ESPÈCIES INVASORES: EL PROBLEMA DE SOBREVIURE EN NOUS AMBIENTS

Daniel Sol

Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF)

ALIEN SPECIES: THE PROBLEM TO SURVIVE IN NOVEL ENVIRONMENTS. Why can alien species, whose initial populations are generally small and genetically depleted, succeed in establishing themselves in environments in which they have had no opportunity to adapt? This paradox is usually best understood by employing a classical paradigm, that describing the pre-adaptations of non-indigenous species to novel environments. The idea is that some species are successful invaders because they have attributes that allow them to survive and reproduce in novel environments. Progress in recent decades has provided firm evidence that vertebrate species differ in their invasion potential, and that such differences are associated with certain characteristics that facilitate establishment in novel regions. Although a number of these features seem to synergistically combine to enhance the ability of some species to overcome various barriers, only two of these characteristics provide any general explanation as to why some vertebrates are such extremely successful invaders: a broad ecological niche, and a high degree of behavioral flexibility. These traits are believed to facilitate the success these vertebrates enjoy in establishing an appropriate niche in a variety of environments, even in those to which they have had no opportunity to adapt.

A la natura, els organismes ocupen nínxols ecològics diferents i això es reflecteix en els seus atributs fenotípics. En els ocells, per exemple, trobem una gran varietat de morfologies de bec, cadascuna associada als recursos que l'espècie utilitza més sovint. En el passat es creia que la relació que existeix entre el fenotip dels organismes i la seva ecologia era el resultat d'un disseny intel·ligent, la creació d'un Déu. Tot i que aquesta idea encara perdura en algunes regions dels Estats Units, avui en dia s'accepta que la relació fenotip-ecologia és el resultat d'un procés al qual Charles Darwin (1859) va anomenar selecció natural, a través del qual els individus que presenten fenotips que funcionen millor a l'hora de resoldre els problemes amb els que es troben a la natura -com ara trobar aliment o escapar de depredadors- sobreviuen i es reprodueixen millor i, per tant, augmenten en la següent generació. El resultat és que, amb el temps, les poblacions s'adapten al seu nínxol ecològic, i ocupen pics adaptatius diferenciats (Benkman, 1999; Price, 2008).

Ara bé, si les poblacions estan adaptades al seu nínxol ecològic, què passa quan els individus han d'envair un nou nínxol? La teoria ens diu que les adaptacions al nínxol ancestral limiten l'èxit en altres nínxols, ja que les adaptacions sorgeixen en un context determinat i la seva funcionalitat generalment disminueix quan aquest context canvia. Podem imaginar, per exemple, una població d'un ocell amb el bec adaptat a obrir un cert tipus de pinyes freqüents en la seva regió d'origen (fig. 1). Si aquesta població s'introdueix en un lloc on les pinyes són diferents, per exemple són més grans i dures, els individus seran menys eficients a l'hora d'extreure'n els pinyons i tindran més problemes per obtenir l'energia i matèria necessàries per sobreviure i reproduir-se (Benkman, 1999). Si en el nou lloc no hi ha pinyes, l'espècie es veurà forçada a utilitzar un nou recurs alimentari i les dificultats per sobreviure encara seran més grans, fins al punt d'ocasionar la pròpia desaparició de la població.

Utilitzant la metàfora de les superfícies adaptatives (fig. 1), una espècie que envaeix un nou nínxol ecològic es troba amb la necessitat de desplaçar-se del seu pic adaptatiu ancestral (on l'eficàcia biològica és màxima) a un pic adaptatiu nou. El problema és que per desplaçar-se entre pics adaptatius, la població ha de creuar una regió de baixa eficàcia biològica, on el risc d'extinció és molt alt. Si el nou nínxol ecològic és molt diferent a l'ancestral, i la població no té prou variació genètica, situacions habituals a la natura, la probabilitat d'extinció és encara més elevada. No sorprèn, per tant, constatar que la conservació del nínxol al llarg de la història evolutiva dels llinatges és un fenomen comú a la natura (Peterson et al., 1999).

Malgrat això, sabem que els organismes poden desplaçar-se entre pics adaptatius i una de les demostracions més clares d'això són les espècies invasores. La literatura científica és plena d'exemples d'espècies que han estat introduïdes pels humans en regions

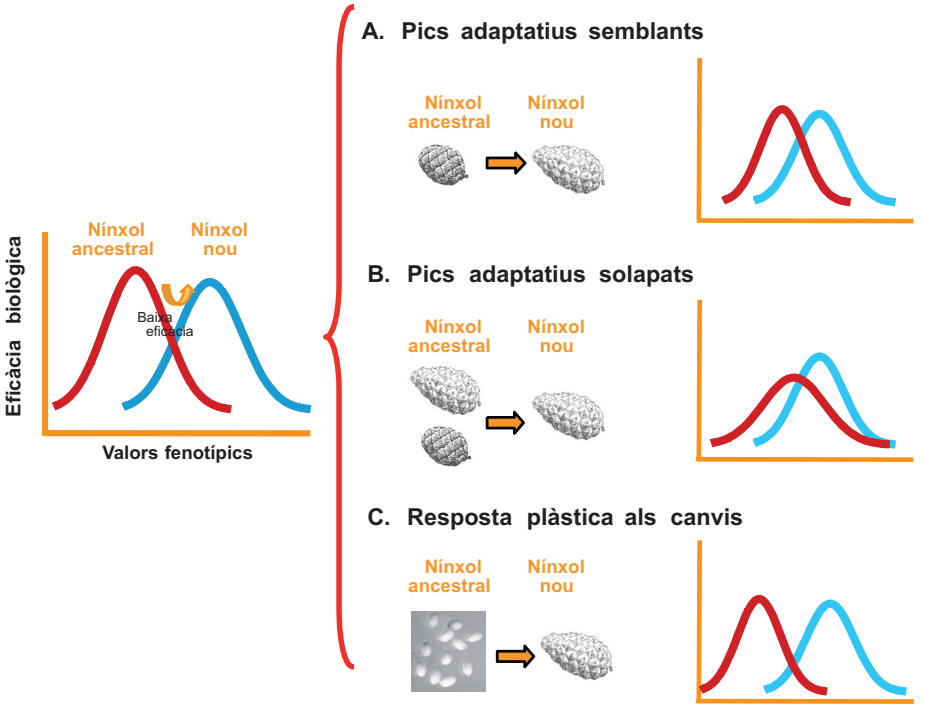


Figura 1. Model de superfícies adaptatives per il·lustrar els diferents mecanismes a través dels quals els organismes poden envair nous nínxols ecològics, en aquest cas relacionat amb l'adopció d'un nou recurs alimentari. Les línies vermelles i blaves representen, respectivament, el pic adaptatiu (regió de màxima eficàcia biològica) en el lloc d'origen i en el lloc d'introducció. Creuar entre pics adaptatius suposa una reducció en l'eficàcia biològica, però aquesta reducció es pot compensar si (A) el nou pic adaptatiu és semblant al pic adaptatiu ancestral (i.e. l'espècie està preadaptada al nou recurs alimentari), (B) els pics adaptatius se solapen (i.e. l'espècie és generalista i el nou recurs alimentari és semblant al que utilitza en la seva dieta ordinària) o (C) els individus presenten suficient plasticitat fenotípica per fer que la població es desplaci entre pics adaptatius (ex. desenvolupant una nova tècnica alimentària per explotar el nou recurs). A llarg termini, la resposta evolutiva acabarà determinant l'ajust de la població al nou nínxol ecològic.

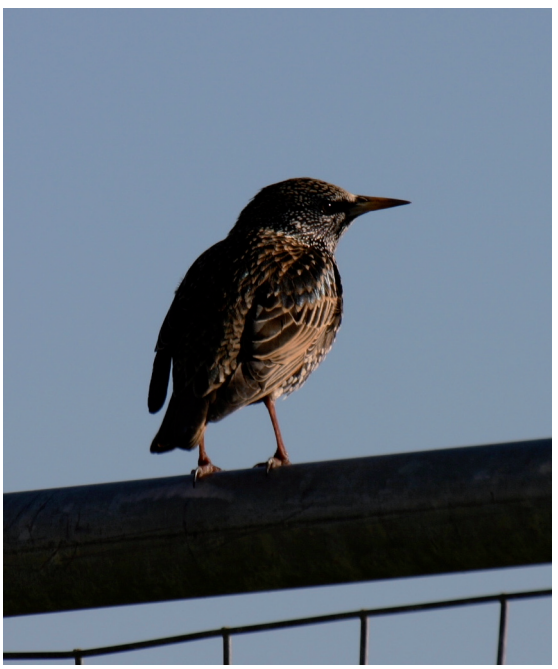


Figura 2. Estornell vulgar (*Sturnus vulgaris*), una espècie que s'ha introduït amb èxit a Amèrica del Nord, Austràlia i Nova Zelanda. L'individu de la foto forma part de la població establerta a Sydney (Foto: Daniel Sol).

molt allunyades de la seva àrea natural i que aparentment funcionen bé en els nous ambients (Williamson, 1996; Duncan et al., 2003). Un exemple clàssic és el de l'estornell vulgar a Amèrica del Nord (Lever, 1987; fig. 2). L'estornell va ser introduït a Amèrica del Nord l'any 1890, quan es van alliberar al voltant de 70 individus al Central Park de Nova York. La introducció formava part d'un programa "ambiciós" elaborat per immigrants anglesos enyorats del seu país, el qual pretenia introduir totes les espècies d'ocells citades en els llibres de l'escriptor William Shakespeare. L'estornell apareix fugaçment en un petit fragment del llibre Enric IV, però aquesta breu menció va ser raó suficient per introduir l'espècie a Amèrica del Nord. Des de Nova York, l'estornell es va començar a expandir, primer de forma lenta i més tard de forma ràpida, i a finals dels anys 1970 ja havia colonitzat la major part del continent americà. Avui en dia l'estornell vulgar és una de les espècies més comunes i àmpliament distribuïdes d'Amèrica del Nord.

Casos com els de l'estornell han intrigat des de fa temps els científics (Sax i Brown, 2000). Com és possible que una espècie exòtica, que ve d'un lloc llunyà i que no ha tingut oportunitat d'adaptar-se a la regió d'introduc-

ció, pugui establir-s'hi i fins i tot arribar a ser més abundant que espècies nadiues que han tingut molt més temps per adaptar-s'hi? Solucionar aquesta paradoxa és essencial perquè el procés d'invasió és un dels fenòmens més importants i, al mateix temps, menys compresos en ecologia. Entendre com s'ho fan les espècies a l'hora d'establir-se en noves regions també és important des del punt de vista de la conservació, ja que ens pot permetre prevenir situacions en què existeix risc que una espècie exòtica s'estableixi en una nova regió i hi pugui generar impactes ecològics, econòmics i/o sanitaris (Kolar i Lodge, 2002). Per entendre com s'ho fan els organismes per d'establir-se en noves regions, la teoria ecològica ofereix dues possibilitats: preadaptacions específiques al nou ambient o adaptacions generals per sobreviure i reproduir-se en una gran varietat d'ambients.

La hipòtesi de la "correspondència climàtica"

A priori, una espècie no hauria de trobar excessives dificultats per escalar un nou pic adaptatiu si aquest és molt semblant al que ocupava en la regió d'origen. La idea, a la que Mark Williamson (1996) anomena la hipòtesi de la "correspondència climàtica" ("climate matching" en anglès), és simple: si una espècie s'introdueix en un lloc amb característiques semblants a la de la seva regió d'origen, l'espècie estarà "preadaptada" al nou nínxol i per tant la probabilitat d'èxit serà més gran. La hipòtesi de la "correspondència climàtica" podria explicar l'èxit d'algunes espècies animals. Entre els animals introduïts a Austràlia, per exemple, les espècies que provenen de regions climàtiques semblants a les del lloc d'introducció han tingut més èxit que les procedents de climes diferents (Duncan et al., 2001). En formigues, les espècies amb més èxit invasor també ocupen regions amb climes molt semblants als dels seus llocs d'origen (Holway et al., 2002).

Tot i que la hipòtesi de la "correspondència climàtica" se centra explícitament en el clima, la coincidència amb altres factors ambientals sembla tenir també importància per entendre l'èxit d'algunes espècies invasores. En ocells, les espècies que en la seva regió d'origen ocupen els ambients més pertorbats (hàbitats urbans) presenten més èxit d'invasions quan s'introdueixen en regions fora de la seva distribució natural (Sol et al., 2002). Atès que la major part d'introduccions d'ocells han estat en hàbitats pertorbats (Case, 1996), la conclusió és que aquestes espècies estarien preadaptades a sobreviure i reproduir-se en aquests tipus d'hàbitats. No està molt clar quines serien aquestes preadaptacions, però és probable que tinguin a veure amb la capacitat de trobar recursos apropiats en hàbitats pertorbats i evitar les pertorbacions associades a activitats humanes.

La hipòtesi de la "correspondència climàtica", en la seva versió més general, que també inclou altres components ambientals a més del clima, ens ajuda a entendre l'èxit d'algunes espècies que han estat introduïdes en llocs nous. Malgrat això, aquesta hipòtesi no explica casos on el nínxol original i el nou difereixen en gran mesura. Per entendre aquests casos, primer cal preguntar-se si els bons invasors realment existeixen.

Realment existeixen els bons invasors?

Fins ara hem assumit que existien espècies que podríem anomenar "bones invasores", és a dir, espècies amb una gran capacitat per sobreviure i reproduir-se sota condicions ambientals diverses. Però, existeixen realment les "bones invasores"? Aquesta pregunta pot semblar trivial, però en realitat no ho és. El fet que algunes espècies hagin tingut èxit en la major part de les introduccions que han protagonitzat no indica necessàriament que siguin bones invasores. Simplement pot reflectir que aquestes espècies s'han introduït en hàbitats particularment favorables, com suggereix la hipòtesi de la "correspondència climàtica". El colom urbà (*Columba livia*), per exemple, ha estat introduït amb èxit en moltes regions del planeta (Long, 1981), però es concentra exclusivament en hàbitats humanitzats i ha estat incapaç d'expandir-se a hàbitats més naturals. Per tant, el seu èxit s'explica per la seva adaptació a hàbitats urbans, i no per una habilitat general de l'espècie a l'hora d'envair nous ambients.

Existeixen altres casos, malgrat això, on l'èxit de les espècies no es pot atribuir simplement al fet que hagi estat introduïda en hàbitats particularment favorables. A Nova Zelanda, per exemple, la merla (*Turdus merula*) s'ha establert amb èxit en una gran varietat d'hàbitats agrícoles, però també en boscos nadius (Diamond i Veitch, 1981). Si realment existeixen diferències en la capacitat "general" dels animals a l'hora d'envair nous ambients, ens podem preguntar quins atributs determinen que algunes espècies siguin bones invasores.

Buscant les característiques dels bons invasors

A la literatura sobre invasions apareix multitud de característiques que s'han proposat per explicar les diferències que existeixen entre "bons" i "mals" invasors (Duncan et al., 2003; Sol, 2007) (taula 1). No obstant això, moltes d'aquestes característiques no expliquen el perquè algunes espècies són "bones" invasores, sinó el perquè altres espècies són "males"

Taula 1. Característiques que s'han suggerit que podrien estar associades a l'èxit d'invasió en vertebrats (Sol, 2007).

Amplitud de nínxol	Agressivitat
Flexibilitat de comportament	Selecció sexual
Comportament migratori	Longevitat
Comportament social	Mida
Associació amb humans	Nivell tròfic
Taxa de reproducció	Tipus de niu

invasores. Un exemple d'això és la hipòtesi de la selecció sexual (Mclain et al., 1995). Segons aquesta hipòtesi, les espècies que han estat seleccionades sexualment durant la seva història evolutiva serien males invasores, entre altres raons pels costos de produir i mantenir caràcters sexuals secundaris (com la cua llarga del paó reial) que són útils per trobar parella, però que suposen un "handicap" per sobreviure en un nou ambient. Malgrat que la hipòtesi de la selecció sexual ens informa de les causes del poc èxit d'invasió d'algunes espècies, no ens diu res del perquè altres espècies són bones invasores.

Altres característiques que típicament s'associen amb una alta capacitat invasora són els trets de vida, que determinen la forma com creix la població a través de les decisions dels individus en invertir principalment en reproducció o en supervivència (Sol, 2007). Per a alguns autors, els bons invasors es caracteritzarien per tenir un gran potencial reproductor que afavoriria un creixement ràpid de la població, la qual cosa reduiria el temps en què la població és més vulnerable a l'extinció per factors estocàstics. Els factors estocàstics, particularment els demogràfics com ara la variació a l'atzar en la proporció de sexes, són una causa important d'extinció en poblacions petites. Imaginem, per exemple, una població fundadora formada per set femelles i tres mascles. Si per atzar moren els tres mascles, la població estarà condemnada a l'extinció. El fet que el número d'individus introduïts sigui el principal determinant de l'èxit en introduccions d'animals (Cassey et al., 2004) demostra la importància dels factors estocàstics en el procés d'invasió.

Però no tots els autors estan d'acord amb el fet que el potencial reproductor afavoreixi l'èxit d'invasió. Alguns consideren que les espècies que són bones invasores no serien aquelles que inverteixen en reproducció sinó les que ho fan en supervivència ja que, com veurem més endavant, aquestes espècies tenen mecanismes que els protegeixen dels factors ambientals (Sol, 2007). Amb models demogràfics simples es pot demostrar que, sota les mateixes condicions, una espècie de vida més llarga és menys vulnerable a l'extinció per factors estocàstics que una espècie de vida curta.

Amb independència del mecanisme, sembla raonable pensar que els trets de vida poden afectar el potencial invasor de les espècies. Malgrat això, aquests atributs tampoc ens expliquen com els organismes són capaços de sobreviure en nous nínxols ecològics, que és el que en primera instància determina l'èxit o fracàs de les introduccions. En aquest punt, ens podem preguntar si realment existeixen propietats de les espècies que faciliten la invasió de nous nínxols ecològics. Si realment existeixen aquestes adaptacions, és probable que no siguin moltes, ja que, com s'ha comentat anteriorment, és improbable que les adaptacions dels organismes funcionin bé en tots els contexts. No obstant això, la teoria ecològica suggereix dos tipus d'adaptacions que facilitarien la persistència dels animals en una gran diversitat d'ambients: el generalisme ecològic i la plasticitat fenotípica.

Generalisme ecològic i èxit d'invasions

Una espècie pot creuar més fàcilment entre dos pics adaptatius si aquests se solapen en gran mesura. Això pot succeir quan l'espècie presenta un nínxol ecològic ampli en la seva regió d'origen, una idea que es coneix com la hipòtesi de l'amplitud de nínxol. La lògica de la hipòtesi és que si una espècie posseeix un nínxol ecològic ampli (per exemple, utilitza una gran varietat de recursos alimentaris), llavors és més probable que trobi recursos apropiats en el lloc d'introducció i, per tant, que s'hi pugui establir amb èxit. La hipòtesi de l'amplitud de nínxol sembla explicar l'èxit d'alguns invasors. En ocells i mamífers, les espècies que en la seva regió d'origen ocupen una varietat major d'hàbitats tendeixen a tenir més èxit quan són introduïdes en noves regions que aquelles amb requeriments més especialitzats (Sol et al., 2005a; Sol et al., 2008; fig. 3). En formigues, d'altra banda, les espècies amb més èxit d'invasió es caracteritzen per tenir dietes omnívores (Holway et al., 2002).

L'amplitud del nínxol ecològic no només depèn dels recursos que una espècie es capaç d'utilitzar, sinó també de les condicions ambientals que aquesta pot tolerar. En peixos d'aigua dolça, la tolerància a una gran varietat de condicions ambientals pot ser un aspecte fonamental de l'èxit invasor d'algunes espècies (Moyle i Marchetti, 2006). En particular, les espècies que toleren un rang ampli de temperatures i salinitat tenen més èxit, quan s'introdueixen en noves regions, que les espècies amb rangs estrets de tolerància a aquests dos factors.

Plasticitat fenotípica i resposta a nous reptes ecològics

Però, què passa en casos on el nou pic adaptatiu ni és semblant al pic original de l'espècie ni se solapa amb aquest? És pos-

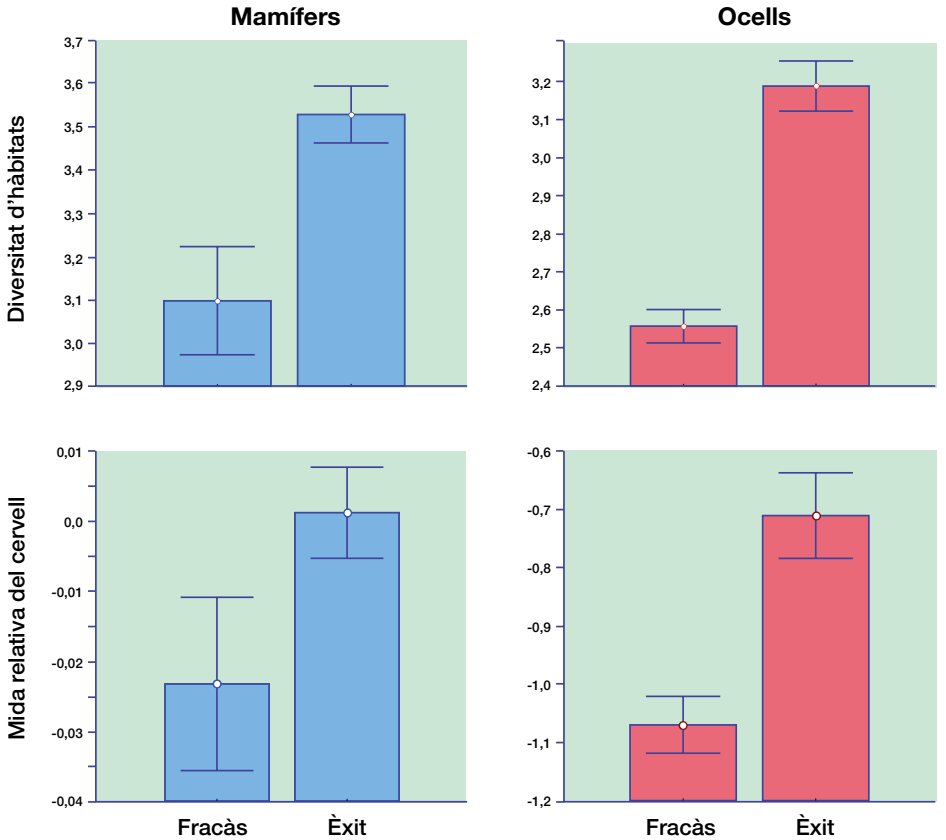


Figura 3. En introduccions d'ocells i mamífers fetes pels humans, la probabilitat d'èxit és més gran si l'espècie és generalista en l'ús dels hàbitats i presenta un cervell gran en relació a la mida del cos

sible que existeixi alguna adaptació dels animals que faciliti les invasions de nínxols molt diferents al nínxol ancestral de l'espècie? Pot evolucionar algun atribut que adapti els organismes a condicions que no han experimentat prèviament? Aquesta adaptació existeix i rep el nom de plasticitat fenotípica.

La plasticitat fenotípica és la capacitat que tenen alguns organismes d'expressar diferents fenotips en diferents contexts ecològics i, per tant, es considera una de les principals adaptacions dels organismes als canvis. En animals, la flexibilitat de comportament, que es relaciona amb la mida del cervell, sembla particularment important en el context de les invasions (Sol, 2003). Mitjançant l'aprenentatge, els animals poden modificar el seu comportament i construir respostes adaptatives a molts dels problemes que una espècie troba en una nova regió, com trobar fonts alternatives d'aliment, acomodar la reproducció a les noves condicions ambientals o desenvolupar respostes a nous depredadors (Sol, 2003). El paper central de la flexibilitat de comportament ha estat confirmat empíricament, mitjançant estudis comparatius en ocells i mamífers. Aquests estudis indiquen que les espècies amb cervells més grans i més plasticitat en estratègies d'alimentació sobreviuen millor, quan són introduïdes fora de la seva regió d'origen, que les espècies amb cervells més petits i comportaments menys flexibles (Sol et al., 2005a; Sol et al., 2008; fig. 3).

Un nombre creixent d'evidències suggereixen que, en general, explorar noves oportunitats ecològiques i aprendre nous comportaments és particularment avantatjós per envair hàbitats pertorbats, on l'èxit depèn en bona mesura del caràcter oportunista de l'espècie. La flexibilitat de comportament explica, per exemple, la superioritat de les rates negres a l'hora d'envair regions repoblades amb pins (Terkel, 1996). A Israel, la major part dels boscos nadius van ser tallats a finals del s. XIX i principis del s. XX, i substituïts per pins de Jerusalem. Aquests boscos ofereixen una bona oportunitat ecològica per als animals de la regió, les llavors que contenen les pinyes, però la rata és l'única espècie de la regió que ha desenvolupat la tècnica necessària per obrir les pinyes i explotar aquest recurs. Experiments de laboratori han demostrat que aquesta tècnica ha estat desenvolupada per alguns individus mitjançant aprenentatge i adoptada pels altres individus mitjançant transmissió cultural. L'ús de pinyes per part de rates negres també s'ha observat recentment a Collserola, la qual cosa suggereix que l'espècie té capacitats cognitives innates per explotar nous recursos alimentaris.

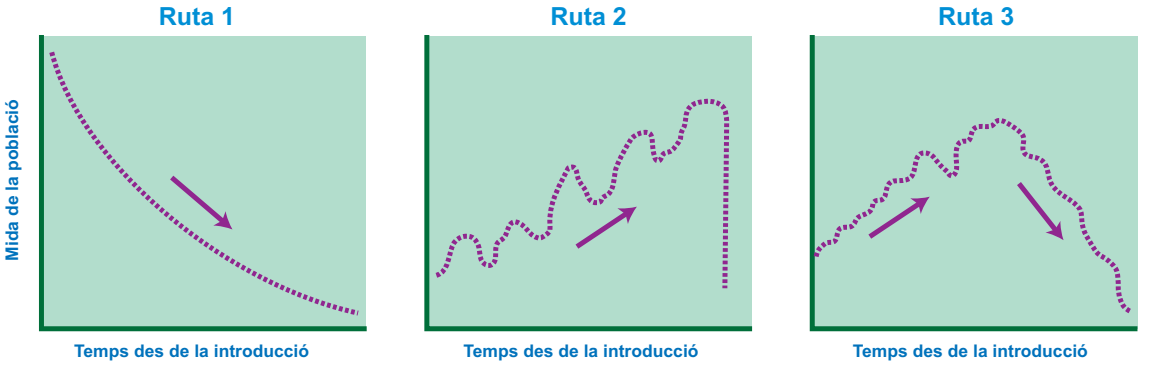


Figura 4. Rutes cap a l'extinció en una població introduïda: (1) incapacitat de trobar un nínxol ecològic apropiat, (2) davallada en poblacions petites en creixement associada als efectes de l'estocasticitat demogràfica, i (3) incapacitat d'adaptar-se a llarg termini al nou ambient.

Rutes cap a l'extinció en poblacions introduïdes

Com ja s'ha comentat, el principal mecanisme a través del qual el generalisme ecològic i la mida del cervell poden afavorir l'èxit d'invasió és facilitant que els individus trobin un nínxol ecològic apropiat (fig. 4). Una població que no trobi un nínxol adequat no es reproduirà suficientment per compensar la mortalitat, experimentarà un creixement negatiu de la població i s'acabarà extingint. Tot i això, l'èxit d'invasió no només depèn de la possibilitat de trobar un nínxol. Fins i tot una població que es troba en fase de creixement pot extingir-se per atzar si la població és reduïda, ja que les poblacions petites són molt vulnerables a l'extinció per factors estocàstics (fig. 4). Però si el cervell protegeix els individus de les dificultats que els presenta l'entorn, llavors és possible que tenir un cervell gran redueixi la mortalitat extrínseca (Sol et al., 2007) i faci que la població sigui més resistent als efectes estocàstics. Aquesta possibilitat encara no ha estat avaluada empíricament.

A llarg termini, l'èxit d'invasió dependrà de la capacitat de la població a adaptar-se localment a la regió d'introducció (fig. 3). El generalisme ecològic pot afavorir l'adaptació a l'entorn, ja un fenotip generalista és més fàcil de modelar per la selecció que un de més especialista (Schluter, 2000). Però la possibilitat més intrigant és que el fet de tenir un cervell gran faciliti l'èxit d'invasió i afavoreixi una adaptació més ràpida a l'entorn. Si tenir un cervell gran facilita la resposta adaptativa a nous problemes ecològics, això pot permetre que la població sobrevisqui a pressions moderades de selecció i, al mateix temps, que se seleccionin altres característiques dels individus que apropin encara més la població al nou pic adaptatiu (Sol et al., 2005b; Price, 2008; Sol i Price, 2008). Pensem per exemple en el comportament de les mallerengues d'obrir ampolles de llet que es va començar a observar a Anglaterra fa uns 70 anys. Si aquest comportament augmenta l'eficàcia biològica dels individus que l'adopten, per exemple facilitant que sobrevisquin els hiverns més freds, els individus que hagin estat suficientment flexibles per adoptar l'estratègia sobreviuran millor i amb ells se seleccionaran tots aquells gens que facilitin l'ús del nou recurs, com ara una forma apropiada del bec o els enzims necessaris per digerir la llet. Així, doncs, el nou comportament portarà associat canvis en altres components del fenotip, i portarà la població més a prop del nou pic adaptatiu. És cert que si el canvi de comportament ja porta la població a prop del pic adaptatiu, això inhibirà l'efecte de la selecció natural. Però els canvis de comportament sovint no són tan importants i, a més, generalment comporten costos (Price et al., 2003).

Resolent la paradoxa de les invasions

En aquest article ens hem preguntat com és possible que espècies que no han tingut oportunitat d'adaptar-se a un lloc pugin establir-s'hi i fins i tot arribar a ser més abundants que espècies que porten molt més temps vivint en la regió. Tot i que encara hi ha aspectes importants que no són ben compresos, en els animals l'èxit de les espècies invasores sembla relacionar-se principalment amb una gran capacitat d'adaptació a hàbitats pertorbats, on les espècies nadiues són escasses. Aquesta capacitat d'adaptació vindria definida per preadaptacions específiques a aquests hàbitats i/o per adaptacions a noves condicions en general, com la plasticitat ecològica i fenotípica, que facilitarien la supervivència dels individus en nous nínxols ecològics (fig. 5).

Establir una població autosuficient en una nova regió és el primer pas en el procés d'invasió, però és només la meitat de la història. Una vegada establerta, l'èxit de la invasió dependrà del fet que la població augmenti en nombre i expandeixi la seva àrea de distribució. Sabem que algunes espècies, com l'estornell o la rata negra, presenten una capacitat d'expansió superior al d'altres espècies, però



Figura 5. El visó americà (*Mustela vison*) i la cotorreta de pit gris (*Myiopsitta monachus*) són generalistes ecològics i presenten cervells grans en relació a la seva mida, característiques que es consideren importants en l'èxit d'invasió. Ambdues espècies han tingut èxit en moltes de les regions on han estat introduïdes (Fotos: Daniel Sol).

encara no entenem molt bé les causes. Existeixen característiques de les espècies que afavoreixin l'expansió? Si aquestes característiques existeixen, són les mateixes que afavoreixen l'establiment? Quin paper juguen els canvis evolutius en l'expansió de la població? Per què moltes espècies invasores no penetren en hàbitats naturals? Respondre a aquestes i a altres preguntes no és una tasca fàcil, però resulta imprescindible si volem algun dia arribar a entendre què és el que converteix algunes espècies en bones invasores.

Agraïments

A Louis Lefebvre, Gray Stirling, Simon M. Reader, Richard Duncan, Tim Blackburn, Phill Cassey, Miquel Vall-Llosera, Sven Bacher, Nacho Bartomeus, Anna Navarrete, Salit Kark i Montse Vilà per ajudar-me a desenvolupar algunes d'aquestes idees. Aquest article forma part dels projectes CGL2007-66257 (Ministerio de Educación y Ciencia) i ALARM (Assessing Large-Scale Environmental Risks for Biodiversity with Tested Methods; GOCE-CT-2003-506675).

Bibliografia

Benkman, C.W. (1999). The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *American Naturalist,* 153: S75-S91.

Case, T.J. (1996). Global patterns in the establishment and distribution of exotic birds. *Biological Conservation,* 78: 69-96.

Cassey, P., Blackburn, T.M., Sol, D., Duncan, R.P. i Lockwood, J.L. (2004). Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B,* 271: S405-S408.

DARWIN, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.

DIAMOND, J.M. i VEITCH, C. R. (1981). Extinctions and introductions in the New Zealand avifauna: cause and effect? *Science,* 211: 499-501.

DUNCAN, R.P., BLACKBURN, T.M. i SOL, D. (2003). The ecology of avian introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics,* 34: 71-98.

DUNCAN, R.P., BOMFORD, M., FORSYTH, D.M. i CONIBEAR, L. (2001). High predictability in introduction outcomes and the geograpical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *Journal of Animal Ecology,* 70: 621-632.

HOLWAY, D.A., LACH, L., SUAREZ, A.V., TSUTSUI, N. D. i CASE, T.J. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 33: 181-233.

KOLAR, C.K. i LODGE, D.J. (2002). Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science,* 298: 1233-1236.

LEVER, C. (1987). *Naturalized birds of the world*. Longman Scientific and Technical, New York.

LONG, J.L. (1981). *Introduced birds of the world.* David i Charles, London.

MCLAIN, D.K., MOULTON, M.P. i REDFEARN, T.P. (1995). Sexual selection and the risk of extinction of introduced birds on oceanic islands. *Oikos,* 90: 599-605.

MOYLE, P.B. i MARCHETTI, M.P. (2006). Predicting invasion success: Freshwater fishes in California as a model. *BioScience,* 56: 515-524.

PETERSON, A.T., SOBERÓN, J. i SÁNCHEZ-CORDERO, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science,* 285: 1265-1267.

PRICE, T.D. (2008). *Speciation in birds*. Roberts and Company Publishers.

PRICE, T.D., QVARNSTRÖM, A. i IRWIN, D.E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B,* 270: 1433-1440.

SAX, D.F. i BROWN, J.H. (2000). The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography,* 9: 363-371.

SCHLUTER, D. (2000). *The ecology of adaptive radiations*. Oxford University Press, Oxford.

SOL, D. (2003). Behavioural flexibility: a neglected issue in the ecological and evolutionary literature? *In*: READER, S.M. i LALAND, K.N. (eds.), *Animal innovation*, pp. 63-82. Oxford University Press, Oxford.

SOL, D. (2007). Do successful invaders exist? Pre-adaptations to novel environments in terrestrial vertebrates. *In*: NENTWIG, W. (ed.), *Biological Invasions*, pp. 127-141. Springer, Heidelberg.

SOL, D., BACHER, S., READER, S.M. i LEFEBVRE, L. (2008). Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *American Naturalist,* 172: S63-S71.

SOL, D., DUNCAN, R.P., BLACKBURN, T.M., CASSEY, P. i LEFEBVRE, L. (2005a). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Science, USA,* 102: 5460-5465.

SOL, D. i PRICE, T.D. (2008). Brain size and body size diversification in birds. *American Naturalist,* 172: 170-177.

SOL, D., STIRLING, D.G. i LEFEBVRE, L. (2005b). Behavioral drive or behavioral inhibition in evolution: Subspecific diversification in holarctic passerines. *Evolution,* 59: 2669-2677.

SOL, D., SZEKELY, T., LIKER, A. i LEFEBVRE, L. (2007). Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B,* 274: 763-769.

SOL, D., TIMMERMANS, S. i LEFEBVRE, L. (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour,* 63: 495-502.

TERKEL, J. (1996). Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*). *In*: HEYES, C.M. i GALEF, B.G. (eds.), *Social learning in animals: the roots of culture*, pp. 17-47. Academic Press, San Diego.

WILLIAMSON, M.H. (1996). *Biological invasions*. Chapman and Hall, London.