

Manual de Ecología

Dinámica espacial en el manejo de las poblaciones

**Mónica B. Martella. Eduardo V. Trumper. Laura M. Bellis.
Daniel Renison. Paola F. Giordano. Gisela Bazzano. Raquel M. Gleiser.**

Cátedra de Ecología. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.
Av. Velez Sarsfield 299 (5000). Córdoba, Argentina.

martemo@com.uncor.edu rgleiser@crean.agro.uincor.edu

Resumen: En este módulo se incorpora el componente espacial en el estudio de las poblaciones, en referencia a la conservación y manejo de vida silvestre. Primero se presentan ejercicios para examinar cómo diferentes niveles de fragmentación del paisaje y pérdida de hábitat afectan las tasas de crecimiento de las poblaciones y se discute el concepto de trampas ecológicas. Luego, se propone un ejercicio de simulación sobre un modelo de dinámica de metapoblaciones usando planillas de cálculo. Como cierre, se presentan casos de estudio donde se analiza la problemática de las invasiones biológicas.

Palabras clave: Poblaciones. Comunidades. Ecología del paisaje. Fragmentación. Metapoblaciones. Trampas ecológicas. Manejo de poblaciones. Conservación de la biodiversidad

PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT TRAMPAS ECOLÓGICAS Y PERSISTENCIA POBLACIONAL

Si nos sentáramos por un momento en el borde ubicado entre un bosque y un campo cultivado podría listar numerosas diferencias entre ambos ecosistemas. Las diferencias en la vegetación y en el microclima serían especialmente obvias para nosotros, como también para los animales que necesitan seleccionar un hábitat apropiado.

Algunas especies prefieren el borde de estos hábitats, quizá porque necesitan diferentes recursos provenientes de ambientes diversos; por ejemplo algunas aves prefieren el campo para forrajear y el bosque para protegerse. Otras especies parecen evitar los bordes. En paisajes fragmentados por la actividad humana, estas especies sensibles a los bordes se ven perjudicadas porque, a medida que los parches de hábitat natural se tornan cada vez más pequeños, su porción central también disminuye de tamaño. Más aún, a medida que el área de un parche disminuye, su porción central lo hace aún más rápido, debido a que la región correspondiente al borde ocupa una porción relativamente mayor del parche. Si la eficacia biológica ("fitness") de los

individuos en los bordes fuese menor que en el centro, este hecho podría afectar el destino de toda la población. Las poblaciones sensibles a los bordes y que se ubican en ellos podrían mostrar un patrón de descenso en su abundancia a lo largo del tiempo, mientras que aquellas que se ubican en el centro de los parches, podrían presentar patrones de abundancia estables o de incremento. Debido a que la fragmentación extensiva es un fenómeno reciente en la historia evolutiva de muchas especies sensibles a los bordes, los organismos a menudo carecen de la habilidad para discriminar entre borde y centro de los parches. En consecuencia, varios individuos pueden encontrarse dentro de una “trampa ecológica”, esto es, habitando bordes que parecen apropiados pero que de hecho no lo son.

LABORATORIO DE COMPUTACIÓN 9°

ACTIVIDAD 1

En esta actividad vamos a examinar cómo los diferentes niveles de fragmentación del paisaje afectan las proporciones relativas de hábitat borde y hábitat centro. Luego, vamos a predecir cómo estos cambios en el paisaje afectan a la población de aves a corto y a largo plazo (adaptado de GIBBS et al. 1998).

Este ejercicio se centra en el estudio de la fragmentación de un bosque y de un ave canora sensible a los bordes, pero debe tener en cuenta que puede ser aplicado a cualquier tipo de ecosistema sujeto a disturbios humanos.

Supuestos

Se asume que el paisaje consta de un área rectangular de bosque maduro de 1000 ha de extensión. Una de las especies más llamativas de este paisaje es un ave canora que prefiere vivir en el estrato oscuro y húmedo del bosque y posee una densidad de 10 individuos ha^{-1} . Debido a que nidifican en el suelo, su éxito reproductivo y su supervivencia están ampliamente determinados por la densidad de mamíferos depredadores, que se encuentran en mayor número en los bordes del bosque. Los efectos del borde en la reproducción reducen la eficacia biológica (*fitness*) de las aves, de manera tal que las aves que se encuentran en los bordes del parche tienen una tasa intrínseca de crecimiento levemente negativa ($r = -0,001$), es decir, no pueden mantener su población sólo cuando se encuentran ocupando los bordes. Sin embargo, en el centro del bosque la tasa intrínseca de crecimiento es positiva ($r = 0,01$).

Pasos a Seguir

Utilizará un programa de computación para visualizar el proceso de fragmentación de hábitat y para estimar cómo las variaciones en los niveles de

fragmentación del hábitat afectan las proporciones relativas de esta especie entre los bordes y el centro de los parches presentes en el paisaje.

Ingrese la siguiente dirección de Internet: <http://cbc.amnh.org/solving/>. Busque la opción que dice EXERCISE 8 y luego pique sobre la palabra **fragmentation**.

1. Para determinar los porcentajes de “hábitat borde” y “hábitat centro” remanentes luego de la fragmentación (Tabla 1), ingrese, de a uno por vez, los diferentes valores de porcentaje de hábitat intacto (Columna 1, Tabla 1). Registre en cada caso los porcentajes de borde y centro que quedan luego de la fragmentación (Columnas 2 y 3, Tabla 1).
2. Para determinar los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, calcule el promedio ponderado de las tasas intrínsecas de crecimiento de los bordes y centros. Se calcula el promedio ponderado porque la tasa de crecimiento poblacional debe representar la calidad total del parche y debe reflejar las diferentes combinaciones de “hábitat borde” y “hábitat centro” del paisaje. Para calcular el promedio ponderado de la tasa de crecimiento poblacional, utilice los porcentajes de los hábitats centro y borde (Columna 2 y 3) como ponderaciones. Es decir, multiplique la tasa intrínseca de crecimiento (r para el centro= 0,01, r para el borde= -0,001) por el porcentaje de ese tipo de hábitat presente en el paisaje. Luego sume ambos valores (el del centro y el del borde) y divídalo por la suma de las ponderaciones, o por 100. Por ejemplo, si los hábitats están 90% intactos, y los hábitats centro comprenden un 40% del hábitat intacto, y el 60% restante corresponde a los hábitats bordes, entonces la tasa intrínseca de crecimiento ponderada será igual a $((0,01 \times 40) + (-0,001 \times 60)) / 100$.
3. Para determinar el tamaño poblacional inicial, simplemente multiplique la cantidad de hectáreas de hábitat remanente por la densidad de los individuos en hábitat adecuados.

Finalmente combinará los resultados obtenidos con un modelo poblacional simple para explorar el destino de una especie sensible a los bordes en paisajes con diferentes niveles de fragmentación.

4. Determine el tamaño poblacional para un período de 10 y 100 años utilizando una relación numérica simple entre el tamaño poblacional inicial (N_0), la tasa intrínseca de crecimiento promedio (r), y el tiempo (t , 10 y 100 años en este caso): $N_{(10)} = N_0 e^{rt}$ y $N_{(100)} = N_0 e^{rt}$
5. Complete la tabla 1 y examine los gráficos en la planilla de cálculo.

% Hábitat remanente	% de hábitat bordes	% de hábitat centro	Tasa intrínseca de crecimiento promedio	Tamaño poblacional inicial	Tamaño poblacional luego de 10 años	Tamaño poblacional luego de 100 años
100						
90						
80						
70						
60						
50						
40						
30						
20						
10						

Tabla 1. Datos necesarios para examinar los efectos de los diferentes niveles de fragmentación en la prevalencia de hábitats del borde versus centro y el destino de las poblaciones de aves canoras sensibles a los bordes.

- En una planilla de cálculo, construya un gráfico con los datos de las columnas 1, 2 y 3 de la tabla, que muestre la relación entre los niveles de fragmentación de hábitat y la prevalencia de “hábitat borde” versus “hábitat centro” en el paisaje. Para ello, en el eje horizontal coloque los porcentajes de fragmentación de hábitat (0% a 100%) y en el eje vertical el porcentaje de hábitats del borde y del centro (0% a 100%).
- A continuación, construya otro gráfico con los datos de las columnas 5, 6 y 7, que muestren el destino de la población del ave canora con relación a los niveles de fragmentación del hábitat. En el eje horizontal debe colocar los datos del tiempo (0, 10 y 100 años), y en el eje vertical los tamaños poblacionales estimados para los diferentes niveles de fragmentación.

Discusión

- a. Basándose en el primer gráfico, ¿qué podría inferir acerca de la relación entre la fragmentación del hábitat y la prevalencia de bordes?, es decir, ¿cuáles son los efectos del borde en la población del ave canora?
- b. Debido a que cualquier descenso poblacional podría llevar a esa población a la extinción, ¿cuál es la cantidad total de fragmentación que Ud. recomendaría para este paisaje para mantener persistente una población de aves canoras a largo plazo?
- c. ¿Por qué cree Ud. que la población declina para un amplio rango de fragmentación de hábitat, aún cuando existe una cantidad considerable de hábitat intacto?

- d. ¿Cómo cambiará el destino de esta población?
- ✓ ¿Si las especies sensibles a los bordes presentaran una tasa intrínseca de crecimiento significativamente menor a la utilizada en este ejemplo?
 - ✓ ¿Si las especies sensibles a los bordes presentaran tasas de crecimiento poblacional semejantes en el borde y en el centro?
 - ✓ ¿Si las especies que tienen preferencia por los bordes mostraran tasas de crecimiento poblacional significativamente mayores en los bordes que el centro?
- e. Las simulaciones que realizó fragmentaron el hábitat al azar. Sin embargo, en la realidad los paisajes raramente son fragmentados siguiendo un patrón completamente azaroso. ¿Cuál es el patrón de disturbio espacial típico producido por las actividades humanas en los paisajes dónde Ud. vive? ¿Cuáles son sus impresiones influenciadas por la escala espacial que está considerando? Finalmente, discuta los efectos de similares niveles de fragmentación para diferentes patrones espaciales (uniforme, al azar, y agregado) para el destino de hábitats del centro y especies sensibles a los bordes. Independiente al nivel de fragmentación, ¿cómo diseñaría un plan de manejo adecuado para minimizar los efectos del borde?
- f. ¿Cómo podría delinear un estudio para determinar si los efectos del borde influyen en la biología de una determinada especie? ¿Qué tipo de datos necesitaría? ¿Cómo los obtendría?

ACTIVIDAD 2

Ahora haremos énfasis en una problemática regional sobre especies autóctonas de Sud América. Trabajaremos con tres especies, a saber: la paloma torcaza (*Zenaida auriculata*); el loro hablador (*Amazona aestiva*); y la cotorra (*Myiopsitta monachus*). Los datos que se detallan a continuación fueron obtenidos en base a una recopilación bibliográfica de diferentes estudios, y se suministran a los fines de informar acerca de la problemática específica para cada especie.

Especie nº 1: paloma torcaza (*Zenaida auriculata*)

Área de estudio: 2,5 millones de ha situadas al oriente de las Sierras de Córdoba. Distrito del algarrobo, Provincia fitogeográfica del Espinal.

Características del hábitat natural: bosques de mediana altura dominados por algarrobo blanco y negro (*Prosopis alba* y *Prosopis nigra*) y gran abundancia de espinillo (*Acacia caven*). Frecuentes eran el tala (*Celtis tala*), el chañar (*Geoffrea*

decorticans), la sombra de toro (*Jodina rombifolia*) y el molle incienso (*Schinus sp.*).

Causas de la fragmentación del hábitat natural: la ampliación de áreas de pastoreo o siembra han reducido los bosques de la provincia de Córdoba al 13% del total de la superficie provincial. El avance de la agricultura sobre tierras anteriormente ocupadas por montes y pastizales creó un paisaje “en mosaico” donde alternan restos de monte y cultivos.

Hábitos reproductivos: esta especie es un reproductor oportuno. Puede criar a lo largo de todo el año. Puede anidar en árboles altos, matorrales, sobre el terreno y en los cultivos. La postura es, en general, de 2 huevos por nido. Cada pareja deja una descendencia de 3,5 juveniles que abandonan el nido por año.

Hábitos alimenticios: granívora e insectívora. Altamente dependiente de la disponibilidad de campos cultivados con sorgo, maíz, maní, girasol, trigo, mijo y otras forrajeras.

Densidad: 7 palomas ha⁻¹.

Peso corporal: machos: 0,114 kg. Hembras: 0,095 kg.

Tasa intrínseca de crecimiento:

Especie nº 2: loro hablador (*Amazona aestiva*)

Área de estudio: noroeste de Argentina (Provincia de Salta). Provincia fitogeográfica del Chaco.

Características del hábitat natural: en general, está estrechamente asociado a áreas de bosque maduro con árboles altos que proveen cavidades para anidar. Ocupa regiones dominadas por árboles de *Schinopsis*, *Aspidosperma*, *Chlorisia* y *Calycophylulum*. Durante el invierno, se localiza en las yungas, particularmente sobre *Anadenanthera macrocarpa*.

Causas de la fragmentación del hábitat natural: la deforestación selectiva de árboles maduros de *Schinopsis sp.* (quebracho), el sobrepastoreo por el ganado doméstico y las actividades de búsqueda de petróleo están afectando partes del Chaco en Argentina.

Hábitos reproductivos: nidifica en los huecos de árboles que se encuentran por encima de los 9 metros del suelo, y muy raramente en superficies escarpadas y en terminaciones arbóreas. La postura es, en general, de 3 huevos por nido.

Hábitos alimenticios: frugívora. También se alimenta de semillas y flores de una amplia variedad de plantas.

Densidad: 4 loros ha⁻¹.

Peso corporal: 0,400 kg.

Tasa intrínseca de crecimiento:

Especie nº 3: cotorra (*Myiopssita monachus*)

Área de estudio: 610 ha pertenecientes a la Cabaña “Los Leones”. Distrito del algarrobo, Provincia fitogeográfica del Espinal.

Características del hábitat natural: bosques de mediana altura dominados por algarrobo blanco y negro (*Prosopis alba* y *Prosopis nigra*) y gran abundancia de espinillo (*Acacia caven*). Frecuentes eran el tala (*Celtis tala*), el chañar (*Geoffrea decorticans*), la sombra de toro (*Jodina rombifolia*) y el molle incienso (*Schinus sp*).

Causas de la fragmentación del hábitat natural: el aumento de plantaciones de eucaliptos y el avance de la frontera agrícola-ganadera.

Hábitos reproductivos: construye nidos comunales. Nidifica en palmeras y árboles, en corrales, granjas y huertas, en molinos de viento y en torres de alta tensión. Durante el período de reproducción cada pareja se aleja del resto, ocupando un nido o una cámara del nido comunal. Tamaño promedio de la postura: 6 huevos.

Hábitos alimenticios: granívora y frugívora. Esta especie no es tan dependiente del grano cultivado como la paloma torcaza, ya que su dieta incluye frutas, brotes y semillas silvestres.

Densidad: 1 cotorra ha⁻¹.

Peso corporal: 0,115kg.

Tasa intrínseca de crecimiento.

Por grupos o en forma individual, calcule, a través del peso corporal, la tasa intrínseca de crecimiento de cada una de las especies utilizando la siguiente fórmula:

$$r=1,5*W^{0,36}$$

donde W es el peso promedio de un individuo adulto en kilogramos (CAUGHLEY y SINCALIR, 1994).

Agregue los valores de tasa intrínseca de crecimiento obtenidos a información previa suministrada. Se asume que estos valores corresponden a las poblaciones que ocupan hábitats centro. Las poblaciones de paloma y de cotorra se ven favorecidas por la fragmentación, por lo que los efectos del borde aumentan el fitness de estas aves y la tasa intrínseca de crecimiento sufre un leve incremento ($r_{paloma}=4,38$; $r_{cotorra}=4,27$). Sin embargo, la población de loros se ve afectada por los efectos del borde por lo que su tasa intrínseca de crecimiento es levemente negativa ($r_{loro}=-0,0001$). Para estas especies repita los pasos 2, 3, 4 y 5 de la Actividad 1 (ordene la información en las Tablas 2, 3 y 4). Observación: Tenga en cuenta que las primeras 3 columnas permanecen iguales a las de la Tabla 1.

% Hábitat remanente	% de hábitat bordes	% de hábitat centro	Tasa intrínseca de crecimiento promedio	Tamaño poblacional inicial	Tamaño poblacional luego de 10 años	Tamaño poblacional luego de 100 años
100						
90						
80						
70						
60						
50						
40						
30						
20						
10						

Tabla 2. Datos necesarios para examinar el destino de la población de la paloma torcaza (*Zenaida auriculata*).

% Hábitat remanente	% de hábitat bordes	% de hábitat centro	Tasa intrínseca de crecimiento promedio	Tamaño poblacional inicial	Tamaño poblacional luego de 10 años	Tamaño poblacional luego de 100 años
100						
90						
80						
70						
60						
50						
40						
30						
20						
10						

Tabla 3. Datos necesarios para examinar el destino de la población del loro hablador (*Amazona aestiva*).

% Hábitat remanente	% de hábitat bordes	% de hábitat centro	Tasa intrínseca de crecimiento promedio	Tamaño poblacional inicial	Tamaño poblacional luego de 10 años	Tamaño poblacional luego de 100 años
100						
90						
80						
70						
60						
50						
40						
30						
20						
10						

Tabla 4. Datos necesarios para examinar el destino de la población de la cotorra (*Myopsitta monachus*).

- a. La fragmentación del hábitat natural ocasiona consecuencias sobre estas especies ¿De qué manera cree que se podrían minimizar?
- b. ¿Qué umbral de fragmentación es tolerable para cada especie afectada?
- c. ¿Qué ocurrirá con las poblaciones a largo plazo para cada uno de los niveles de fragmentación considerados?
- d. Discusión oral de los resultados.

INTRODUCCIÓN A LA DINÁMICA METAPOBLACIONAL

Los ambientes naturales, independientemente de la escala de resolución considerada, son mosaicos de parches y tanto los individuos como las poblaciones responden a esta heterogeneidad espacial de diferentes maneras. Estas respuestas son dinámicas debido a que la estructura de parches cambia con el tiempo. Es decir, que la estructura y la dinámica de una población están fuertemente influenciadas por la variación espacial (WIENS, 1989).

Algunas especies se distribuyen espacialmente en parches más o menos discretos que satisfacen sus requerimientos de hábitat, por lo que la población puede ser descrita como un sistema de poblaciones locales, discretas y aisladas, cada una de las cuales puede estar sujeta a recambios como resultado de extinciones y subsecuentes recolonizaciones por parte de individuos que se dispersan desde otras áreas (GRENFELL y HARWOOD, 1997). Ejemplos de parches de hábitat son las lagunas, relictos de bosque rodeados de cultivos, lotes cultivados. Ese conjunto de poblaciones locales que persiste como resultado del balance entre las extinciones y las colonizaciones de los parches de hábitat se conoce como metapoblación.

LEVINS (1969) fue quien primero propuso la teoría metapoblacional. Durante este práctico se desarrollará un modelo básico de dinámica metapoblacional en una hoja de cálculo. El modelo en el que trabajaremos se conoce como modelo de lluvia de propágulos o isla-continente porque la tasa de colonización no depende del patrón de ocupación, es decir, se asume que hay colonizadores disponibles, y que vienen desde dentro o fuera del sistema metapoblacional.

El archivo “Dinámica metapoblacional” contiene instrucciones para el desarrollo de la actividad práctica sobre metapoblaciones y un listado de bibliografía sobre el tema. Luego de descargar el archivo, deberá trabajar en grupos idealmente de no más de 3 personas, siguiendo cuidadosamente las indicaciones detalladas en la planilla de cálculo. Para evitar inconvenientes, [lea con atención todas las instrucciones!](#). Esta planilla de cálculo es una adaptación de una actividad propuesta por DONOVAN y WELDEN (2002).

Deben concurrir al laboratorio de computación con la planilla resuelta para poder proceder a la presentación y discusión de los resultados.

Contenidos conceptuales a desarrollar

Concepto de metapoblaciones. Dinámica metapoblacional. Eventos de extinción y colonización a diferentes escalas temporales y espaciales. Supuestos y predicciones del modelo. Concepto de estocasticidad asociada a los eventos de colonización y de extinción local. Riesgo de extinción y persistencia de la metapoblación.

TEÓRICO PRÁCTICO 6°

Invasiones Biológicas

Las especies que han coexistido en una comunidad durante un período de tiempo relativamente largo desde el punto de vista ecológico y evolutivo¹ son llamadas especies nativas, y las que se originaron en una comunidad diferente y arribaron posteriormente se denominan especies exóticas. La expansión del rango de distribución de una especie a regiones en que no se encontraba previamente se conoce como invasión biológica, y puede ocurrir de manera natural y progresiva por dispersión a corta o larga distancia. Sin embargo, es más frecuente esta denominación para el traspase de barreras geográficas de diversa extensión favorecido por introducciones deliberadas o accidentales de origen antrópico.

Algunas de estas especies introducidas no consiguen sobrevivir en el ambiente extraño, al menos sin la asistencia humana – por ejemplo, riego y fertilización de plantas ornamentales en jardines, o alimentación y otros cuidados de mascotas. Otras especies,

¹ Como convención es frecuente que se consideren nativas las especies presentes en una región luego de la recolonización post-glaciar y antes de los tiempos históricos

sin embargo, consiguen prosperar en su nuevo ambiente y comienzan a reproducirse, insertándose en la comunidad receptora de forma permanente. Para ello, las especies introducidas deben superar múltiples filtros ambientales bióticos y abióticos. Una vez establecidas en el nuevo ambiente, las especies exóticas pueden competir por recursos con una o más de las especies nativas, pudiendo provocar extinciones locales de especies nativas. De hecho, el término “especie invasora” suele aplicarse a especies exóticas que, al aumentar y dispersarse, generan impactos considerables (o el potencial de impactar) sobre las especies y ecosistemas nativos, o en las actividades humanas (agricultura, conservación, salud). Cuando las exóticas invasoras se hacen dominantes en la nueva comunidad pueden provocar cambios drásticos en el ciclado de nutrientes, estructura trófica y de especies en la comunidad – a veces incluso causando daños económicos muy serios. A modo de ejemplo, se estima que las pérdidas económicas en cultivos, pasturas y bosques en Brasil asociado a la presencia de especies invasoras es de aproximadamente U\$S 42.6 billones por año (PIMENTEL et al., 2001).

El hombre ha aumentado a tal punto el intercambio de especies entre regiones y continentes, que los ecólogos han acuñado el término globalización de la biota. A partir de 1980 este fenómeno comenzó a preocupar a una masa crítica de ecólogos. Modelos desarrollados por SALA et al. (2000) sugieren que para el año 2100 las invasiones biológicas serán el cuarto determinante de pérdida de biodiversidad global, siendo el motor más importante el cambio en el uso de la tierra, seguido por el cambio climático y por las deposiciones atmosféricas de nitrógeno. Sin embargo, para las zonas templadas del hemisferio sur las invasiones biológicas serían el segundo determinante de pérdida de biodiversidad, luego del cambio en el uso de la tierra.

Debido a los daños ecológicos, económicos y sanitarios que pueden producir las especies invasoras es de gran interés determinar cuáles especies son potencialmente invasoras o, mejor aún, cuáles son las características de las especies potencialmente invasoras, y cuáles pueden ser introducidas a una localidad sin correr peligro de que se expandan ampliamente generando impactos importantes. Diversas hipótesis han sido postuladas para explicar las razones por las cuales ciertas especies se pueden tornar invasoras en la región a donde arriban. HIERRO et al. (2005) publicaron una buena síntesis enfocada en plantas exóticas. Entre las hipótesis más difundidas se incluyen:

Hipótesis de liberación del enemigo natural: plantea que en el lugar invadido las especies exóticas se “escapan” de los enemigos naturales (tales como herbívoros y plagas en el caso de plantas) que poseen en su sitio de origen, y su abundancia, crecimiento, éxito reproductivo y longevidad pueden alcanzar valores mayores que en su rango nativo donde estarían limitados por los enemigos presentes.

Hipótesis de evolución de la invasibilidad o evolución de la habilidad competitiva incrementada: establece que al llegar al nuevo ambiente las exóticas sufren rápidos cambios genéticos y adquieren ciertos caracteres que las hacen resistentes y tolerantes para adaptarse a las características de ese nuevo ambiente; la falta de enemigos naturales a su vez favorece la pérdida de caracteres de resistencia y el destino de esos recursos a la reproducción.

Hipótesis del nicho vacío: plantea que ciertas exóticas son exitosas porque tienen acceso en la nueva comunidad a recursos que no son utilizados por las especies nativas.

Hipótesis de alelopatía: esta hipótesis reciente enfatiza la importancia de la alelopatía en el proceso de invasión y propone que algunas plantas exóticas pueden ser exitosas porque exudan aleloquímicos que son relativamente inefectivos contra las especies bien adaptadas en sus comunidades originales, pero son altamente inhibitorios para las plantas nativas de las comunidades receptoras con las que interactúan.

Hipótesis de los disturbios: los ambientes afectados por disturbios serían más propensos a ser invadidos por especies no nativas debido a que la mayoría de las especies invasoras son organismos ruderales que se instalan en las primeras etapas de sucesión de un ambiente que ha sufrido modificación natural o antrópica. Así disturbios como el fuego y el pastoreo del ganado, asociado a una alta fuente de propágulos exóticos (forestaciones vecinas, jardines, casas), las favorece propiciando condiciones en que las especies exóticas están más adaptadas que las nativas del lugar.

En general los estudios de especies exóticas invasoras han sido desarrollados dentro de las comunidades donde han sido introducidas y raramente en sus rangos nativos, y existen muy pocos estudios que comparan poblaciones nativas e introducidas de la misma especie. Sin embargo, se considera que para entender las invasiones biológicas son de gran importancia teórica y práctica las comparaciones demográficas a campo entre poblaciones nativas e introducidas – lo cual presenta muchas dificultades logísticas. Esto, junto con el hecho de que algunas especies introducidas han tardado unos 200 a 300 años en convertirse en invasoras, ha demorado la capacidad de predecir cuándo una especie puede volverse invasora y las correspondientes tomas de medidas para evitar la introducción de ese tipo de especies, o para intentar la erradicación y/o el control de éstas en niveles de abundancia aceptables.

Brotos de enfermedades asociados a especies invasoras

Además de los impactos sobre la economía, biodiversidad y estructura de las comunidades invadidas, las especies invasoras pueden tener impactos más directos sobre la salud humana, sus animales domésticos y fauna nativa. Los problemas pueden surgir por efecto directo de la introducción de vectores y/o patógenos, o bien indirectamente cuando una especie o grupo de especies invasoras modifican las condiciones del ecosistema y facilitan la transmisión de enfermedades. A continuación presentaremos algunos ejemplos, basados mayormente en mosquitos invasores (JULIANO y LOUNIBOS, 2005), ya que este es el más prominente grupo de insectos vectores de enfermedades.

- a. Introducción simultánea de vector y patógeno. La fiebre amarilla se originó en África y habría sido inicialmente dispersada junto con su vector el mosquito *Aedes aegypti*, con el comercio de esclavos en los siglos XVI y XVII (LOUNIBOS 2002).
- b. Vectores introducidos transmiten patógenos nativos. *Aedes aegypti* ahora es el principal vector urbano del virus del dengue en su lugar de origen en Asia tropical.

En Brasil, el mosquito invasor africano *Anopheles gambiae* es un eficiente vector de parásitos de la malaria nativos (*Plasmodium falciparum*, *P. vivax*).

- c. Introducciones independientes de vectores y patógenos. En Eurasia, los miembros del complejo de especies *Culex pipiens* son los principales vectores del virus del Nilo Occidental, y adquirieron ese papel en Norte América donde el patógeno fue introducido mucho después que el mosquito.
- d. Especies invasoras alteran exposición al vector. Las modificaciones de la composición y estructura de los ecosistemas naturales por especies invasoras pueden alterar los ciclos de transmisión de patógenos, al favorecer (o alternativamente reducir) las condiciones para el desarrollo de los vectores, y alterar el contacto de los vectores con los huéspedes reservorios y accidentales. Por ejemplo, en una región endémica de la enfermedad de Lyme (causada por una bacteria transmitida por garrapatas) en EEUU se encontró que en zonas dominadas por arbustos exóticos la cantidad de larvas y ninfas de garrapatas en búsqueda de huésped era el doble que en zonas dominadas por especies nativas. En esta región, las preferencias alimentarias de los ciervos de cola blanca (huéspedes reservorios de las garrapatas) favorecen la dominancia por arbustos invasores. Por lo tanto, la invasión por exóticas favorecida por el pastoreo por ciervos elevarían el riesgo de exposición al vector de la enfermedad de Lyme (ELIAS et al. 2006)

Las actividades prácticas propuestas a continuación se realizarán en grupos de 4 personas.

ACTIVIDAD 1

Observe detenidamente la Tabla 5 (adaptada de JULIANO y LOUNIBOS, 2005), que presenta una síntesis de la información disponible sobre las características de especies de mosquito invasoras y exóticas no-invasoras (al menos no invasoras aún).

- a. ¿Puede identificar alguna característica de preferencia y/o uso del macrohábitat común a las especies invasoras? ¿Y a las exóticas no-invasoras?
- b. ¿Identifica alguna característica de hábitat larval utilizado que se relacione con las especies invasoras?
- c. En base a los datos presentados en la tabla, ¿cuál o cuáles hipótesis de las postuladas para explicar por qué ciertas especies se pueden tornar invasoras en la región a donde arriban podrían explicar lo que ocurre con los mosquitos?

- d. En base a los datos proporcionados en la tabla, ¿puede detectar alguna otra característica biológica relevante en las especies exóticas e invasoras que pueda facilitar el éxito de las colonizaciones? Fundamente su respuesta.

Especie (origen)	Preferencia macro hábitat	Hábitat larval	Huevos resistentes sequía ¹	Autogenia ²	Diapausa ³
INVASORA					
<i>Aedes aegypti</i> (Africa)	Urbano, doméstico	Contenedor artificial	Si	Rara vez	No
<i>Ae. albopictus</i> (Asia templada y tropical)	Urbano, doméstico	Fitotelmata ⁴ , contenedor artificial	Si	Rara vez	Si, (Huevo*)
<i>Ochlerotatus atropalpus</i> (Este de Norte America)	Ripario	Charca en rocas, contenedor artificial	Si	Si	Si, (Huevo)
<i>O. japonicus</i> (Asia templada)	Rural, silvático	Charca en rocas, contenedor artificial	Si	No	Si (Huevo)
<i>O. notoscriptus</i> (Australia)	Urbano, suburbano, rural	Fitotelmata, charcas en roca	Si	No	Si, (huevo, larva)
<i>Culex pipiens</i> (Viejo Mundo)	Urbano, doméstico, suburbano	Contenedor artificial, charcas subterráneas y superficiales	No	Si	Si, (adulto)
<i>C. quinquefasciatus</i> (Africa)	Urbano, doméstico, suburbano	Contenedor artificial, charcas	No	Algunos	No
<i>Anopheles darlingi</i> (Neotropicos, Amazonas)	Rural	Márgenes de ríos lagunas	No	No	No
<i>An. gambiae</i> (África)	Doméstico	Charcas	No	No	No
EXOTICAS (no-invasoras)					
<i>Ae. neopandani</i> (Saipan y Tinian)		Fitotelmata	Si		
<i>Ae. saipanensis</i> (Saipan)		Fitotelmata	Si		
<i>Oc. australis</i> (Australia)	Costas marinas rocosas	Charca en roca	Si	Si	Si, (Larva)
<i>Oc. camptorhynchus</i> (Australia)	Suburbano, rural	Marismas y pantanos salobres	Si		
<i>Oc. vigilax</i> (Nueva Caledonia)	Costero	Marisma salobre	Si	Si	
<i>Oc. bahamensis</i> (Bahamas)	Urbano, suburbano, rural	Fitotelmata, contenedor artificial	Si	Si	No
<i>Oc. togoi</i> (Asia templada)	Costas marinas rocosas	Charca en roca	Si		Si, (Larva*)
<i>Aedeomyia catasticta</i> (Región oriental)	¿Rural?	Lagunas con macrófitas	No		No
<i>Mansonia uniformis</i> (Trópicos viejo mundo)	Pantanos	Lagunas con macrófitas	No		No
<i>C. fuscocephala</i> (Asia tropical)	Rural	Arrozales lagunas con vegetación	No		No
<i>C. tritaeniorhynchus</i> (Viejo Mundo)	Variable, a veces doméstico	Charcas, arrozales	No		Si, (Adulto*)
<i>C. sitiens</i> (Trópicos Viejo Mundo)	Costero	Charcas salobres, huecos	No		No
<i>Anopheles indefinitus</i> (Región oriental)	Costero	Marismas, charcas	No		No
<i>An. barbirostris</i> (Vietnam)	Rural	Márgenes de ríos, charcas, arrozales, pantanos	No		No
<i>An. litoralis</i> (Filipinas, Borneo)	¿Costero?	Contenedor artificial	No		No
<i>An. vagus</i> (Región oriental)		Charcas, cunetas, contenedores	No		No
<i>Armigeres subalbatus</i> (Región oriental)		Contenedor con agua estancada	No		No
<i>Wyeomyia mitchellii</i> (Caribe y Florida)		Fitotelmata	No	No	No

1. Como referencia, la ocurrencia de huevos resistentes a la sequía se presenta en unas 1012 especies, aproximadamente el 29% de las cerca de 3491 especies de mosquito.
 2. Autogenia: producción de huevos sin ingesta sanguínea previa.
 3. Diapausa: período de hibernación controlado fisiológicamente.
 4. Fitotelmata: partes de plantas terrestres (por ejemplo, huecos de árboles, bromelias, bambú) que acumulan agua, ocupada por una comunidad de fauna particular.
- *Diapausa ausente en poblaciones tropicales

Tabla 5. Principales características de especies de mosquitos invasores y exóticos no- invasores (adaptado de JULIANO y LOUNIBOS, 2005)

ACTIVIDAD 2

En esta actividad esperamos que se familiarice con algunas especies exóticas de Córdoba, Argentina, invasivas o potencialmente invasivas.

Se le proveerán fichas con información sobre la historia de vida de especies introducidas en la provincia de Córdoba. En base a los datos proporcionados:

- a. Confeccione una lista de las 5 especies introducidas que usted considere que ocasionan o podrán ocasionar los mayores daños a los ecosistemas y/o economías locales. Justifique su elección.
- b. Discuta que actividades podrían llevarse a cabo (o cuales se realizan si las conociera) para reducir el impacto de las especies exóticas. ¿Con qué tipo de información básica debería contar para la toma de decisiones?

ACTIVIDAD 3

A continuación proponemos discutir e ilustrar mecanismos que favorecen las invasiones biológicas, y evidenciar potenciales impactos negativos de las invasiones biológicas sobre los ecosistemas invadidos.

Se ha observado que la introducción de predadores y competidores en una comunidad parecería afectar marcada y negativamente a las poblaciones de anfibios. En particular, las ranas toro y sus renacuajos compiten con y predan sobre las larvas y adultos de otras especies de anuros.

En los últimos 150 años, los hábitats acuáticos del valle de San Rafael (SRV) del sur de Arizona se han transformado de bañados estacionales a estanques o represas para el ganado diseñadas para contener agua todo el año. En esta región, la salamandra tigre de Sonora (*Ambystoma tigrinum stebbinsi* Lowe), es una especie endémica amenazada. Presumiblemente esta especie se desarrollaba en los bañados, pero en la actualidad su

cría se limita a los lagunas de almacenamiento de agua para ganado. Estos cuerpos de agua con frecuencia son invadidos por especies exóticas de peces y ranas toro.

MARET y colaboradores (2006) hipotetizaron que la alteración del régimen de disturbio natural (es decir inundaciones estacionales) facilita la invasión de los hábitats por especies exóticas y excluyen a las nativas. En particular, ellos sugieren que la reducción en la frecuencia de secado natural de los hábitats lénticos debida al reemplazo de bañados por estanques condujo a la invasión por peces y rana toro -especies intolerantes a los disturbios, y que una vez que ellas se establecen, excluyen a las salamandras.

Para probar esa hipótesis, realizaron muestreos en lagunas en SRV entre 1979 y 1999. Se evaluaron las siguientes predicciones:

1. la distribución espacial de peces y ranas toro está condicionada por el secado de las lagunas (por ejemplo, no hay peces y/o ranas en los estanques que se secan periódicamente).
2. la distribución espacial de las salamandras está controlada por interacciones con peces y ranas toro (por ejemplo, no hay salamandras en lagunas con peces y/o ranas).

Los datos considerados fueron:

- a. Ausencia o presencia de salamandras. Se consideró que una salamandra estaba presente cuando se detectaron huevos, larvas o adultos en cualquier momento del año, mientras que se consideró ausente si no se detectó ningún estadio en la primavera y verano (cuando la especie está activa).
- b. Presencia de rana toro: se registró cuando se detectaron renacuajos, ya que observaciones previas indicaron que un adulto puede transitar por una laguna o estanque y no establecerse.
- c. Presencia de peces.
- d. Secado de laguna: se consideró que la laguna se había secado durante el año si en cualquier momento de ese año se la encontró sin agua.

Persistencia: presencia de un taxón luego de un año en que ya estaba presente.

Aparición de un taxón: presencia de un taxón en un estanque en que estaba ausente el año anterior.

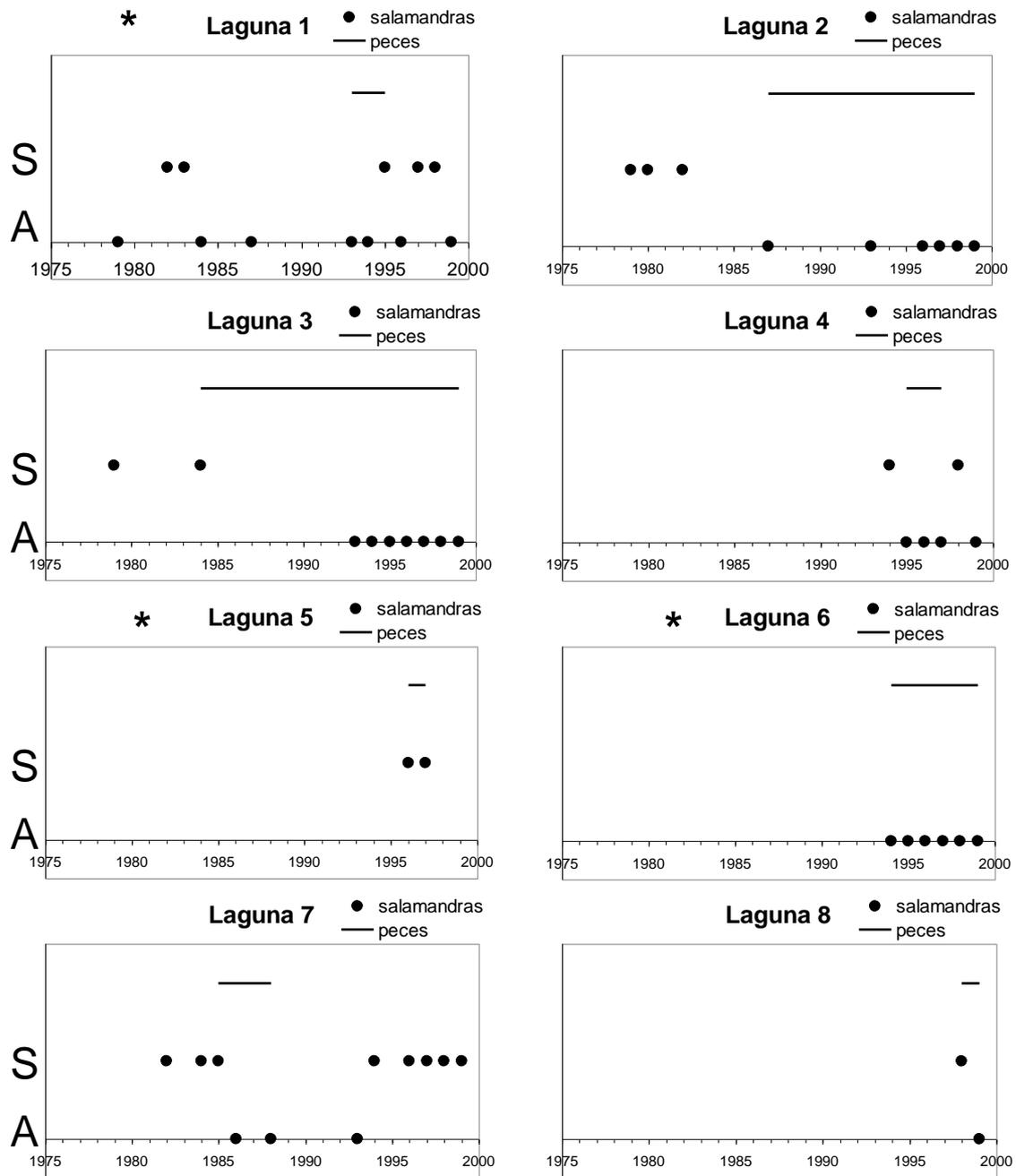
La Tabla 6 y Fig. 1 ilustran algunos de los resultados obtenidos en este estudio. Obsérvelos con atención y luego responda:

- a. ¿Afecta la presencia de peces a la presencia de salamandras?
- b. ¿Se ve afectada la presencia de salamandras por la presencia de ranas toro?
- c. ¿Cómo afecta la sequía a cada uno de los 3 taxones considerados?
- d. ¿Permiten los datos presentados validar las predicciones planteadas?
- e. En base a estos resultados, ¿qué recomendaciones propondría para favorecer a las poblaciones de la salamandra tigre?

	Peces		Renacuajos rana		Laguna seca		Salamandras	
	SI	NO	SI	NO	SI	NO	SI	NO
Persistencia salamandra	0.82 (0.06) ^a	0.30 (0.20) ^b	0.80 (0.06) ^a	0.67 (0.17) ^a	0.74 (0.09) ^a	0.40 (0.13) ^b		
Aparición salamandra	0.70 (0.15) ^a	0.10 (0.10) ^b	0.70 (0.15) ^a	0.20 (0.20) ^b	0.80 (0.14) ^a	0.39 (0.16) ^a		
Persistencia peces					1.00 (0.00) ^a	0.00 (0.00) ^b		
Persistencia rana toro	0.39 (0.20) ^a	1.00 (0.00) ^a			0.54 (0.18) ^a	0.00 (0.00) ^b	0.80 (0.20) ^a	0.50 (0.22) ^a
Aparición rana toro	0.03 (0.02) ^a	0.38 (0.24) ^b			0.16 (0.7) ^a	0.00 (0.00) ^b	0.10 (0.05) ^a	0.39 (0.20) ^a

Se indican valores medios y errores estándar (en paréntesis). Diferente superíndice indica diferencias significativas ($p < 0,05$) en comparaciones estadísticas usando el test no-paramétrico de Kruskal-Wallis. Renacuajos se refiere a rana toro.

Tabla 6. Tasas de persistencia y aparición de salamandras, peces y ranas toro en presencia y ausencia de peces, renacuajos de rana toro y secado de alguna.



El eje Y indica presencia (S) o ausencia (A) de salamandras. La línea continua horizontal señala los años en que estaban presentes peces. En las lagunas con asterisco solo se detectaron especies de peces pequeños, mientras que en las restantes también se encontraron peces mayores.

Figura 1. Relación entre presencia de peces y salamandras en ocho lagunas en que se encontraron ambos (adaptado de MARET et al. 2006).

BIBLIOGRAFÍA

- Caughley, G. y Sinclair, A.R.E. 1994. *Wildlife ecology and management*. Blackwell Science. Malden, MA. 334 pp.
- Donovan, T. M. y C. Welden. 2002. *Spreadsheet exercises in ecology and evolution*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, USA.
- Elias, S.P.; Lubelczyk, C.B.; Rand, P.W.; Lacombe, E.H.; Holman, M.S. y Smith, R.P. 2006. Deer browse resistant exotic-invasive understory: an indicator of elevated human risk of exposure to *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in southern coastal Maine woodlands. *Journal of Medical Entomology*, 43: 1142-1152.
- Gibbs, J.P.; Hunter, Jr., M.L. y Sterling, E.J. 1998. *Problem-Solving in Conservation Biology and Wildlife Management. Exercises for Class, Field, and Laboratory*. Wiley-Blackwell. Malden MA. 216 pp.
- Grenfell, B. T., y Harwood, J. 1997. (Meta)population dynamics of infectious diseases. *Trends in Ecology & Evolution*, 12:395-399.
- Hierro, J.L.; Maron, J.L. y Callaway, R.M. 2005. A biogeographic approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93: 5-15.
- Juliano, S.A. y Lounibos, L.P. 2005. Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecology Letters*, 8:558-574.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15:237-240.
- Lounibos, LP. 2002. Invasions by insect vectors of human disease. *Annual Review of Entomology*, 47: 233-266.
- Maret, T.J.; Snyder, J. D. y Collins, J. P. 2006. Altered drying regime controls distribution of endangered salamanders and introduced predators. *Biological Conservation*, 127:129-138.
- Pimentel, D.; McNair, S.; Janecka, J.; Wightman, J.; Simmonds, C.; O'Connell, C.; Wong, E.; Russel, L.; Zern, J.; Aquino, T. y Tsomondo, T. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84:1-20.
- Sala, O.E.; Chapin III, F.S.; Armesto, J.J.; Berlow, E.; Bloomfeld, J.; Dirzo, R.; Huber-Sanwald, E.; Huenneke, L.F.; Jackson, R.B.; Kinzig, A.; Leemans, R.; Lodge, D.M.;

Mooney, H.A.; Oesterheld, M.; Poff, N.; Sykes, M.T.; Walker, B.H.; Walker, M. y Wall, D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287:1770-1774.

Wiens, J.A. 1989. *Spatial scaling in ecology*. *Functional Ecology*, 3: 385-397.

BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

Bissonette, J. A. 1997. *Wildlife and Landscape Ecology. Effects of Pattern and Scale*. Springer-Verlag New York Inc. 410 pp.

Cox, B. C. y Moore, P.D. 2005. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. Wiley-Blackwell; 7° edición. 440 pp.

Gutzwiller, K. J. (Ed.) 2002. *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer Verlag New York Inc. 552 pp.

Hanski, I y Gaggiotti, O.E. 2004. *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press. 696 pp.

Johnston, C.A. 1998. *Geographic Information Systems in Ecology*. Blackwell Science. 239 pp.

Jordan III, W.R.; Gilpin, E.M. y Aber J.D. Eds. 1987. *Restoration Ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, UK. 342 pp.

Pickett, T. A.; Kolasa, J. y Jones, C.G. 1994. *Ecological understanding*. Academic Press, San Diego, California. 206 pp.

Pickett, S. T. A.; Ostfeld, R. S.; Shachak, M. y Likens, G.E. 1997. *The ecological basis of conservation*. Chapman y Hall. 466 pp.

Primack, R.B. y Ross, J. 2002. *Introducción a la biología de la conservación*. Editorial Ariel, S.A. Provenca, Barcelona, España.

Pullin, A.S. 2002. *Conservation Biology*. Cambridge University Press. 358 pp.

Simpson, R.D. y Christensen Jr., N.L. 1997. *Ecosystem Function & Human Activities. Reconciling Economics and Ecology*. Chapman and Hall, NY.

Sinclair, A.R.E.; Fryxell, J.M. y Caughley, G. 2006. *Wildlife ecology, conservation and management*. 2° Edition. Blackwell Scientific Publications. 469 pp.

Sutherland, W.J. 2000. *The Conservation Handbook. Research, Management and*

Policy. Blackwell Science. UK. 278 pp.

Sutherland, W.J.; Newton, I. y Green, R. E. 2005. *Bird Ecology and Conservation. A handbook of techniques*. Techniques in Ecology and Conservation Series. Oxford University Press. 386 pp.

Tilman, D. y Kareiva, P. 1997. *Spatial ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 416 pp.

Wiens, J.A. 1992. *The ecology of bird communities*. Vol. I y II. Cambridge University Press. UK. 557 pp.

Wiens, J.A y Moss, M. 2005. *Issues and Perspectives in Landscape Ecology*. Cambridge University Press. UK. 390 pp.

RECURSOS ELECTRÓNICOS

Asociación Argentina de Ecología
<http://www.asaeargentina.com.ar/>

PAST. PAlaeontological STatistics
<http://folk.uio.no/ohammer/past/>

Recibido: 26 agosto 2011.

Aceptado: 22 de enero 2012.