

**Estudio de la invasión de dos especies exóticas del  
género *Senecio* en comunidades vegetales  
mediterráneas a lo largo de un gradiente sucesional en  
dos parques naturales de Cataluña**

Trabajo realizado para optar a la obtención del  
Diploma de Estudios Avanzados (DEA)

Programa de doctorado  
Biología Vegetal

Autora: Lidia Caño  
Tutor: F. Xavier Sans i Serra



# Índice

<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODOS .....</b>	<b>4</b>
ESPECIES ESTUDIADAS.....	4
ÁREAS DE ESTUDIO.....	5
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	6
TRANSPLANTE DE PLÁNTULAS.....	6
SUPERVIVENCIA, FLORACIÓN Y CRECIMIENTO.....	7
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	7
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>8</b>
SUPERVIVENCIA.....	8
CRECIMIENTO.....	11
FLORACIÓN.....	12
BIOMASA DE INDIVIDUOS REPRODUCTIVOS Y PRODUCCIÓN DE CAPÍTULOS .....	14
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>15</b>
¿LA CAPACIDAD INVASORA DE <i>S. INAEQUIDENS</i> Y <i>S. PTEROPHORUS</i> DIFIERE EN FUNCIÓN DEL TIPO DE HÁBITAT?.....	15
¿LA PERTURBACIÓN Y LA DISPONIBILIDAD HÍDRICA MODIFICAN LA RESPUESTA DE CADA ESPECIE EN LOS DISTINTOS TIPOS DE HÁBITATS? .....	17
IMPLICACIONES PARA LA GESTIÓN DE LOS ESPACIOS NATURALES.....	18
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>19</b>



## **Introducción**

La introducción de plantas en regiones biográficamente alejadas, a través principalmente de la actividad humana, puede modificar la composición florística y la estructura de las comunidades naturales (Di Castri, 1989; Fox, 1990). Cuando la diseminación de una especie a largas distancias va asociada a la expansión de sus poblaciones, se pueden desencadenar verdaderos procesos de invasión. La invasión se define como la introducción, el establecimiento y la expansión de una especie en una comunidad en la que no estaba presente (Richardson *et al.*, 2000). Se diferencia de la colonización por el origen biogeográfico de la especie. Para diversos autores el concepto de invasión se puede aplicar a la expansión de cualquier especie naturalizada (Richardson *et al.*, 2000), mientras que para otros el término invasión implica además un impacto negativo sobre la comunidad invadida (Mack, 1996; Alpert *et al.*, 2000; Davis and Thompson, 2000) En cualquier caso, mientras que algunas especies exóticas se establecen con éxito pero sin causar ningún impacto ecológico o económico aparente, una parte de las invasiones por especies exóticas producen efectos perjudiciales en los ecosistemas (Williamson and Fitter, 1996). Las especies invasoras pueden alterar las comunidades naturales al modificar su estructura o funcionamiento (Vitousek, 1987; Macdonald *et al.*, 1989), al competir con las especies nativas y desplazarlas (Bais *et al.*, 2003; Hager, 2004; Miller and Gorchov, 2004), e incluso pueden causar pérdidas económicas (Pimentel *et al.*, 2000).

El estudio de los procesos de invasión no sólo permite profundizar en la ecología de las comunidades (Vitousek, 1990; Davis and Pelsor, 2001; Shea and Chesson, 2002), y en la ecología evolutiva, al proporcionar ejemplos de procesos evolutivos rápidos (Reznick and Ghalambor, 2001), sino que también facilitan la predicción de las invasiones y la toma de decisiones para su control cuando suponen una amenaza para la biodiversidad de las comunidades naturales (Higgins *et al.*, 1999).

Diversos estudios sobre las invasiones tratan de determinar los atributos biológicos que confieren el carácter invasor a las especies (Noble, 1989; Roy, 1990; Rejmánek and Richardson, 1996; Kolar and Lodge, 2001), mientras que otros se centran en la susceptibilidad de las comunidades frente a la invasión (Crawley, 1987; Kennedy *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2004; Von Holle and Simberloff, 2004). Sin embargo, diversos autores señalan que el éxito en el establecimiento de las especies invasoras es el resultado de complejas interacciones entre éstas y la nueva comunidad (Burke and Grime, 1996; Higgins *et al.*, 1999; Lonsdale, 1999; Lambrinos, 2002; Troumbis *et al.*, 2002; Callaway *et al.*, 2004). Pequeñas diferencias en los atributos biológicos de las especies, tales como la tasa de germinación y de establecimiento, la duración del período pre-reproductivo y la capacidad competitiva, pueden interactuar con las características

del hábitat produciendo diferentes respuestas en el área de introducción (D'Antonio, 1993; Thébaud *et al.*, 1996).

El tipo y la intensidad de la perturbación del hábitat pueden determinar el éxito de invasión (Hobbs and Huenneke, 1992; Burke and Grime, 1996). La perturbación permite la creación de sitios favorables para la germinación y el establecimiento (Eriksson and Ehrlén, 1992) en la medida en que se reduce la competencia por el espacio (McConnaughay and Bazzaz, 1991) y aumenta la disponibilidad de recursos (Davis *et al.*, 2000). La intensidad de la perturbación y los componentes del ecosistema afectados condicionan el tipo de recursos disponibles para las especies invasoras. Además, la cantidad de recursos, principalmente el agua, y la fluctuación en su disponibilidad, que a menudo va asociada a la perturbación, son dos importantes factores que inciden sobre la susceptibilidad de los hábitats a ser invadidos (Davis and Pelsor, 2001). En este sentido, en las regiones de clima mediterráneo la perturbación no siempre implica un aumento en la disponibilidad de recursos debido a las periódicas restricciones hídricas.

Aunque la complejidad del proceso de invasión no permite generar teorías globales que permitan predecirlo (Crawley, 1987; Williamson, 1999; Radford and Cousens, 2000), el análisis de las interacciones entre un conjunto particular de comunidades y un grupo reducido de especies exóticas así como la comprensión de los mecanismos que regulan la invasión en dichos casos, puede facilitar la predicción de las invasiones. Con este fin, diversos estudios han analizado la variación de las respuestas de especies próximas filogenéticamente que poseen el mismo tipo biológico y que viven en hábitats similares, al interactuar con un gradiente simple de hábitats (Perrins *et al.*, 1993; Radford and Cousens, 2000). Sin embargo, son pocos los autores que han incorporado la manipulación del hábitat con objeto de examinar el efecto de cambios ambientales, tales como perturbaciones o variación de la disponibilidad de recursos, sobre la respuesta de las especies (Thébaud *et al.*, 1996; Lambrinos, 2002; García-Serrano *et al.*, 2004; Sans *et al.*, 2004).

En este estudio se analiza la capacidad de invasión, evaluada a partir de la supervivencia, el crecimiento y la capacidad reproductora *in situ*, de dos especies de *Senecio* originarias de Sudáfrica que han sido introducidas accidentalmente en Europa: *Senecio inaequidens* D.C. y *Senecio pterophorus* D.C. Ambas especies son colonizadoras invasoras exóticas (*sensu* Davis and Thompson, 2000) y aunque colonizan principalmente hábitats abiertos y ruderales, también habitan, e incluso coexisten, en comunidades más estructuradas como son los matorrales y los encinares de Cataluña.

*S. inaequidens* fue introducida en Europa a principios del siglo XIX (Ernst, 1998) y actualmente se encuentra establecida en diversos países de la Europa occidental. La amplia distribución de esta especie y la antigüedad de sus poblaciones implica un mayor conocimiento de su capacidad de invasión y de sus efectos sobre los hábitats invadidos. *S. inaequidens* presenta un alto contenido en alcaloides tóxicos para el ganado (Röder *et al.*, 1981). Además, el sobrepastoreo favorece la invasión de pastizales donde *S. inaequidens* puede suponer un riesgo para la biodiversidad además de generar pérdidas económicas (López and Maillet, 1998). Diversos estudios han tratado de evaluar los mecanismos y las implicaciones de la invasión por *S. inaequidens* (Cotrell *et al.*, 1998; Schmitz and Werner, 2001; Lafuma, 2003; García-Serrano *et al.*, 2004; Sans *et al.*, 2004). La introducción de *S. pterophorus* en Europa es más reciente y en Cataluña se ha establecido en los últimos años formando densas poblaciones en el lecho de los ríos (Pino *et al.*, 2000). Actualmente todavía se dispone de escasa información acerca de la biología y la ecología de esta especie (García-Serrano *et al.*, 2004; Sans *et al.*, 2004) por lo que su estudio plantea el reto de la evaluación precoz de las consecuencias de su introducción.

Estudios recientes han comparado los atributos biológicos de las dos especies de *Senecio* en condiciones controladas y han señalado que la elevada capacidad de establecimiento de *S. inaequidens* y su plasticidad ante los cambios ambientales pueden explicar su capacidad invasora mientras que en el caso de *S. pterophorus*, el factor determinante es la capacidad de aprovechamiento de la disponibilidad de recursos durante las fases iniciales del crecimiento (Sans *et al.*, 2004). García-Serrano *et al.* (2004) ha evaluado la germinación y el establecimiento de ambas especies mediante un experimento de siembra en comunidades naturales. Este estudio revela que tanto *S. inaequidens* como *S. pterophorus* son capaces de germinar en hábitats dominados por herbáceas anuales, perennes y arbustos si existe un cierto grado de perturbación, mientras que el establecimiento de las plántulas *in situ* sólo tiene lugar en los hábitats más abiertos (prados anuales) con una buena disponibilidad de agua. Sin embargo, importantes componentes de la fitness relacionados con el éxito de invasión como son, el establecimiento hasta la adquisición de los atributos reproductivos, el crecimiento y la capacidad reproductiva, no han sido todavía evaluados.

Nuestro experimento está basado en una simulación de colonización por medio del trasplante de plántulas en tres hábitats diferentes que forman parte de un gradiente sucesional en dos parques naturales, lo que nos permite examinar el establecimiento de las poblaciones y la capacidad de reproducción de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* en función de las características del hábitat. Además, la competencia con la vegetación y el aporte de agua han sido manipulados para determinar el efecto de la competencia y la disponibilidad hídrica sobre la invasión.

En este estudio se plantean las siguientes cuestiones:

- ¿la capacidad de invasión evaluada a partir del establecimiento, el crecimiento y la reproducción, de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* difiere en función del tipo de hábitat?
- ¿la perturbación y la disponibilidad hídrica modifican la respuesta de cada especie en dichos hábitats?
- ¿qué implicaciones para la gestión de los espacios naturales se desprenden del conocimiento de los mecanismos de invasión de *S. inaequidens* y *S. pterophorus*?

## **Material y métodos**

### **Especies estudiadas**

En este estudio se evalúa la capacidad de invasión de dos especies del género *Senecio*, *S. inaequidens* D.C. y *S. pterophorus* DC (Asteraceae), ambas de origen sudafricano. El género *Senecio* constituye uno de los géneros más cosmopolitas, a menudo asociado a ambientes perturbados (Lawrence, 1985), y comprende muchas especies consideradas como invasoras o malas hierbas (Randall 2001).

*Senecio inaequidens* es una mata semileñosa perenne originaria de las zonas montañosas del este de Sudáfrica, donde coloniza pastizales, laderas rocosas y cauces de río. Ha invadido diversos hábitats ruderales tanto en Sudáfrica como en Australia y Sudamérica. En Europa fue introducida a finales del siglo XIX (Ernst, 1998) con los intercambios comerciales asociados a la industria de la lana. Las primeras citas en Europa datan de 1890 pero sólo tras una fase de latencia experimentó una importante expansión a partir de los años 70, extendiendo su área de distribución por la Europa occidental hasta llegar al área mediterránea (Kehren, 1995; Kuhnier, 1996; MacPherson, 1997; Jeanmonod, 2002). En la Península Ibérica se ha citado en Euskadi (Aseginolaza *et al.* 1984, citado en (Casasayas-Fornell, 1989) y en Cataluña se conoce su existencia desde la segunda mitad de los 80 (Casasayas-Fornell, 1990). En el área de introducción coloniza principalmente márgenes viarios, de carreteras y de pistas forestales a través de las cuales accede a los pastos de montaña donde ocasiona problemas debido a que es tóxico para el ganado (Cotrell *et al.*, 1998).

*Senecio pterophorus* D.C. es una mata leñosa anual o bienal que procede de la región de Transkei, Sudáfrica, donde forma poblaciones poco densas en praderas y en márgenes de bosques, cubriendo un rango altitudinal de 15-1980 m.s.m. Se ha introducido y extendido hacia

el oeste de la región Capense donde se establece en ambientes ruderales formando densas poblaciones de individuos anuales o perennes, probablemente en función de la disponibilidad hídrica y del grado de eutrofización. Es una planta de gran plasticidad que ha sido introducida en Australia (Scott and Delfosse, 1992) y en Europa, donde parece comportarse principalmente como perenne. En Europa sólo ha sido citada en Inglaterra (Stace, 1997) y en Cataluña (Pino *et al.*, 2000) donde forma poblaciones densas y persistentes de individuos de gran tamaño en los cauces de los ríos y zonas perturbadas debido a la actividad humana. Sin embargo también se puede extender, a lo largo de los márgenes de ríos o pistas forestales, hasta comunidades naturales donde forma poblaciones poco densas (Pino *et al.*, 2000).

### Áreas de estudio

El análisis de la capacidad invasora de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* en relación con las características del hábitat, la perturbación y la disponibilidad de recursos, se ha llevado a cabo en comunidades en las que la especie está presente de forma natural. Con el fin de minimizar el impacto de la dispersión accidental los experimentos se han detenido en el momento de la floración.

El experimento con *S. inaequidens* tuvo lugar desde marzo 2003 hasta noviembre 2003 en la zona de Vallforners situada entre 600 y 700 m.s.m. (UTM DG 4421), en el Parque Natural del Montseny, Barcelona. *Senecio inaequidens* coloniza principalmente márgenes de pistas forestales aunque también se observan individuos dispersos en prados, matorrales y claros de bosque. Para nuestro experimento se escogieron tres tipos de hábitat de estructura y composición específica diferente, que forman parte de un gradiente sucesional: un prado denso dominado por herbáceas vivaces, como *Cynodon dactylon*, *Convolvulus arvensis* y *Rumex pulcher*, y con presencia de diversas anuales como son *Vulpia bromoides*, *V. muralis* y *Bromus sterilis*; un matorral constituido principalmente por *Cistus salvifolius* en el que diversas matas de *Erica arborea*, *Lavandula stoechas*, *Thymus vulgaris* y *Sorothamnus scoparius* estaban presentes; por último, un encinar de *Quercus ilex sp. ilex* muy sombrío con un sotobosque prácticamente inexistente.

Para el estudio de *S. pterophorus* se escogió la zona de la Vall d'Horta situada entre 500 y 600 m.s.m. (UTM DG1814 y DG1914) en el Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i Serra de l'Obac, Barcelona. Esta especie ha rebasado los límites del Parque a través del río Ripoll y la Riera de les Arenes y actualmente se encuentra en fase de expansión en su interior. Las poblaciones de *S. pterophorus*, muy poco estructuradas, están constituidas por individuos aislados a lo largo de las pistas forestales. Para el experimento se seleccionaron tres tipos de hábitat: un prado denso compuesto por *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Arrhenatherum*

*elatius*, *Psoralea bituminosa*, *Satureja montana* y *Medicago sativa*; un matorral dominado por *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus* y *Brachypodium phoenicoides* donde también habitan *Bupleurum fruticosum*, *Coriaria myrtifolia* y algún individuo disperso de *Pinus halepensis*; un encinar (*Quercus ilex sp. ilex*) con un sotobosque pobre con *Rubia peregrina*, *Clematis vitalba* y *Smilax aspera*.

En ambas áreas de estudio el clima es mediterráneo. La sequía estival duró de junio a agosto en el área elegida para la experimentación con *S. inaequidens*. La precipitación máxima se registró en febrero y en octubre y la precipitación total durante los meses en los que tuvo lugar el experimento fue de 486.4 mm. El área en la que fueron transplantados los individuos de *S. pterophorus* experimentó una larga sequía que tuvo lugar desde mediados de marzo hasta principios de agosto. Los meses más lluviosos fueron febrero y octubre y la precipitación total durante el estudio fue de 29.34 mm (Servei Meteorològic de Catalunya, Generalitat de Catalunya).

#### Diseño experimental

A principios de marzo de 2003 se seleccionaron cinco áreas (bloques) en cada tipo de hábitat y en cada una de las áreas de estudio. Para la elección de los hábitats y de los bloques se tuvo en cuenta su proximidad espacial, con objeto de minimizar el efecto de las variaciones climáticas y edáficas. En cada hábitat se seleccionaron cinco áreas (bloques) igualmente próximos entre sí y en cada bloque se establecieron cuatro parcelas de 1m x 1m. Para evaluar el efecto de la competencia interespecífica, se seleccionaron dos parcelas al azar para aplicar el tratamiento de perturbación (P), que consistió en eliminar periódicamente la biomasa aérea. En el caso del encinar las parcelas sometidas al tratamiento P se situaron en claros de bosque bien definidos, con objeto de simular la eliminación de la cubierta arbórea. Las otras dos parcelas se dejaron intactas (tratamiento NP). Para analizar el efecto de la disponibilidad hídrica, a una de las parcelas P y a una de las NP se les aplicó un aporte suplementario de agua (tratamiento A), consistente en añadir de 6 a 8 l de agua por metro cuadrado cada dos semanas. En total cada parcela de 1m<sup>2</sup> con tratamiento A recibió unos 80 l en el caso de *S. inaequidens*, y unos 65 l en el caso de *S. pterophorus*. Esta cantidad corresponde respectivamente a 0.25 y 2 veces la precipitación total durante el tiempo de experimentación en cada área de estudio.

#### Transplante de plántulas

Se recolectaron semillas de 15 individuos en poblaciones naturales en octubre 2002. Las semillas de *Senecio inaequidens* fueron recolectadas en poblaciones que colonizaban pastos y márgenes de carretera en los municipios de La Vajol y Maçanet de Cabrenys (DG89), Girona. Las semillas de *Senecio pterophorus* se recolectaron en poblaciones del margen del río Ripoll a su paso por Ripollet (DF2895), Barcelona.

Las semillas se dejaron secar y se guardaron en bolsas de papel tras eliminar el vilano. En febrero de 2003 las semillas se pusieron a germinar en bandejas con turba esterilizada dentro del invernadero. En el momento de la aparición de los cotiledones, fueron transplantadas a bandejas con alvéolos individuales llenas del mismo tipo de sustrato. Las bandejas permanecieron un mes en el invernadero en condiciones favorables (20°C y fotoperiodo natural). En marzo del 2003, se transplantaron 9 plántulas por parcela, manteniendo 0.50 cm de separación entre ellas para evitar la competencia intraespecífica. Todas las parcelas fueron regadas el día del transplante.

### Supervivencia, floración y crecimiento

La supervivencia y la duración del período pre-reproductivo de cada una de las plantas fueron evaluadas cada dos o tres semanas hasta noviembre del 2003, en el caso de *S. inaequidens*, y hasta julio del 2003, en el de *S. pterophorus*, debido a que un incendio afectó a todas las parcelas experimentales en agosto del 2003. El crecimiento se evaluó en julio a partir de la altura y de los diámetros máximos de la corona de cada individuo con objeto de estimar su volumen mediante la aproximación a un cilindro de base elipsoidal. El volumen está significativamente correlacionado con la biomasa total para cada una de las especies (Afán, 2000).

La floración, la biomasa de los individuos reproductivos y el número de capítulos por individuo se calcularon únicamente en el caso de *S. inaequidens*, debido a que la floración de *S. pterophorus* no tuvo lugar antes del incendio. El número de capítulos y la biomasa se evaluaron para cada individuo en el momento de la primera fructificación. Desde julio hasta noviembre, los individuos fueron arrancados progresivamente cuando tuvo lugar la primera fructificación con el fin de evitar la dispersión de las semillas. A continuación, los individuos se secaron en una estufa a 60°C durante 48h para estimar la biomasa.

### Análisis estadísticos

La supervivencia se calculó como la proporción de individuos vivos al final del experimento respecto al número de individuos transplantados. La mortalidad post-reproductiva no se tiene en cuenta en este estudio debido a la necesidad de arrancar los individuos en el momento de su fructificación. La floración se calculó como la proporción de individuos en flor respecto al número de individuos supervivientes.

Para evitar la pseudorreplicación, se calculó el volumen estimado medio, la duración media del período pre-reproductivo, la biomasa total media y el número medio de capítulos por individuo dentro de cada parcela sometida a un tratamiento. Los datos proporcionales fueron transformados aplicando el arcoseno de la raíz cuadrada mientras que los no proporcionales se

transformaron mediante la aplicación de logaritmos con objeto de normalizar los datos y reducir la heterocedasticidad (Sokal and Rohlf, 1995).

El efecto del hábitat, la perturbación y la adición de agua sobre la supervivencia y el crecimiento, fue analizado por medio de un “cross-nested ANOVA “, con el factor hábitat a tres niveles, el factor bloque (anidado dentro del hábitat) a cinco niveles, la competencia a dos niveles y la disponibilidad hídrica a dos niveles. La floración sólo tuvo lugar en las parcelas perturbadas (P), de manera que para estudiar el efecto del tratamiento sobre la floración, la duración del período pre-reproductivo, la biomasa de individuos reproductivos y número de capítulos se efectuó un “cross-nested ANOVA” como el descrito anteriormente pero prescindiendo del factor competencia. }

Todos los análisis se realizaron por medio de modelos lineares generalizados con el “GLM procedure” de SAS (SAS\_Institute\_Inc., 1999), utilizando la suma de cuadrados de tipo III para el cálculo del estadístico-F. Las comparaciones múltiples de las medias marginales se efectuaron con el “LSMEANS statement” del “GLM procedure”, que permite múltiples comparaciones en las interacciones.

Las curvas de floración se han comparado entre hábitats mediante el log-rank test (Peto and Pyke, 1973) con la versión 3.00 del programa GraphPad Prism para Windows (GraphPad Software, San Diego, California, USA).

## **Resultados**

### **Supervivencia**

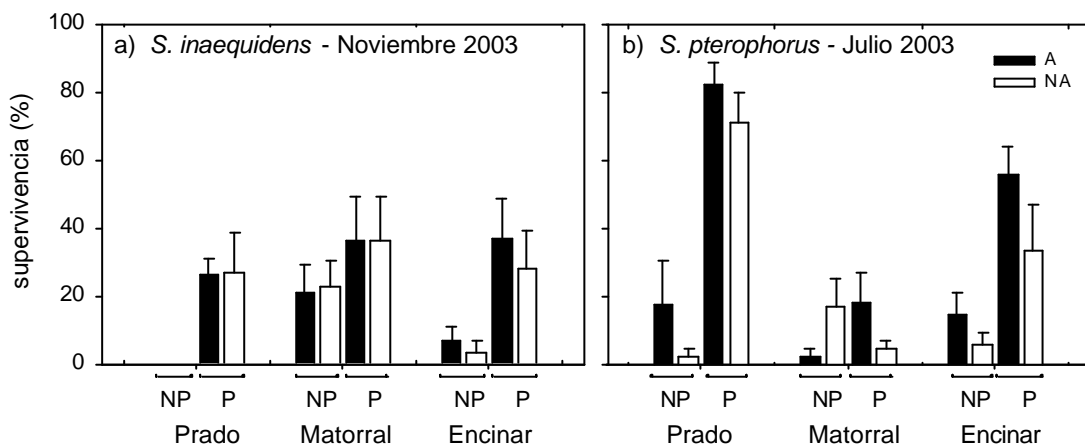
El efecto del tipo de hábitat sobre la supervivencia de *S. inaequidens* es marginalmente significativo (Tabla 1). Sin embargo, el análisis del efecto del hábitat dentro de cada nivel de perturbación ( $F_{11,2} = 13.12$ ,  $p < 0.01$ ) revela que, en las parcelas con vegetación (NP), la proporción de individuos supervivientes en el matorral ( $22.03\% \pm 5.78$ ,  $\bar{x} \pm E.S$ ) es significativamente mayor que en el prado y en el encinar (LSmeans  $p < 0.05$ ) (Fig. 1a), mientras que en las parcelas perturbadas (P) la supervivencia no difiere significativamente entre los tres tipos de hábitats ( $F_{11,2} = 0.14$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 1a).

La perturbación tiene un efecto significativo sobre la supervivencia de *S. inaequidens* (Tabla 1). Al analizar el efecto de la perturbación dentro de cada tipo de hábitat, se observa que la perturbación favorece significativamente la supervivencia en el prado ( $F_{16,1} = 34.45$ ,

$p < 0.0001$ ) y en el encinar ( $F_{16,1} = 13.76$ ,  $p > 0.01$ ) mientras que en el matorral el efecto no es significativo ( $F_{12,1} = 0.67$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 1a). La adición de recursos no tiene efecto significativo en la supervivencia de *S. inaequidens* (Tabla 1).

**Tabla 1.** Efecto del hábitat, de la perturbación y de la adición de agua sobre la supervivencia de *S. inaequidens* en noviembre 2003 y de *S. pterophorus* en julio 2003. La mortalidad post-reproductiva no se ha tenido en cuenta para el análisis de la supervivencia.

Fuente de variabilidad	<i>S. inaequidens</i>			<i>S. pterophorus</i>		
	df	F	P	df	F	P
habitat	2	3.05	0.0882	2	7.08	0.0093
bloc(habitat)	11	1.26	0.2906	12	2.01	0.0531
perturbación	1	25.96	<.0001	1	53.57	<.0001
habitat*perturbación	2	2.18	0.1295	2	15.72	<.0001
agua	1	0.31	0.5792	1	3.49	0.0699
habitat*agua	2	0.25	0.7766	2	1.41	0.2578
perturbación*agua	1	0.09	0.7659	1	1.79	0.1888
habitat*perturbación*agua	2	0.00	0.9964	2	1.55	0.2267
error	33			36		



**Figura 1.** Supervivencia de *Senecio inaequidens* en noviembre de 2003 (a) y de *S. pterophorus* en julio 2003 (b), en tres hábitats (prado, matorral y encinar) en función de la presencia (P) o ausencia (NP) de perturbación y de la adición (A) o no adición (NA) de agua. Las columnas corresponden a las medias y error estándar de las réplicas de las parcelas.

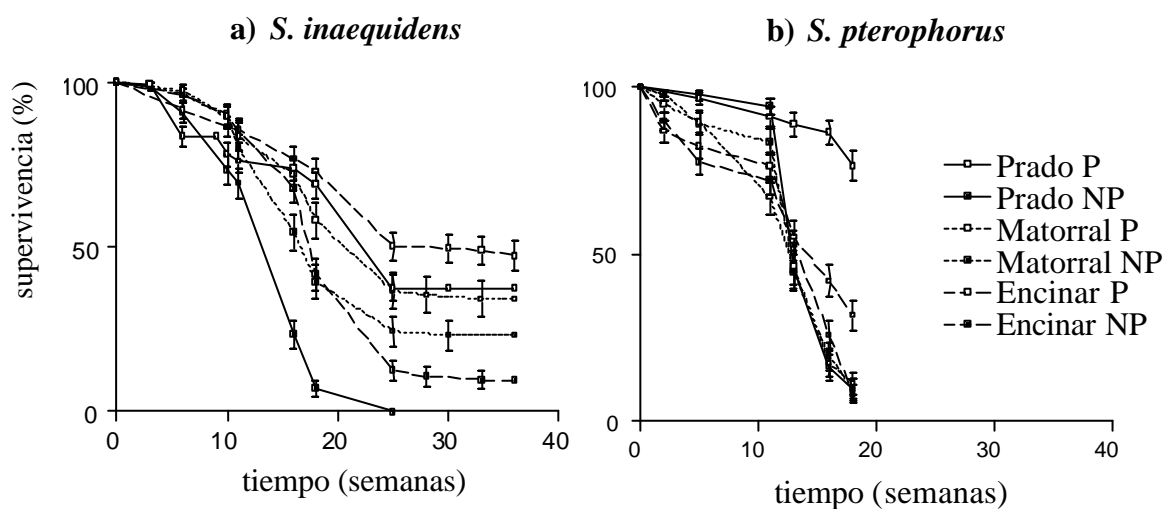
Las curvas de supervivencia indican una baja mortalidad de las plántulas durante las primeras 3 semanas en todos los hábitats y tratamientos (Fig. 2a). La mortalidad tiene lugar principalmente desde principios de junio hasta final de agosto (semanas 11 a 25) en todos los hábitats y tratamientos. A partir de agosto la mortalidad se estabiliza en todos los casos, aunque en el prado con competencia, la mortalidad es del 100%.

El tipo de hábitat afecta significativamente la supervivencia de *S. pterophorus* (Tabla 1) y su efecto difiere en función del nivel de perturbación (interacción *habitat*\**perturbación*). En

las parcelas con vegetación (NP) la proporción de individuos supervivientes no varía en función del tipo de hábitat (LSmeans  $p > 0.05$ ) y su valor va desde el 2.22% ? 2.22 al 17.78% ? 12.95 (Fig. 1b). En las parcelas perturbadas (P) la supervivencia es significativamente mayor en el prado que en el matorral y el encinar (LSmeans  $p < 0.0001$ ), con un 76.67% ? 5.60 de supervivientes (Fig. 1b).

La perturbación en general tiene un efecto significativo sobre la supervivencia (Tabla 1), pero su efecto varía en cada tipo de hábitat (interacción hábitat\*perturbación, Tabla 1). La perturbación favorece la supervivencia tanto en el prado (LSmeans,  $p < 0.0001$ ) como en el encinar (LS means,  $p < 0.001$ ) mientras que no produce ningún efecto en el matorral (LSmeans,  $p > 0.05$ ) (Fig. 1c).

La adición de agua favorece la supervivencia pero sólo de forma marginalmente significativa (Tabla 1). Además, en todos los hábitats el riego adicional tiende a favorecer la supervivencia excepto en las parcelas no perturbadas del matorral (Fig. 1b).



**Figura 2.** Proporción de individuos supervivientes de *Senecio inaequidens* desde marzo hasta noviembre, (a) y de *S. pterophorus* desde marzo hasta julio (b) en cada tipo de hábitat (prado, matorral y encinar) y en función de la presencia (P) o ausencia (NP) de perturbación. Debido a que la adición de agua no tiene efecto significativo sobre la supervivencia, los individuos sometidos a cada nivel de este tratamiento han sido considerados conjuntamente para la representación gráfica.

Las curvas de supervivencia muestran una baja mortalidad de las plántulas en el prado durante las primeras 6 semanas, independientemente del nivel de perturbación (Fig. 2b). Sin, embargo, la supervivencia de los individuos del prado a partir de junio (semana 11) es mayor en las parcelas perturbadas. En el matorral, la mortalidad tiene lugar principalmente a partir de junio. En el encinar la mortalidad de las plántulas es mayor respecto a los otros hábitats, aunque

la mayor mortalidad se observa igualmente desde junio hasta el final del experimento a principios de agosto. Sin embargo, la supervivencia en este período es mayor en los claros del bosque (Fig. 2b).

### Crecimiento

El hábitat afecta significativamente el crecimiento de *S. inaequidens* (Tabla 2) debido a que en general los individuos son mayores en el prado (LSmeans  $p < 0.0001$ , Fig. 3a). Además, el efecto del hábitat varía en función del nivel de perturbación (interacción hábitat\*perturbación, Tabla 2). En las parcelas perturbadas (P) los individuos del prado son significativamente mayores que los del matorral y los del encinar (LSmeans  $p < 0.01$ ) (Fig. 3a), mientras que en las no perturbadas (NP) los individuos presentan un tamaño muy reducido en todos los hábitats (LSmeans  $p > 0.05$ ) (Fig. 3a).

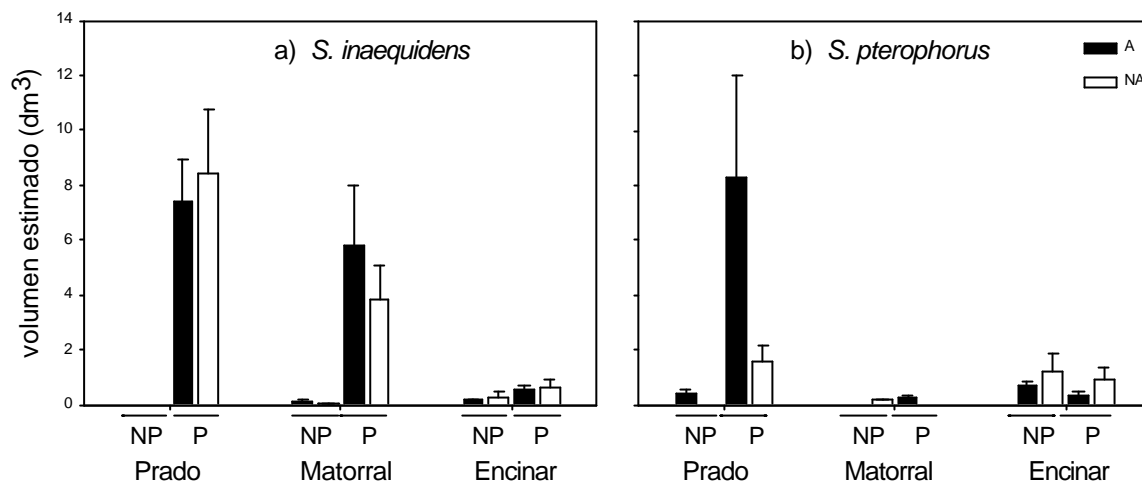
**Tabla 2** Efecto del hábitat, de la perturbación y de la adición de agua sobre el crecimiento de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* en julio 2003.

Fuente de variabilidad	<i>S. inaequidens</i>			<i>S. pterophorus</i>		
	df	F	P	df	F	P
habitat	2	36.24	<.0001	2	179.13	<.0001
bloc(habitat)	12	2.74	0.0144	12	3.83	0.0139
perturbación	1	381.17	<.0001	1	165.30	<.0001
habitat*perturbación	2	175.77	<.0001	2	172.11	<.0001
agua	1	0.28	0.5988	1	169.64	<.0001
habitat*agua	2	0.02	0.9757	2	188.28	<.0001
perturbación*agua	1	0.05	0.8213	1	204.40	<.0001
habitat*perturbación*agua	3	0.96	0.4128	2	829.12	<.0001
error	27			12		

La perturbación también tiene un efecto significativo sobre el crecimiento de *S. inaequidens*, pero la interacción hábitat\*perturbación indica que su efecto difiere en función del tipo de hábitat (Tabla 2). La competencia (NP) no afecta el crecimiento de los individuos de *S. inaequidens* en el encinar (LSmeans  $p > 0.05$ ), mientras que en el matorral (LSmeans  $p < 0.001$ ) y en el prado (LSmeans  $p < 0.0001$ ) el crecimiento es significativamente mayor en las parcelas perturbadas (P) (Fig. 3a). La adición de agua no tiene efecto significativo sobre el crecimiento de *S. inaequidens* (Tabla 2).

El hábitat, la perturbación, el riego adicional y todas las interacciones de estos tres factores tienen un efecto significativo sobre el tamaño de los individuos de *S. pterophorus* en julio 2003 (Tabla 2). El hábitat en el que globalmente se registra el mayor crecimiento es el prado (LSmeans  $p < 0.001$ ) (Fig. 3b). Sin embargo, a pesar de que en las parcelas perturbadas (P) los individuos del prado son mayores que en el matorral y que en el encinar (LSmeans  $p < 0.0001$ ), en situación de competencia (NP) es en el encinar donde los individuos experimentan

un mayor crecimiento (LSmeans  $p < 0.05$ ) (Fig. 3b). Los individuos del matorral presentan el tamaño más reducido en ambos tratamientos (Fig. 3b).



**Figura 3.** Volumen estimado en julio 2003 de *S. inaequidens* (a) y *S. pterophorus* (b), en tres hábitats (prado, matorral y encinar) y en función de la presencia (P) o ausencia (NP) de perturbación y de la adición (A) o no adición (NA) de agua. Las columnas corresponden a las medias  $\pm$  error estándar de las réplicas de las parcelas.

El efecto de la perturbación sobre el crecimiento de *S. pterophorus* varía en función del hábitat (interacción hábitat\*perturbación (Tabla 2). La perturbación únicamente favorece significativamente el crecimiento de los individuos en el prado (LSmeans  $p < 0.0001$ ) (Fig. 3b). El aporte de agua también favorece significativamente el crecimiento en este hábitat (LSmeans  $p < 0.0001$ ), mientras que en el matorral y en el encinar su efecto no es significativo (LSmeans,  $p > 0.05$ ) (interacción hábitat\*agua, Tabla 2, Fig. 3b).

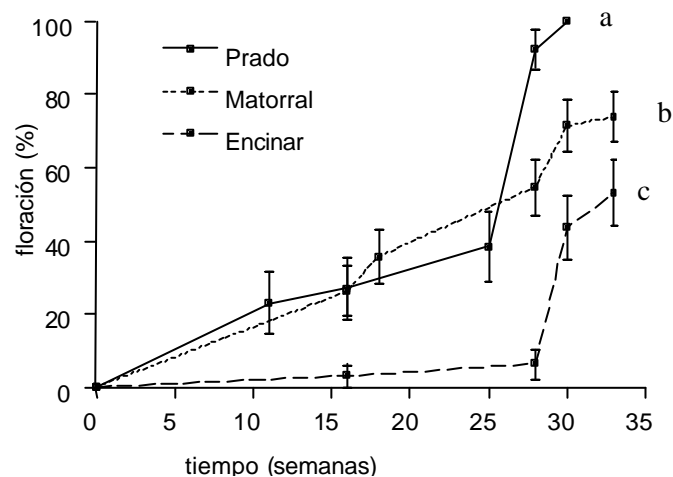
### Floración

La floración de *S. inaequidens* tiene lugar principalmente en las parcelas perturbadas (P) ya que sólo dos individuos del matorral florecieron en las parcelas con vegetación. Por lo tanto, únicamente las parcelas perturbadas se han considerado en el análisis de la floración, de la biomasa de los individuos reproductivos y del número de capítulos. La floración difiere entre hábitats de manera marginalmente significativa (Tabla 3). En el prado florecen el 100% de los individuos, mientras que en el matorral y en el encinar las proporciones son menores (Fig. 5a). El riego adicional en general no afecta significativamente la proporción de individuos que florecen (Tabla 3). Sin embargo, el análisis del efecto de la adición de agua dentro de cada hábitat revela que el agua favorece la floración en el encinar (LSmeans  $p < 0.05$ ) (Fig. 5a).

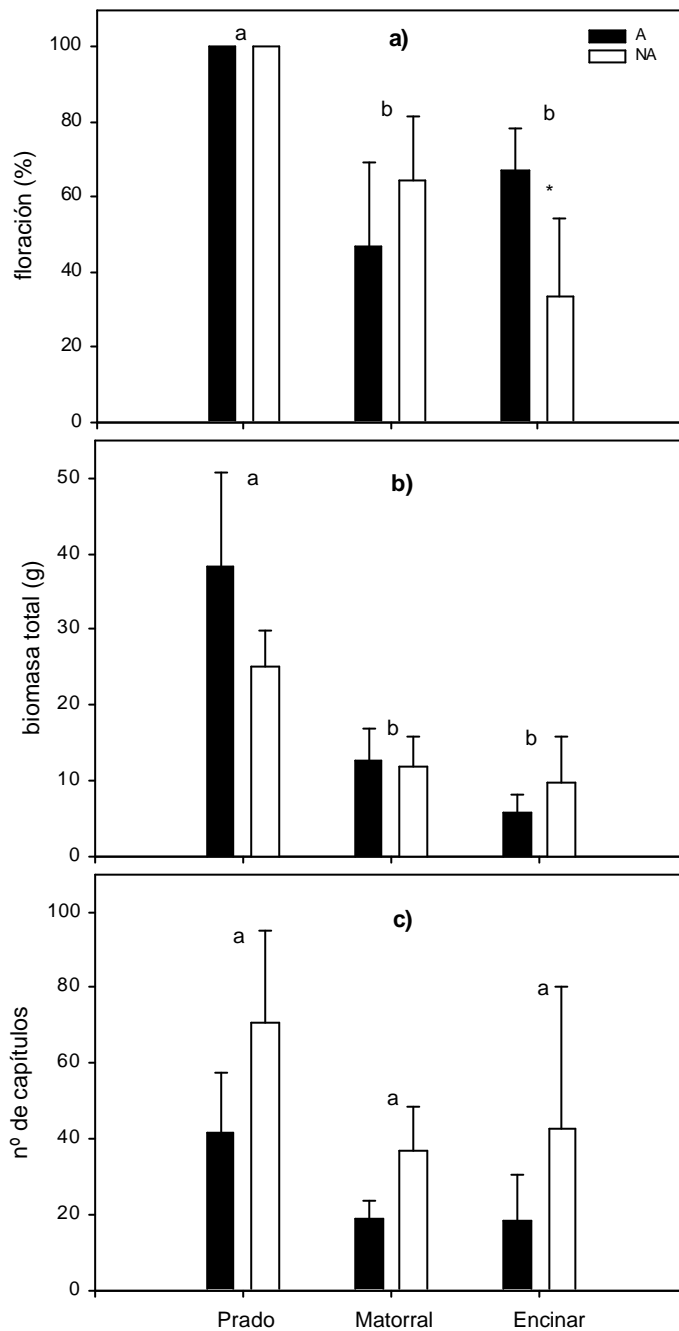
**Tabla 3.** Efecto del hábitat y de la adición de agua sobre la floración, el periodo pre-reproductivo medio, la biomasa media de los individuos reproductivos y el número medio de capítulos de *S. inaequidens*.

Fuente de variabilidad	Floración			Período pre-reproductivo			Biomasa individuos reproductivos			Número de capítulos		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
habitat	2	3.74	0.0577	2	1.82	0.2093	2	5.74	0.0173	2	2.16	0.1590
bloc(habitat)	11	3.50	0.0244	11	7.81	0.0102	12	3.82	0.0564	11	5.67	0.0223
agua	1	0.63	0.4433	1	0.60	0.4670	1	0.02	0.8862	1	3.23	0.1222
habitat*agua	2	2.47	0.1296	2	4.74	0.0582	2	0.52	0.6181	2	0.70	0.5321
error	11			6			6			6		

El análisis de la varianza muestra que la duración media del período pre-reproductivo no varía en función del tipo de hábitat (Tabla 3). Sin embargo, la comparación de las curvas de floración entre hábitats indica que el período pre-reproductivo en el prado es significativamente más corto que en el matorral (log-rank test  $p < 0.01$ ) y en éste, a su vez, significativamente más corto que en el encinar (log-rank test  $p < 0.01$ ) (Fig. 4). En el prado, la floración de *S. inaequidens* comienza a finales de mayo (semana 11) mientras que en el matorral comienza un mes más tarde (semana 16). En el encinar florecen dos individuos entre junio y septiembre pero la floración de la mayoría de los individuos comienza en octubre (semana 30).



**Figura 4.** Proporción de individuos de *S. inaequidens* que florecen desde marzo hasta noviembre del 2003 en cada tipo de hábitat (prado, matorral y encinar) en las parcelas perturbadas (P). Las curvas que presentan distintas letras son significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ) según el log-rank test. Debido a que la adición de agua no tiene efecto significativo sobre la floración, todos los individuos de un mismo hábitat se han considerado conjuntamente para la representación gráfica.



**Figura 5.** Proporción de individuos en flor en noviembre 2003 (a), biomasa total media de los individuos reproductivos (b) y número medio de capítulos (c) de *S. inaequidens* en relación con la adición (A) o no adición (NA) de agua en las parcelas perturbadas. Las parejas de columnas correspondientes a un mismo hábitat que presentan la misma letra, no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ ) según el test LSmeans. El asterisco indica efecto significativo de la adición de agua dentro de cada hábitat ( $p < 0.05$ ) según el test LSmeans. Los datos representan medias  $\pm$  error estándar de las réplicas de las parcelas.

#### Biomasa de individuos reproductivos y producción de capítulos

La biomasa de los individuos reproductivos de *S. inaequidens* varía significativamente entre hábitats (Tabla 3) debido a que en el prado los individuos presentan una biomasa

significativamente mayor que en el matorral y en el encinar (LSmeans  $p < 0.01$ ) (Fig. 5b). El hábitat no tiene un efecto significativo sobre la producción de capítulos (Tabla 3) aunque los individuos del prado tienden a producir un mayor número de capítulos (Fig. 5c). La adición de agua no afecta significativamente la biomasa de los individuos ni la producción de capítulos (Tabla 3).

## **Discusión**

### **¿La capacidad invasora de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* difiere en función del tipo de hábitat?**

En ausencia de perturbación y de riego adicional, la capacidad de establecimiento y reproducción de *S. inaequidens* y de *S. pterophorus* es limitada en cualquier tipo de hábitat.

En el caso de *S. inaequidens* es en el matorral donde se obtienen los mejores resultados de supervivencia. Además, el matorral es el único hábitat en el que, en condiciones de competencia, florecieron dos individuos durante el primer año. El matorral probablemente favorece la supervivencia de *S. inaequidens* durante la sequía estival al mejorar las condiciones de humedad bajo su cubierta. El efecto de facilitación de la vegetación sobre la emergencia tanto de *S. inaequidens* como de *S. pterophorus*, también ha sido observado por García-Serrano *et al.* (2004) y Sans *et al.* (2004). La facilitación es un factor clave en la estructuración de comunidades (Sans *et al.*, 1998) y particularmente en situaciones de estrés, su efecto predomina sobre el de la competencia (Hastwell and Facelli, 2003) de manera que la vegetación ejerce un papel de “planta nodriza” (Pugnaire *et al.*, 1996; Callaway and Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997). En ambientes mediterráneos, la importancia de los matorrales respecto a otro tipo de comunidades en el reclutamiento de plántulas ha sido señalada por varios autores (Del Pozo *et al.*, 1989; Callaway and Davis, 1998). En este sentido, la presencia de matorrales puede desempeñar un papel clave en el proceso de invasión de comunidades naturales en clima mediterráneo. En el caso de *S. pterophorus* no se ha detectado efecto de facilitación en el matorral. En condiciones de competencia la supervivencia de esta especie es muy reducida en los tres hábitats. Esto es debido probablemente a las condiciones excepcionalmente secas del área de estudio y, en tales situaciones de estrés, *S. pterophorus* posee una muy baja capacidad competitiva (García-Serrano *et al.*, 2004; Sans *et al.*, 2004).

En el encinar, que constituye la vegetación potencial en ambas áreas de estudio, tanto *S. pterophorus* como *S. inaequidens* encuentra dificultades para el establecimiento. Uno de los factores que provoca la mortalidad de los individuos durante la fase de establecimiento es la actividad de los jabalíes. Sin embargo existen otros factores que afectan el establecimiento en

este hábitat. Tras el trasplante, la hojarasca puede cubrir las plántulas impidiéndoles realizar la fotosíntesis causando un primer pico de mortalidad. Diversos estudios han destacado la importancia de la hojarasca en el reclutamiento de plántulas en ambientes forestales y su consecuencia sobre la composición específica de los bosques (Gillman *et al.*, 2004). Además la hojarasca puede producir simultáneamente efectos negativos al aumentar la presencia de predadores y en consecuencia, la mortalidad de plántulas, y positivos, al reducir la competencia y al retener la humedad del suelo (Bergelson, 1991; Facelli, 1994; Gillman *et al.*, 2004). Así, la mayor humedad local en este hábitat, podría explicar el hecho de que en este estudio, el mayor crecimiento de los individuos de *S. pterophorus* en condiciones de competencia, se observa en el encinar.

Sin embargo, las plántulas que sobreviven en el sotobosque experimentan un segundo pico de mortalidad al aumentar la temperatura y el estrés hídrico. Esto podría ser debido a la incapacidad de la planta para adaptarse al uso de dos recursos, agua y luz, simultáneamente, lo cual podría traducirse en un balance negativo entre la competencia y la facilitación y en una mortalidad por descompensación fisiológica (Holmgren *et al.*, 1997; Hastwell and Facelli, 2003). Así, en un primer momento la cubierta arbórea probablemente ejerce un efecto de facilitación favoreciendo la disponibilidad hídrica al mismo tiempo que la sombra produce un aumento de la superficie foliar. Pero en condiciones de estrés la mayor superficie de transpiración implica una mayor pérdida de agua al mismo tiempo que aumenta el punto de compensación de luz de la planta, lo que puede reducir la tolerancia a la sombra (Smith and Huston, 1989).

En el prado, ambas especies experimentan una alta mortalidad. La vegetación del prado es muy competitiva debido a su densa estructura tanto aérea como subterránea. Los recursos disponibles para las dos especies invasoras se ven muy reducidos, especialmente durante el período de estrés hídrico. Además, la ausencia de sitios favorables impide el establecimiento. Sin embargo la capacidad de establecimiento de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* puede variar en función del grado de competitividad y disponibilidad de recursos de los prados (García-Serrano *et al.*, 2004). Diversos autores sugieren que los recursos disponibles para las especies invasoras en general, pueden depender de la composición específica de los prados, debido a que las especies nativas parecen inhibir el establecimiento de las exóticas de su mismo grupo funcional a través de la competencia por los recursos (Brown *et al.*, 2001; Fargione *et al.*, 2003).

En general nuestros resultados indican que en condiciones de competencia con la vegetación natural, el establecimiento de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* se da en la medida en que el tipo de comunidad proporcione sitios favorables. Éstos resultan de un balance positivo de

las diferentes interacciones que se dan entre las invasoras y la vegetación en cada hábitat, las cuales determinan el tipo (luz, agua, espacio, nutrientes) y la cantidad de recursos disponibles en dicho hábitat. La caracterización ecofisiológica de cada una de las especies en los distintos hábitats ha de permitir, en un futuro, valorar con más precisión el efecto de la disponibilidad hídrica y de luz sobre el establecimiento.

¿La perturbación y la disponibilidad hídrica modifican la respuesta de cada especie en los distintos tipos de hábitats?

La eliminación de la vegetación provocada por la perturbación implica una liberación de los recursos, que ambas especies aprovechan aumentando su establecimiento. La perturbación favorece la supervivencia de *S. inaequidens* de tal manera que todos los hábitats son susceptibles de ser invadidos. Además, la eliminación de la vegetación natural es necesaria para asegurar la reproducción de *S. inaequidens* (no se disponen de estos datos para *S. pterophorus*) al menos durante el primer año, y en estas condiciones *S. inaequidens* es capaz de reproducirse en todos los hábitats. Sin embargo, el crecimiento y la reproducción de *S. inaequidens* así como la supervivencia y el crecimiento de *S. pterophorus* aumentan en el prado perturbado. Teniendo en cuenta que en este estudio la perturbación es local, la mayor insolación en este hábitat respecto al matorral perturbado y al claro de bosque, puede explicar este resultado.

El efecto positivo de la perturbación sobre la capacidad de invasión de estas dos especies de *Senecio* ha sido demostrado por García-Serrano *et al.* (2004). Este resultado coincide con el obtenido para otras especies invasoras en medio mediterráneo. El establecimiento de *Carpobrotus edulis* en los prados sólo tiene lugar si existe perturbación por parte de ardillas terrestres (D'Antonio, 1993). Asimismo, el establecimiento inicial de *Cortaderia jubata* va asociado a las perturbaciones frecuentes en los matorrales de California (Lambrinos, 2000). En general la perturbación supone la eliminación de las barreras bióticas y abióticas que previenen la invasión, lo cual se traduce en un mayor éxito de establecimiento de las especies exóticas (Hobbs and Huenneke, 1992; Jesson *et al.*, 2000).

Nuestros resultados muestran que el aporte de agua no afecta la capacidad invasora de *Senecio inaequidens*, mientras que parece jugar un papel muy importante en el establecimiento de *S. pterophorus*. El aporte de agua favorece el crecimiento de los individuos de *S. pterophorus* en el prado y, cuando existe perturbación, también favorece la supervivencia de esta especie en todos los hábitats. Estos resultados, así como los obtenidos por García-Serrano *et al.* (2004), indican que el éxito de invasión de *S. pterophorus* está condicionado por el régimen hídrico. *S. pterophorus* posee una gran capacidad de aprovechamiento del agua lo que, al aumentar la disponibilidad hídrica, le confiere una plasticidad que le permite mejorar su crecimiento y

capacidad competitiva (Sans *et al.*, 2004). Diversos estudios han demostrado que las especies invasoras pueden presentar una mayor eficiencia de la utilización de agua que las nativas (McDowell, 2002; DeFalco, 2003) y que la habilidad de ajuste a cambios locales de la disponibilidad de agua puede ser un mecanismo importante que afecta la invasión en sistemas mediterráneos (Thébaud *et al.*, 1996).

#### Implicaciones para la gestión de los espacios naturales

Para una gestión de los espacios naturales orientada a controlar la invasión por *S. inaequidens* y *S. pterophorus*, se deben integrar los conocimientos disponibles sobre la interacción de ambas especies con las comunidades susceptibles de ser colonizadas. El potencial invasor de *S. inaequidens* y *S. pterophorus* es limitado en presencia de la vegetación natural. La ausencia de espacio en los pastizales bien establecidos y la reducción de la luminosidad en el sotobosque de los encinares limitan el establecimiento de ambas especies. Sin embargo, los matorrales claros pueden constituir hábitats favorables para el reclutamiento y la floración de *S. inaequidens*. Por otro lado, una mayor disponibilidad hídrica en veranos lluviosos o durante el otoño, puede permitir el establecimiento de *S. pterophorus* en prados debido a que su eficiencia de utilización del agua puede incrementar su capacidad competitiva.

La susceptibilidad frente a la invasión por *S. inaequidens* y *S. pterophorus* de todos los hábitats aumenta con la perturbación. La gestión de los espacios naturales debe orientarse hacia una disminución de las áreas perturbadas con el fin de minimizar el establecimiento de ambas especies. Sin embargo, la invasión no sólo es favorecida por perturbaciones antropogénicas (p.e. construcción de pistas, afluencia de visitantes, sobrepastoreo, cultivos, etc.), sino que en muchos casos las perturbaciones asociadas a la dinámica natural de los ecosistemas (p.e. incendios, actividad de animales, etc.) también juegan un papel importante en el proceso de invasión.

El efecto de la disponibilidad hídrica sobre el proceso de establecimiento varía en función de la especie. *S. inaequidens* mantiene la capacidad de establecimiento en condiciones de restricciones hídricas, mientras que el aumento de la disponibilidad hídrica incrementa la capacidad invasora de *S. pterophorus*. Sin embargo, la importancia de las precipitaciones en sistemas mediterráneos podría implicar diferentes respuestas de las especies en función de la variabilidad de las condiciones climáticas entre años o estaciones. Así, el otoño podría proporcionar mejores condiciones hídricas durante el establecimiento e implicar un mayor éxito de invasión de ambas especies. El transplante de individuos de ambas especies en los mismos hábitats y en diferentes épocas del año (primavera y otoño) han de permitir evaluar en un futuro dicha hipótesis.

## **Bibliografía**

- Afán, I. 2000. Introducción al estudio de los mecanismos de invasión de dos especies alóctonas del género *Senecio* (*S. inaequidens* y *S. pterophorus*) en Cataluña. Máster en Biología Experimental. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Alpert, P., E. Bone and C. Holzappel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3:52-66.
- Bais, H. P., R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway and J. M. Vivanco. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science* 301:1377-1380.
- Bergelson, J. 1991. Competition between plants, before and after death. *Tree* 6:378-379.
- Brown, C. S., J. E. Fargione and D. Tilman. 2001. Species diversity, resource competition and community invasibility: A Minnesota grassland experiment. *In: Ecological Society of America Annual Meeting Abstracts* (eds.), pp 9.
- Burke, M. J. W. and J. P. Grime. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* Washington D C 77:776-790.
- Callaway, R. M. and F. W. Davis. 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: The importance of shrub-dominated patches. *Journal of Vegetation Science* 9:647-656.
- Callaway, R. M., C. Giles, A. R. Thelen and E. H. William. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427:731.
- Callaway, R. M. and L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* Washington D C 78:1958-1965.
- Casasayas-Fornell, T. 1989. La flora al·lòctona de Catalunya. Catàleg raonat de les plantes vasculars exòtiques que creixen sense cultiu al NE de la Península Ibèrica. Tesis. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Casasayas-Fornell, T. 1990. Widespread adventive plants in Catalonia. *In: Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds. F. di Castri, A. J. Hansen, and M. Debussche), pp 85-104. Kluwer Academic Publishers, London.
- Cotrell, V., A. Mangeot and J. Maillet. 1998. Mécanismes de l'invasion par *Senecio inaequidens* sur le territoire de Nohèdes (Pyrénées Orientales). *In: Proceedings of the 6th Mediterranean Symposium E.W.R.S. ENSAM* (eds. J. Maillet), pp 41-42. Montpellier.
- Crawley, M. J. 1987. What makes a community invulnerable? *In: Colonisation, succession and Stability* (eds. A. J. Gray, Crawley, Mj, Edwards, PJ), pp 429-453. Blackwell Science, Oxford.
- D'Antonio, C. M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74:83-95.

- Davis, M. A., J. P. Grime and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534.
- Davis, M. A. and M. Pelsor. 2001. Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecology Letters* 4:421-428.
- Davis, M. A. and K. Thompson. 2000. Eight ways to be a coloniser; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81:226-230.
- DeFalco, L. A., David R. Bryla, Vickie Smith-Longozo and Robert S. Nowak. 2003. Are Mojave Desert annual species equal? Resource acquisition and allocation for the invasive grass *Bromus madritensis subsp. rubens* (Poaceae) and two native species. *American Journal of Botany* 90:1045-1053.
- Del Pozo, A. H., E. R. Fuentes, E. R. Hajek and J. D. Molina. 1989. Microclimatic patchiness and shrub clumps in the matorral of Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:85-94.
- Di Castri, F. 1989. History of biological invasions with special emphasis on the old World. *In: Biological Invasions. A global perspective* (eds. H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, and M. Rejmanek), pp 1-30. Wiley & Sons.
- Eriksson, O. and J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91:360-364.
- Ernst, W. H. O. 1998. Invasion, dispersal and ecology of the South African neophyte *Senecio inaequidens* in The Netherlands: From wool alien to railway and road alien. *Acta Botanica Neerlandica* 47:131-151.
- Facelli, J. M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* 75:1727-1735.
- Fargione, J., C. S. Brown and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:8916-8920.
- Fox, M. D. 1990. Mediterranean weeds: exchanges of invasive plants between the five mediterranean regions of the world. *In: Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds. F. Di Castri, A. J. Hansen, and M. Debussche), pp 179-200. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- García-Serrano, H., J. Escarré and F. X. Sans. 2004. Factors that limit the emergence and establishment of the related aliens *Senecio inaequidens* and *S. pterophorus* and the native *S. malacitanus* in Mediterranean climate. *Canadian Journal of Botany* in press.
- Gillman, L. N., J. Ogden, S. D. Wright, K. L. Stewart and D. P. Walsh. 2004. The influence of macro-litterfall and forest structure on litterfall damage to seedlings. *Austral Ecology* 29:305-312.

- Hager, H. A. 2004. Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* 139:140-149.
- Hastwell, G. T. and J. M. Facelli. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *J Ecology* 91:941-950.
- Higgins, S. I., D. M. Richardson, R. M. Cowling and T. H. Trinder-Smith. 1999. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology* 13:303-313.
- Hobbs, R. J. and L. F. Huenneke. 1992. Disturbance diversity and invasion implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337.
- Holmgren, M., M. Scheffer and M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology Washington D C* 78:1966-1975.
- Jeanmonod, D. 2002. Nouvelles stations pour *Senecio inaequidens* DC. ou la conquete irresistible du senecon du Cap. *Saussurea*:43-50.
- Jesson, L., D. Kelly and A. Sparrow. 2000. The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 38:451-468.
- Kehren, W. 1995. Distribution tendencies of *Senecio inaequidens* DC. in the urban area of Cologne-Deutz (MTB 5007 Cologne). *Floristische Rundbriefe* 29:177-180.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638.
- Kolar, C. S. and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16:199-204.
- Kuhbier, H. 1996. 100 years *Senecio inaequidens* in Bremen. *Abhandlungen Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen* 43:531-536.
- Lafuma, L., K. Balkwill, E. Imbert, et al. 2003. Ploidy level and origin of the European invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 243:1-2:59-72.
- Lambrinos, J. G. 2000. The impact of the invasive alien grass *Cortaderia jubata* (Lemoine) Stapf on an endangered mediterranean-type shrubland in California. *Diversity and Distributions* 6:217-231.
- Lambrinos, J. G. 2002. The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology Washington D C* 83:518-529.
- Lawrence, M. E. 1985. *Senecio* (Asteraceae) in Australia reproductive biology of a genus found primarily in unstable environments. *Australian Journal of Botany* 33:197-208.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536.

- López, J. and J. Maillet. 1998. Impact des perturbations sur l'installation d'une espèce envahissante, *Senecio inaequidens*. In: 6<sup>th</sup> Mediterranean Symposium E.W.R.S. (eds.), pp 47-48. Montpellier.
- Macdonald, I. A. W., L. L. Loope, M. B. Usher and O. Hamann. 1989. Wildlife conservation and the invasion of Nature Reserves by introduced species: a global perspective. In: Biological Invasions: a global perspective (eds. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. Williamson), John Wiley and sons.
- Mack, R. N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders, emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* 78:107-121.
- MacPherson, P. 1997. *Senecio inaequidens* in a Glasgow Dock. *Glasgow Naturalist* 23:54-55.
- McConnaughay, K. D. M. and F. A. Bazzaz. 1991. Is physical space a soil resource? *Ecology* 72:94-103.
- McDowell, S. C. L. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany* 89:1431-1438.
- Miller, K. E. and D. L. Gorchov. 2004. The invasive shrub, *Lonicera maackii*, reduces growth and fecundity of perennial forest herbs. *Oecologia* 139:359-375.
- Noble, I. R. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Biological invasions: a global perspective (eds. J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. Williamson), pp 301-310. John Wiley & Sons, Chichester.
- Perrins, J., A. Fitter and W. M. 1993. Population biology and rates of invasion of three introduced *Impatiens* species in the British Isles. *Journal of Biogeography* 20:33-44.
- Peto, R. and M. C. Pyke. 1973. Conservation of the approximation  $(C-E)^2/E$  in the logrank test for survival data or tumor incidence data. *Biometrics* 29:579-584.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga and D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50:53-65.
- Pino, J., I. Afan, F. X. Sans and C. Gutierrez. 2000. *Senecio pterophorus* DC., a new alien species in the European mainland. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58:188-189.
- Pugnaire, F. I., P. Haase, J. Puigdefàbregas, M. Cueto, S. C. Clark and L. D. Incoll. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76:455-464.
- Radford, I. J. and R. D. Cousens. 2000. Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* 125:531-542.
- Randall, R. 2001. A Global Compendium of Weeds. Department of Agriculture of Western Australia (AgWest) & Hawaiian Ecosystems at Risk Project (HEAR). <http://www.hear.org/gcw>

- Rejmánek, M. and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655-1661.
- Reznick, D. N. and C. K. Ghalambor. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: What empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica Dordrecht* 112-113:183-198.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107.
- Röder, E., H. Wiedenfeld and P. Stengl. 1981. Die Pyrrolizidinalkaloide Senecionin und Retrorsin aus *Senecio inaequidens*. *Planta Medica* 41:412-413.
- Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. *In: Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds. F. d. Castri, A. J. Hansen, and M. Debussche), pp 463. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Sans, F. X., J. Escarre, V. Gorse and J. Lepart. 1998. Persistence of *Picris hieracioides* populations in old fields: An example of facilitation. *Oikos* 83:283-292.
- Sans, F. X., H. García-Serrano and I. Afan. 2004. Life-history traits of alien and native *Senecio* species in the Mediterranean region. *Acta Ecologica* En prensa.
- SAS\_Institute\_Inc. 1999. SAS/STAT User's Guide V8. Cary, NY.
- Schmitz, G. and D. J. Werner. 2001. The importance of the alien plant *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae) for phytophagous insects. *Zeitschrift-fuer-Oekologie-und-Naturschutz*. [print] February, 9:153-160.
- Scott, J. K. and E. S. Delfosse. 1992. Southern African plants naturalized in Australia. A review of weed status and biological control potential. *Plant Protection Quarterly* 7:70-80.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176.
- Smith, M. D., J. C. Wilcox, T. Kelly and A. K. Knapp. 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos* 106:253-263.
- Smith, T. and M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83:49-70.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3rd edition. W.H. Freeman, New York.
- Stace, C. 1997. *New Flora of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thébaud, C., A. C. Finzi, L. Affre, M. Debussche and J. Escarre. 1996. Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology Washington D C* 77:791-804.
- Troumbis, A. Y., A. Galanidis and G. D. Kokkoris. 2002. Components of short-term invasibility in experimental Mediterranean grasslands. *Oikos* 98:239-250.

- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7-13.
- Vitousek, P. M. W., L.R., Whiteaker, L.D., Mueller-Dombois, D. & Matson, P.A. 1987. Biological invasion of *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802-804.
- Von Holle, B. and D. Simberloff. 2004. Testing Fox's assembly rule: does plant invasion depend on recipient community structure? *Oikos* 105:551.
- Williamson, M. 1999. Invasions. *Ecography* 22:5-12.
- Williamson, M. and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1665.