecosistema (R), la abundancia de sus poblaciones (A) y el efecto ponderado por individuo (E).

Según el modo de acción de las especies, sus efectos pueden ser clasificados como directos o indirectos (Simberloff, op. cit.). Los primeros hacen referencia a las consecuencias iniciales de su presencia sobre los organismos y las propiedades del ecosistema (competencia por espacio, cambio en el régimen de incendios, etc.), y los segundos se refieren a aquellos que se originan sinérgicamente como resultado del desbalance en las interacciones entre dos especies nativas (p. ej. la disminución en la densidad de depredadores por la modificación del hábitat, con el consiguiente incremento de las poblaciones de presas).

Cada especie invasora tiene un espectro diferente de impactos dependiendo del ecosistema que invada, y de la misma manera, el mismo impacto puede ser causado por diferentes especies. El impacto dependerá de las características biológicas de la especie introducida y de su similitud con las demás especies en la comunidad. De este modo, el mayor impacto lo generarán aquellas especies que componen grupos funcionales no representados en la comunidad receptora, puesto que estarán implicadas en una magnitud muy diferente en los procesos del ecosistema (Chapín *et al.* 1997, citados por Vilà, op. cit.)

Los principales impactos de las especies invasoras sobre los ecosistemas pueden clasificarse en aquellos que afectan su estructura y aquellos que afectan sus atributos funcionales. (Véase Tabla 4). Entre los primeros se destacan la homogeneización del paisaje, la exclusión de especies nativas y la incorporación de patógenos propios del elemento invasor. Los impactos más importantes sobre los aspectos funcionales del ecosistema tienen que ver con la modificación de las relaciones tróficas, los regímenes de disturbios, la interacción suelo-planta-animal y la alteración de los servicios del ecosistema (Berger 1993, Center *et al.*, op. cit., Santa Catalina, Island Conservancy 1997; Stoltzgren y Banowetz, op. cit.; Vilà, op. cit.).

En muchas ocasiones, el impacto de las especies invasoras puede permanecer latente y sólo cobrar importancia incluso después de pasar varias décadas desde su establecimiento (concepto de "time lags" según Williamson, op. cit.). Por tal motivo, el conocimiento de las características de las especies invasoras cobra una gran relevancia cuando se pretende predecir su invasibilidad se trata y cuando se pretende establecer el control de sus poblaciones, en los estadios iniciales, cuando aún ellas son pequeñas.

Algunas especies invasoras pueden tener impactos ecológicos positivos, como en el caso de la introducción de especies vegetales exóticas de rápido crecimiento en áreas disturbadas para proveer algún grado de cobertura y controlar la erosión. También se cuentan en este grupo, de invasoras "benéficas" a aquellas especies utilizadas para establecer cultivos o aquellas utilizadas como controladores biológicos. En estos casos, el grado de importancia que adquieren obedece a circunstancias planificadas más que a situaciones que respondan al simple azar.

Tabla 4. Impacto de las especies invasoras en los ecosistemas receptores.

Impactos sobre la estructura del ecosistema	Impactos sobre la función del ecosistema
• Desplazamiento de especies nativas debido a competencia interespecífica y/o liberación de compuestos alelopáticos. • Fragmentación de áreas naturales y homogenización de los ecosistemas y el paisaje. • Incorporación de nuevas especies exóticas de plantas, animales y patógenos. • Alteración del <i>pool</i> genético de las poblaciones nativas cuando la invasora puede hibridarse con las especies nativas.	• Modificación de las relaciones existentes entre plantas y polinizadores que han coevolucionado juntos. • Destrucción del balance en el solapamiento natural de nichos de las especies nativas. • Alteración de la circulación de nutrientes y agua en el ecosistema. • Alteración del régimen de disturbios del ecosistema (frecuencia de fuegos naturales, tasa de erosión y estabilización de suelos, etc.). • Alteración de los servicios ecológicos del ecosistema.

Adaptado a partir de Berger (1993), Center, *et. al.* (1995), Stohlgren y Banowetz (1999) y Vilà (1999).

ALGUNAS INVASIONES A TRAVÉS DEL MUNDO

Invasiones en las islas

Las especies nativas más vulnerables al impacto de las especies invasoras son aquellas que han evolucionado en aislamiento. Las plantas, aves e invertebrados constituyen los grupos de organismos más comunes en las islas oceánicas, en tanto que los mamíferos son poco frecuentes. Las comunidades de islas no perturbadas, incluyen herbívoros grandes pero carecen de los organismos que representan los niveles tróficos superiores, tales como mamíferos carnívoros. La ausencia de estos depredadores implica que muchas especies endémicas no han desarrollado defensas contra ellos, por lo cual, las especies insulares son particularmente vulnerables a la depredación por especies invasoras. Algunas aves han perdido la capacidad de

vuelo y construyen sus nidos en el suelo. Numerosas especies vegetales de islas no producen metabolitos secundarios (defensas químicas antiherbívoros), y no tienen capacidad de rebrotar después de un daño. Las especies de islas con frecuencia carecen de inmunidad contra las enfermedades del continente, y cuando una especie exótica arriba con patógenos o parásitos produce efectos devastadores sobre las poblaciones nativas (Primack *et al.* op. cit.).

En el archipiélago de las islas Galápagos se reportan unas 25 especies de vertebrados y 470 de plantas vasculares introducidas desde 1600. Las cabras (*Capra hircus*) han alcanzado altas densidades poblacionales en diversas islas, lo cual ha resultado en la destrucción de las comunidades vegetales. A la degradación de la vegetación se agrega el efecto del pastoreo, pisoteo y dispersión de semillas de plantas invasoras por parte de vacas y burros introducidos en las islas mayores; además del impacto de los cerdos cimarrones que hocican la tierra para alimentarse de las raíces de diferentes plantas (Ojasti, op. cit.). El número de especies de plantas vasculares exóticas ha aumentado a partir de la década de 1970, conformando casi la mitad de la flora local, con 37 especies que constituyen una gran amenaza para la biodiversidad nativa (Tye *et al.* 2001, citado por Ojasti, op. cit.).

La Isla de Pascua es la región habitada con más amplio aislamiento geográfico, por lo cual se dificulta la colonización natural por animales y plantas. Sus colonizadores polinesios arribaron en el año 300 d. C. e introdujeron algunos cultivos de su región de origen. A su llegada, la vegetación de la isla era la de un bosque abierto, que fue sobreexplotado hasta la extinción de sus especies, lo que posiblemente incidió en la declinación de su civilización. Los europeos descubrieron la isla en 1722 e introdujeron un sistema de producción con ovejas, plantaron árboles exóticos, como los eucaliptos, entre otras. (Castri, 2001).

En la Isla Grande de Tierra del Fuego, en el extremo sur de América, se introdujeron en 1946, 25 parejas de castores (*Castor canadensis*), en menos de 50 años colonizaron el 90% de los ríos de la isla con poblaciones superiores a los 50.000 individuos (Whitham, 2001).

En Hawai, unas 86 especies de plantas introducidas amenazan la biodiversidad nativa. Una sola especie de árbol introducida ha desplazado a más de 30.000 acres de bosques nativos (WRI - UICN - Pnuma, 1992). La isla Mauricio, antes de la colonización tenía un mínimo de 23 especies de aves endémicas, 12 reptiles y dos murciélagos frugívoros; en la actualidad este número se redujo a nueve, cinco y uno, en su orden. En la isla de Santa Helena, una de las islas más remotas del planeta, las cabras se introdujeron en 1513, y con rapidez se convirtieron en cimarronas y colonizaron toda la isla. Desafortunadamente los botánicos sólo llegaron 300 años después, cuando la flora ya estaba en su totalidad alterada (Pullin, op. cit.).

La introducción en Australia de conejos (*Oryctolagus cuniculus*), para alimento, y del zorro rojo (*Vulpes vulpes*) para cacería deportiva y control de los conejos, es uno de los casos más cono-

cidos en el mundo. Los conejos se introdujeron a partir de 1788, y actualmente invaden gran parte del país, convirtiéndose en una plaga cuyo control tiene un alto valor económico. Los conejos se dispersaron consumiendo plantas nativas hasta extinguir las, y los zorros han convertido también a varios de los marsupiales nativos en su presa, llevándolos al borde de la extinción (New, op. cit.).

Invasiones en aguas continentales

Las comunidades de aguas dulces son análogas a las de las islas oceánicas, puesto que también ocupan hábitat aislados como ríos, lagos y lagunas, y por consiguiente, el efecto de las especies introducidas es también devastador.

La trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) y la trucha plateada (*Salmo trutta*) son originarias del oeste de Norteamérica y Eurasia respectivamente; estas especies fueron introducidas en Sudamérica a principios del siglo XX en los climas fríos de la cordillera de los Andes. La trucha es un reservorio de enfermedades, y a la vez, un depredador y competidor agresivo. En el lago Titicaca introdujo una infección por esporozoos en los peces nativos, compitió con ellos por alimento (en su mayoría invertebrados bénticos), y depredó peces del género *Orestias*, un género con 43 especies, 23 de las cuales son endémicas del lago (Flecker y Carrera, 2001).

Otros casos se encuentran en la introducción de peces y plantas acuáticas en los ríos y lagos. Uno de ellos, muy conocido, fue la introducción de la perca, un pez nativo del río Nilo, en el lago Victoria (África). El lago Victoria tenía más o menos unas 300 especies de peces endémicos. La perca del Nilo fue introducida en la década de 1950 por su valor para las pesquerías, pero su gran capacidad como depredador pudo contribuir de manera directa o indirecta, en la pérdida de 100 de las especies endémicas del lago. Después se introdujo al lago el jacinto de agua (*Eichornia crassipes*) proveniente de Sudamérica, con lo cual se alteraron totalmente las áreas de desove para los peces.

E. crassipes cubre superficies acuáticas abiertas de lagos y ríos en la Florida y la mayoría de áreas tropicales y subtropicales del mundo. Las infestaciones limitan el acceso a las áreas de pesca en países subdesarrollados, incrementan el hábitat para vectores de enfermedades, reducen el suministro de agua limpia disponible para la vida silvestre y disminuyen los niveles de oxígeno en las comunidades subacuáticas (Center *et al.*, op. cit.)

Entre 1967 y 1972 un pez cíclido africano, introducido en el lago Gatún, en Panamá, eliminó seis de las ocho especies de peces nativos, antes comunes, y redujo la población de una séptima especie (WRI - UICN - Pnuma, op. cit.).

Invasiones en continentes

Los primeros embarques de vacunos, cerdos y ovejas llegaron a La Española (República Dominicana) en el segundo viaje de Colón, en el año 1493. En ese momento llegaba la antiquísima tradición pastoril de los ibéricos (Yepes, 2001), que recurría a la ganadería como una estrategia de ocupación territorial. Ya en 1513, en la isla de Cuba, el número de cerdos era superior a 30.000 individuos. En Argentina, los caballos (*Equus caballus*) liberados en Buenos Aires en 1537 se volvieron salvajes, y fueron reportados en Magallanes en 1580, con lo cual se calcula su avance en 48 km/año (Darwin, 1845, citado por Ojasti, op. cit.). Por su parte, las ovejas trajeron en su lana numerosas semillas de pastos exóticos (Primack *et al.* op. cit.). En 1525 se introdujeron a Colombia 200 bovinos, 25 yeguas y 300 cerdos (Yepes, 2001.).

Un caso poco reciente de introducción accidental es el de la abeja africana (*Apis mellifera scutellata*), la cual se introdujo en Brasil en 1956, para efectuar experimentos de cruzamiento; pero a pesar de la seguridad que se tenía en los experimentos, algunas reinas escaparon. Las abejas africanas empezaron a cruzarse con las colonias de abejas europeas (*Apis mellifera ligustica*) y se produjo una nueva variedad de abeja muy agresiva, llamada africanizada, que rápidamente se dispersó e invadió el continente americano. Pullin (op. cit.) calcula que sus poblaciones avanzan a razón de 400 km cada año. En Colombia dicha abeja se reportó desde el año 1979.

La literatura está llena de ejemplos en los que la introducción de especies vegetales exóticas ha generado daños, que incluyen el deterioro ecológico, la destrucción de la red de servicios ambientales y grandes pérdidas económicas y paisajísticas, entre otros. Algunos de estos ejemplos se pueden citar en la forma siguiente:

- Melaleuca (*Melaleuca quinquenervia*), introducida en USA como especie ornamental y apta para silvicultura, ha invadido humedales herbáceos en el sur de la Florida.
- El tamarisco o cedro de sal (*Tamarix parvifolia* y *T. ramosissima*) fue traído desde España e introducido en Estados Unidos hacia 1800. Luego de su establecimiento para ser utilizado para conformar barreras cortaviento, crear sombra, estabilizar focos de erosión y como ornamental, la especie invadió los cuerpos de agua poco profundos y los cordones riparios en el suroeste del país, modificando y eliminando la flora y fauna nativas de la superficie, cambió la tasa de captación de sedimentos, alterando la forma, capacidad de carga y ciclos de inundación de los cursos de agua. Los cuatro grandes impactos asociados a esta especie son: 1) incremento en la salinidad del suelo, 2) incremento del consumo de agua, 3) incremento del ciclo del fuego y 4) incremento en la frecuencia e intensidad de las inundaciones.
- El árbol del fuego (*Morella faya* = *Myrica faya*) fue introducido a Hawai hacia 1800 por inmigrantes portugueses. Allí invadió áreas de suelos volcánicos jóvenes, cuadruplicando

la disponibilidad y mineralización de nitrógeno, y creó densos matorrales monoespecíficos, interfiriendo con el establecimiento de las especies nativas. Al finalizar la década de 1980, el árbol de fuego ocupaba cerca de 100.000 acres y su expansión continúa a través de todas las islas hawaianas (Vitousek *et. al.* 1987, en Vilà, op. cit.).

- La invasión de especies suculentas de origen africano como *Carpobrotus spp.*, en arenales del Mediterráneo, ha conseguido modificar la topografía del terreno debido a la estabilización de suelos. Su éxito se debe al crecimiento rastrero de tipo clonal que ostenta, y a la fácil dispersión que realiza a través de aves frugívoras nativas (Vilà, *ibid.*).
- La invasión del ecosistema de fynbos, en Sudáfrica, por especies arbóreas de *Pinus radiata* y *Acacia spp.*, ha generado un incremento en los niveles de evapotranspiración, con la consiguiente disminución en el abastecimiento de agua en la ciudad del Cabo de Buena Esperanza y el aumento en los precios de este recurso (Vilà, *ibid.*).
- El arbusto *Chrysanthemoides monilifera* es originario de África, y fue introducido a Australia para ayudar a estabilizar y rehabilitar dunas de arena, y con algún interés como planta ornamental, no obstante ha tenido un impacto negativo muy fuerte sobre la flora nativa (New, op. cit.).

LAS ESPECIES INVASORAS EN COLOMBIA

Desde la llegada del sistema de producción europeo a Colombia, y con su implementación en los diferentes ecosistemas, tanto de tierras bajas como de montaña, las especies introducidas han jugado un papel importante en la tasa de transformación de los paisajes y en la extinción de especies. En Colombia se reconoce la presencia masiva de especies exóticas de plantas y animales en todas las regiones y en diversos ecosistemas. En las regiones cálidas, por ejemplo, se destaca el desplazamiento de los pastos nativos por pastos de origen africano; y en las regiones frías, la abundancia de hierbas de la flora europea y de Norteamérica y de arbustos y árboles de origen europeo, australiano y norteamericano, como los pinos, cipreses, eucaliptos y acacias.

En Colombia, los estudios de especies introducidas son muy escasos, debido a la falta de investigaciones suficientes. Recientemente el Instituto Alexander von Humboldt buscó tener una primera aproximación al problema mediante el análisis de aspectos muy generales que, en este campo, le permitieran realizar mayores precisiones, (Chaves y Arango. 1997). Otro intento, también muy general, es el de Ojasti (op. cit.), quien recopila información a escala de los países andinos en donde se reportan algunos datos para Colombia.

Los ejemplos más mencionados en nuestro país son los siguientes:

• Introducción de peces en aguas continentales

Gutiérrez y Alvarado (1997) reportan 108 especies de peces entre exóticas (87) y trasplantadas (21), de las cuales, actualmente 36 se encuentran naturalizadas en aguas conti-

mentales de todos los departamentos del país. En varias oportunidades, el doctor Jorge Hernández Camacho llamó la atención sobre los inconvenientes de transvasar peces de una cuenca a otra, o de introducir especies de otros continentes o latitudes. La introducción de truchas, iniciada en 1940, contribuyó a la extinción de especies nativas de los géneros *Trichomycterus* y *Astroblepus*. Un ejemplo citado es la extinción del pez graso (*Rhyssomys tatei*) del lago de Tota. Los principales trasplantes de peces se han hecho desde la cuenca del Amazonas y la Orinoquía (Pirarucú, *Arapaima gigans*) a la cuenca del río Cauca y al río Atrato (Tucunaré, *Cichla ocellaris*). Otros peces introducidos de gran importancia son las tilapias (*Tilapia rendalli*), las carpas (*Cyprinus carpio*) y varias especies ornamentales.

• Vertebrados terrestres invasores

Además de las especies introducidas ancestralmente como bovinos, caprinos, ovinos, equinos, porcinos, palomas, gallinas, perros y gatos, y de las introducciones accidentales de ratas y ratones, existen introducciones recientes como la de la rana toro, (*Rana catesbeiana*), además de búfalos, llamas y avestruces. Otras especies reportadas son la garza de ganado y el gorrión europeo (Andrade, 1997; Ojasti, op. cit.).

La rana toro fue traída de los Estados Unidos e introducida a Colombia en el municipio de Palestina, (departamento de Caldas), en 1986, con el propósito de establecer zoocriaderos. En 1993, se reportaron individuos en Cundinamarca (Alto de Chinauta), y en 1994, en el Valle del Cauca (Rueda, 1997).

Varias especies de reptiles y anfibios han sido introducidas a las Islas de San Andrés y Providencia desde la región continental de Colombia. Rueda (ibíd.), señala las siguientes especies: *Boa constrictor*, *Caiman crocodilus*, *Ctenosaura similis*, *Geobelone carbonaria*, *Iguana iguana*, *Leptodactylus insularum*, *Tretioscincus bifaciatius* y *Tupinambis teguixin*.

• Invertebrados

Además de muchas plagas de cultivos, potreros y plantaciones, como *Bactrocera carambolae*, *B. dorsalis*, *Ceratitis capitata*, *Rhammatocercus schistocercoides*, *Teaia solanivora* y *Thrips palmi*, está el caso de la hormiga loca (*Paratrechina fulva*), la cual se introdujo a Colombia hacia 1970 con la esperanza de controlar las hormigas arrieras (*Atta* sp.) y contra serpientes venenosas. Desafortunadamente, al parecer no hubo ningún efecto tangible, y la hormiga loca se convirtió en una de las principales plagas de cultivos, potreros y reservas naturales (Chacón, 1997). Otro caso es la introducción de abejas; Nates y González (2000) señalan que a partir de la experiencia de introducción de la abeja africanizada es necesario tomar precauciones antes de introducir otras especies. Se ha demostrado que hay un efecto perjudicial sobre las poblaciones de abejas nativas por efecto de competencia sobre los recursos y sobre las plantas nativas al perder sus polinizadores naturales, las abejas nativas. La introducción del abejorro, *Bombus terrestris*, desde Europa, para polinizar tomates en con-

diciones de invernadero, también ha afectado de manera considerable las especies nativas, puesto que ha invadido los nidos de las especies nativas de *Bombus*, poniendo en peligro la conservación de las especies vegetales polinizadas por ellas.

- **Arbustos**

El retamo liso (*Teline monspessulanus*) y el retamo espinoso (*Ulex europaeus*), se introdujeron a la región andina, procedentes de Europa occidental, para ser utilizados como cercas vivas y controladores de erosión. Ambas especies se propagan en forma masiva en climas de media a alta montaña formando densos matorrales que excluyen la vegetación nativa. Según Ríos (op. cit.), el retamo espinoso adquiere el carácter de invasora agresiva y es muy difícil de controlar. Por sus atributos de vida, esta especie puede constituir un riesgo para el incremento en la frecuencia de incendios en zonas de alto riesgo.

Otro ejemplo lo constituye *Calotropis procera*, arbusto asiático, que invade las zonas secas tanto del Caribe como del interior.

- **Malezas**

Muchas son las malezas (especies asociadas a cultivos) introducidas en los diferentes pisos altitudinales del país. La mayoría ha llegado con las semillas de especies de interés económico, o fueron introducidas con otros fines, como el ornamental o el medicinal.

- **Plantaciones forestales**

Linares (1997) reporta 25 especies de árboles introducidos, que se encuentran en condiciones de plantaciones forestales: 5 especies del género *Eucalyptus*, 11 especies de *Pinus*, además de *Cupressus lusitanica*, *Acacia melanoxylon*, *Gmelina arborea* y *Tectona grandis*. Se calculan cerca de 10.000 ha. de plantaciones en el país, con predominio de *Pinus patula*, *Eucalyptus* spp y *Cupressus lusitanica*.

Entre las razones fundamentales para usar árboles exóticos en vez de árboles de especies nativas, para reforestación y plantaciones forestales nuevas, Richardson (1998, citado por New, op. cit.) señala las siguientes:

1. Donde las coníferas están ausentes se siembran para proveer fibras y productos de la madera. La madera de *Pinus* es altamente adaptable.
2. Los árboles exóticos a menudo crecen mucho más rápido que las especies nativas.
3. Los árboles exóticos son más fáciles de manejar silviculturalmente que las especies nativas.
4. Los árboles exóticos han sido más estudiados que las especies nativas.
5. Las semillas genéticamente mejoradas de las especies exóticas se consiguen fácilmente.
6. Los árboles exóticos se pueden adaptar con más facilidad que los nativos, en plantaciones, en pastizales o en matorrales, y a menudo se utilizan en áreas degradadas.

7. Los árboles exóticos se usan para reemplazar especies nativas que son susceptibles a enfermedades o plagas.
8. Las ventajas comerciales se basan en una tecnología bien desarrollada y por consiguiente en ventajas económicas.

Algunos inconvenientes de estas plantaciones son los siguientes:

1. La biota nativa endémica es más severamente afectada por las plantaciones de especies exóticas que la biota no endémica.
2. Los efectos de las reforestaciones artificiales sobre la biodiversidad son más fuertes donde la biota endémica es más numerosa, y más débil en áreas alteradas o en hábitat pobres en especies.
3. Donde la biota endémica está ausente, las especies generalistas que permanecen pueden responder de manera impredecible a la misma clase de disturbio forestal, así que los efectos de la reforestación son menos predecibles.
4. Áreas con altos endemismos deben ser tratadas con prioridad para la conservación en relación con los planes de reforestación. Las plantaciones de nuevos bosques de exóticas sin tener en cuenta la vegetación nativa, es una práctica de alto impacto en áreas de altos endemismos.

CONCLUSIONES

- La invasión de especies es considerada como uno de los problemas ambientales más importantes en el mundo, debido a su estrecha relación con la extinción de especies, hábitat y servicios ambientales. Por esta razón, es necesario incrementar los esfuerzos de investigación sobre métodos específicos de prevención, control y restauración de áreas afectadas por especies invasoras, con el objeto de reducir las pérdidas ecológicas y económicas. Solamente en los Estados Unidos, las estimaciones sobre el costo económico anual que conlleva el control de estas especies oscila alrededor de los US\$ 125 billones y los US\$137 billones. (Invasive Species Information System, 2000; Everett, op. cit.).
- Conforme con los Estados participantes en la Convención sobre Diversidad Biológica, se requiere la creación y el desarrollo de una estrategia global para atender el problema de las invasiones, con miras a disminuir el tráfico de aquellas especies que exhiban atributos que las conviertan en invasoras potenciales y detectar tempranamente su ingreso en áreas susceptibles a ser invadidas.
- El Programa Global de Especies Invasoras GISP (Mooney, op. cit.), se creó para satisfacer la demanda internacional de estructurar el tema de las invasiones biológicas; en consecuen-

Impacto en los elementos y procesos del ecosistema

- A. Documentación de distribución y abundancia de especies.
- B. Documentación de cambios a la estructura de la vegetación y cambios alteración a la abundancia / composición de especies nativas.
- C. Estudios de autoecología.
- D. Estudios de interacciones con plantas y animales.
- E. Estudios de cambios a procesos fundamentales.



Interacciones entre invasión y
uso de a tierra



Papel ecológico de las
invasiones

Impacto ecológico del uso y
manejo de la tierra

- A. Urbanización.
- B. Fragmentación.
- C. Introducción de especies de pastos.
- D. Fertilización.
- E. Cambio en regímenes de fuego.
- F. Pastoreo.

Figura 5. Información necesaria para definir el papel ecológico de las especies invasoras y las posibles amenazas a la conservación. Fuente Humphries *et al.* 1991 (Tomado y adaptado a partir de New, 2000).

cia, en adelante se requiere reforzar la investigación en cada país, con el objeto de complementar la base de datos a nivel internacional. De esta manera se podrán identificar aquellas especies más ampliamente distribuidas, e invasoras del mayor número de ecosistemas.

- Para determinar el estatus de cada especie exótica y sus efectos sobre la flora y la fauna, es necesario sobrepasar la dificultad de reconstruir los datos históricos de distribución y abundancia, y realizar experimentos que demuestren su carácter de invasora de la misma, así como caracterizar el proceso de invasión.
- Aunque en la práctica es bastante obvio el desplazamiento y declinación de las especies nativas en relación con el desarrollo de las especies invasoras, esta situación es difícil de probar desde el punto de vista causal (New, op. cit.).
- Se necesitan diferentes tipos de información para establecer el papel ecológico de las especies invasoras y las amenazas a la conservación (Fig. 5), así como los atributos del área y de las especies.
- Un sistema usado para evaluar especies exóticas debe tener en cuenta los siguientes aspectos (New, 2000):
- Introducción potencial (inmigración, comercio de mascotas, conveniencia, detección/observabilidad).
- Establecimiento potencial (de rango amplio o estrecho).
- Daño potencial (áreas de reserva, áreas con intervención, en agricultura, recursos naturales, para comercio o salud pública).
- Control potencial (detección, rango actual, efectos locales, erradicación potencial).
- En Colombia, como en otros países, tanto la extensión geográfica de la invasión, así como su impacto (bajo o alto) no tienen estudios ni regionales ni nacionales. Las instituciones del Estado legislan (Ministerio del Medio Ambiente) y regulan la entrada de organismos (Corpoica), pero el conocimiento biológico de las especies, que ya han invadido, es escaso y este es el primer aspecto a desarrollar, si se quieren controlar tales especies y estudiar su impacto en la dinámica de los ecosistemas.

Vale la pena resaltar esfuerzos como los que adelanta el Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis en la investigación y control de especies invasoras en ecosistemas naturales de alta montaña, así como en la restauración ecológica de áreas afectadas por estas especies, en especial el retamo espinoso.

Bibliografía

- Andrade, G. 1997. *Efecto de las especies introducidas y transplantadas sobre la biota local*. Pp. 93 – 98. En: M. E. Chaves y N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia Tomo II. Causas de pérdida de la biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Santa Fe de Bogotá.
- Berger, J. J. 1993. *Ecological Restoration and Nonindigenous Plant Species: A Review*. Restoration Ecology. June 1993: 74-82.
- Castri, di F. 2001. *La isla de Pascua o el microcosmo de un mundo aislado*. Pp. 248-250. En: Primack *et al.* (eds.): Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Center, T. D.; J. Howard F.; F. Allen D. Jr. 1995. *Biological Invasions: Stemming the Tide in Florida*. Florida Entomologist. 78(1): 45-55.
- Chacón de Ulloa, P. 1997. *Introducción de la hormiga loca en Colombia*. Pp: 99-100. En: M. E. Chaves y N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia Tomo II. Causas de pérdida de la biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt. Santa Fe de Bogotá.
- Chaves, M. E.; N. Arango. (eds.). 1997. *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad*. Colombia Tomo II. Causas de pérdida de la biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt. Santa Fe de Bogotá. 223 pp.
- Crawley, M.J. 1987. *What makes a Community Invasible?* En: Cray, A. J.; M. J. Crawley and P. J. Edwards (eds.) Colonization, Succession and stability. Pp 424-53. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animal and Plants*. Methuen. London. 181p.
- Everett, R. A. 2000. *Patterns and Pathways of Biological Invasions*. Trends in Ecology y Evolution. 15: 177 – 178.
- Flecker, A.; C. Carrera. 2001. *Las truchas: agresivas extranjeras en las aguas andinas*. Pp: 229-230. En: Primack *et al.* (eds.): Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Florida Exotic Pest Plant Council. 1995. *Florida Exotic Pest Plant Council's 1995 list of Florida's most invasive species*. Florida Exotic Pest Plant Council Newsletter 5 (1):5.
- Gordon, D.R.; K. P. Thomas. 1997. *Florida's Invasion by Nonindigenous Plants: Screening, and Regulation*. En: Simberloff, D., *et al.* Strangers in Paradise. Impact and Management of Nonindigenous Species in Florida. Island Press. Washington, D. C. California. USA. pp. 21-37.
- Gutiérrez, F.; H. Alvarado. 1997. *Introducción de especies en ecosistemas acuáticos*. Pp: 106 – 110. En: M. E. Chaves y N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia Tomo II. Causas de pérdida de la biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt. Santa Fe de Bogotá.

- Invasive Species Information System.** 2000. *Invasivespecies.gov: The Nation's Invasive Species Information System*. Documento electrónico. <http://www.invasivespecies.gov>
- Linares, R.** 1997. *Introducción de especies forestales*. Pp: 104-105. En: M. E. Chaves y N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia Tomo II. Causas de pérdida de la biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt. Santa Fe de Bogotá.
- Mooney, H. A.** 1999. *The Global Invasive Species Program (GISP)*. Biological Invasions 1: 97-98.
- Nates, G.; V. H. González.** 2000. *Las abejas silvestres de Colombia: porqué y cómo conservarlas*. Acta Biológica Colombiana. Vol. 5 No. 1 pp: 5-37.
- New, T.R.** 2000. *Conservation Biology. An introduction for southern Australia*. Oxford University Press. Vistoria. Australia.
- Ojasti, J.** 2001. *Especies exóticas invasoras*. Estrategia Regional de Biodiversidad para los Países del Trópico Andino. Convenio de cooperación técnica no reembolsable ATN/JF-5887-RG CAN-BID. Caracas, Venezuela. Disponible en Internet www.comunidadandina.org/desarrollo/Te1.pdf.
- Primack, R., R. Rossi, P. Feinsinger, F. Massardo.** 2001. *Especies exóticas, enfermedades y sobreexplotación*. Pp: 225-252. En: Primack *et al.* (eds.): Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México.
- Pullin, A.S.** 2002. *Conservation Biology*. Cambridge University Press. U.K.
- Pysek, P.** 1995. *Recent Trends in Studies on Plant Invasions (1974-1993)*. En: Pysek, P.; K. Prach; M. Rejmánek and M. Wade. Plant Invasions-General Aspects and Special Problems. SPB Academic Publishing. Amsterdam. The Netherlands. pp. 223-236.
- , 1998. *Is there a taxonomic pattern to plant invasions?*. Oikos 82: 282-294.
- Randall, J. M.** 2000. *Plant Invaders: How non-native species invade and degrade natural areas*. Brooklyn Botanic Garden. Documento electrónico. http://www.bbg.org/gardening/techniques/invasive/plant_invaders.html.
- Ríos, A., H. F.** 2001. *Eliminación de la especie invasora Ulex europaeus L. (Fabaceae) como estrategia experimental de restauración de la vegetación en el cerro de Monserrate, Bogotá*. D. C. Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- Rueda, V.** 1997. *Aspectos generales sobre la situación actual de las poblaciones adventicias de rana toro (Rana catesbeiana) en el Valle del Cauca*. Pp: 101-103. En: M. E. Chaves y N. Arango (eds.). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Colombia Tomo II. Causas de pérdida de la biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt. Santa Fe de Bogotá.
- Santa Catalina Island Conservancy.** 1997. *Management Plan for the Control and Eradication of Wildland Weeds*. Ecological Restoration Department. August 28, 1997, 56pp. Doc. electrónico: <http://www.catalinaconservancy.org/er/weeds/weedplan.htm>.

- Sakai, A., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge; otros. 2001. *The population biology of invasive species*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 32: 305-332.
- Sher, A. A.; L. A. Hyatt. 1999. *The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: A new framework for patterns of plant invasion*. Greater New England Symposium on the Ecology of Invasive Species, 27 February 1999 (in press, Biological Invasions Vol. 1, Issue 3-4).
- Shigesada, N.; K. Kawasaki. 1997. *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford: Oxford University Press.
- Simberloff, D. 1997. *The Biology of Invasions*. En: Simberloff, D., D. C. Schmitz and T. C. Brown. (Eds.). *Strangers in Paradise. Impact and Management of Nonindigenous Species in Florida*. Island Press. Washington, D. C., California. USA. pp. 3-17.
- Stohlgren, T.; M. Banowetz. 1999. *USGS Research upsets conventional wisdom on invasive species invasions*. U. S. Department of Interior and U. S. Geological Survey. USGS Midcontinent Ecological Science Center.
- Tilman, D. 1997. *Community invasibility, recruitment limitation and grassland biodiversity*. Ecology. 78: 81-92.
- Turelli, M. 1981. *Niche overlap and invasion of competitors in random environments*. 1. Models without demographic stochasticity. Theor. Pop. Biol., 20:1-56.
- Van Hulst, R. 1992. *From population dynamic to community dynamics: Modelling succession as a species replacement process*. En: Glenn-Lewin, D.C.; Peet, R.K. y T.T. Veblen *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman y Hall. Cambridge University Press. Great Britain. 352 pp.
- Vilá, M. 1999. *Efectos de la Introducción de Especies Vegetales en el Funcionamiento de los Ecosistemas Terrestres*. Montes No. 55: 26-30.
- Whitham, Th. G. 2001. *Los castores como ingenieros de ecosistemas en sus hábitats nativos*. Pp. 233 – 234. En: Primack *et al.* (eds.): *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Williamson, M. 2000. *The Ecology of Invasions*. Workshop on Best Management Practices for Preventing and Controlling Invasive Alien Species. 22-24 February 2000. South Africa-United States of America Bi-National Commission. Documento electrónico. www.york.ac.uk/depts/eeem/gisp/williamson_capetown.htm
- WRI - UICN - PNUMA. 1992. *Estrategia global para la biodiversidad*. Instituto de los Recursos Mundiales. Unión Mundial para la Naturaleza. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente.
- Yepes, F. 2001. *Ganadería y transformación de ecosistemas: un análisis ambiental de la política de apropiación territorial*. Pp. 117-172. En: G. Palacio (ed.). *Naturaleza en disputa. Ensayos de historia ambiental de Colombia 1850-1995*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.