

Invasiones biológicas: el caso de las coníferas exóticas.

Amparo Carrillo-Gavilán

¹ Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avda. Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja, 41092 Sevilla, España.

amparocg@ebd.csic.es

RESUMEN.

Las especies exóticas son aquellas que son introducidas en un nuevo lugar fuera de su rango natural de distribución. No todas las especies exóticas que llegan a una nueva área de distribución se convierten en invasoras y causan impacto. En general, una vez que las especies exóticas llegan a la nueva área de distribución, el éxito de la invasión depende tanto de la presión de propágulos; como del potencial intrínseco de invasión de la especie exótica; así como de la susceptibilidad del ecosistema receptor a ser invadido. En el caso de las coníferas, más de 30 especies exóticas han sido identificadas como invasoras en al menos un país. Pero la mayoría de las preocupaciones acerca de las invasiones de coníferas exóticas proceden del Hemisferio Sur. En contraste, en el Hemisferio Norte las coníferas exóticas parecen tener menos éxito de invasión. Actualmente, junto con el valor multifuncional que se les atribuye a los bosques, existe la preocupación sobre la invasión de coníferas y sus impactos económicos y ecológicos. En ecología de las invasiones, las predicciones acerca de qué especies tienen mayor potencial invasor y qué hábitats pueden ser los más invadidos son esenciales para la gestión de las coníferas exóticas.

Palabras claves: coníferas, invasibilidad, potencial invasor, presión propágulos.

INTRODUCCIÓN.

En los últimos 200 años, como consecuencia de la intensificación del comercio, se están produciendo cambios en la distribución de especies a nivel mundial. Muchas especies han sido introducidas desde su distribución natural a otra nueva región; algunas de éstas se han establecido y otras han llegado a convertirse en invasoras (diCastri, 1989). Actualmente, las invasiones biológicas están consideradas como una de las principales amenazas en la conservación de la biodiversidad (Humphries, Groves y Mitchell, 1991; Vitousek *et al.*, 1997). Aunque los primeros estudios que mencionan las invasiones biológicas se remontan a mediados del siglo XIX (De Candolle, 1855; Darwin, 1859), no será hasta mediados del siglo XX cuando Charles Elton (1958) establezca la ecología de las invasiones como una nueva disciplina.

Las especies exóticas son aquellas que son introducidas en un nuevo lugar fuera de su rango natural de distribución. Su presencia en la nueva área puede ser debida a procesos intencionados o no intencionados por el hombre (Pyšek *et al.*, 2004 para más definiciones en el contexto de plantas exóticas). Globalmente, el número de especies consideradas como exóticas es muy elevado. Por ejemplo, alrededor de 10000 especies son

Proyectos de investigación-conservación

consideradas exóticas en Europa (DAISIE, 2009) mientras que 50000 especies lo son en Estados Unidos (Pimentel, Zuniga y Morrison, 2005).

Considerando las especies vegetales, se denomina planta invasora a aquella planta que una vez ha sido introducida en un nuevo lugar, ha sido capaz de establecerse y expandirse en áreas naturales en un período corto de tiempo (Pyšek *et al.*, 2004). Muchas plantas invasoras causan impactos económicos y/o ecológicos en el nuevo lugar de introducción, variando enormemente las consecuencias adversas que dichas plantas puedan provocar (Vilà *et al.*, 2010). Las plantas invasoras pueden causar cambios significativos en la biodiversidad siendo capaces de desplazar a las especies nativas bien por competencia o bien por alteración de las propiedades del ecosistema receptor (Levine *et al.*, 2003), entre otros, alterando el ciclo natural del fuego en determinados ecosistemas (D'Antonio, 2000) o modificando el ciclo del nitrógeno en el suelo (Castro-Díez *et al.*, 2009).

Sin embargo, no todas las especies exóticas que llegan a una nueva área de distribución se convierten en invasoras y causan impacto. De 5789 especies exóticas de plantas terrestres que existen en Europa, poco más de un 5% han sido descritas como causantes de algún tipo de impacto ecológico y/o económico (Vilà *et al.*, 2010). Como una generalización a la proporción de especies introducidas que se convierten en invasoras, Williamson (1993) propone la regla del diez. Esta regla predice que el 10 % de las especies importadas escapan para convertirse en especies subespontáneas, el 10% de las especies subespontáneas llegan a naturalizarse y el 10% de las naturalizadas llegan a convertirse en invasoras (*sensu* Pyšek *et al.*, 2004). Sin embargo, esta regla tiene que considerarse con precaución puesto que las etapas del proceso de invasión pueden variar tanto espacial como temporalmente (Richardson y Pyšek, 2006).

Desde su transporte hasta la llegada a una nueva área de distribución, las especies exóticas están sometidas a diferentes **barreras**. Estas barreras son, en primer lugar, las **barreras geográficas** con las que se encuentran las especies desde su área de distribución natural hasta su nueva área de distribución, tratándose tanto de barreras intercontinentales como intracontinentales. Segundo, **barreras ambientales** en la nueva área de distribución debido a factores ecológicos bióticos y/o abióticos. Tercero, **barreras reproductivas** con que pueden encontrarse aquellas especies con sistemas de polinización o dispersión altamente especializados los cuales son menos probables de encontrar en la nueva área (Richardson, 2006). Cuarto, **barreras locales y regionales** contra su dispersión. Quinto, barreras ambientales en zonas de vegetación perturbada o dominada por otras especies exóticas. Y finalmente, barreras ambientales debidas a la vegetación natural o semi-natural nativa de la zona donde se introducen (según Richardson *et al.*, 2000).

En general, una vez que las especies exóticas llegan a la nueva área de distribución, el éxito de la invasión depende tanto de la presión de propágulos, es decir, del número de individuos introducidos y del número de intentos de introducción (Williamson, 1996; Colautti, Grigorovich y MacIsaac, 2006); como del potencial intrínseco de invasión de la especie exótica; así como de la susceptibilidad del ecosistema receptor a ser invadido (invasibilidad) (Lonsdale, 1999). Estos aspectos han sido frecuentemente estudiados de forma independiente.

Presión de propágulos: importancia en los procesos de invasión.

Las diferencias en el éxito de invasión entre regiones y entre especies exóticas pueden estar relacionadas con el tiempo desde que dichas especies fueron introducidas y la cantidad y frecuencia de propágulos con la que se introducen (presión de propágulos). Para muchas especies arbóreas forestales, la presión de propágulos se refiere al tamaño de la plantación (Bucharova y van Kleunen, 2009; Simberloff *et al.*, 2010). Por ejemplo, muchas especies de

Proyectos de investigación-conservación

coníferas han sido plantadas por motivo forestal u ornamental en áreas fuera de su área natural de distribución (Richardson, Williams y Hobbs, 1994), escapando algunas de ellas más allá de la plantación (Richardson, 1998). En el Hemisferio Sur, muchas coníferas exóticas han sido amplia y frecuentemente plantadas (Richardson y Higgins, 1998). Posiblemente el éxito de invasión de muchas coníferas en el Hemisferio Sur comparado con el bajo éxito detectado en el Hemisferio Norte pueda ser debido a diferencias en la presión de propágulos.

¿Qué determina el potencial intrínseco de invasión de la especie exótica?

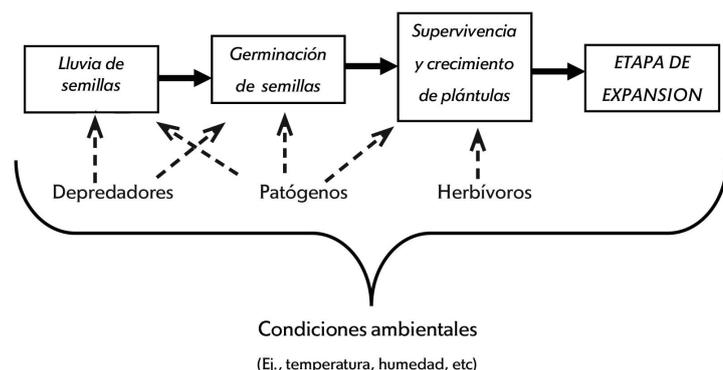
Muchos estudios han intentado encontrar características comunes que determinen el gran potencial de invasión de las especies vegetales (revisado en Pyšek y Richardson, 2007). Probablemente, uno de los trabajos más importantes es aquel que compara especies de coníferas invasoras y no-invasoras (Rejmánek y Richardson, 1996; Grotkopp, Rejmánek y Rost, 2002; Richardson y Rejmánek, 2004).

Las especies de pino (*Pinus* spp.) constituyen un modelo clásico en el estudio de las características asociadas al potencial invasor. El género *Pinus* contiene aproximadamente 111 especies (Price, Liston y Strauss, 1998), las cuales son nativas principalmente del Hemisferio Norte (Richardson, Williams y Hobbs, 1994). Los pinos pueden crecer bien en un amplio rango de condiciones ambientales; se dispersan bien por semillas e individuos aislados pueden dar lugar a nuevas colonias por autofecundación (Richardson y Higgins, 1998). Todos estos caracteres predisponen a los pinos a una rápida colonización y a un rápido incremento demográfico de sus poblaciones. Rejmánek y Richardson (1996) propusieron una función discriminadora creada a partir de caracteres de las especies de pino invasoras y no-invasoras que permite predecir el potencial invasor de este género. Tres son los principales caracteres asociados a dicho potencial invasor: un pequeño tamaño de semilla, un período corto de tiempo de los individuos como juveniles y un intervalo corto de tiempo entre dos períodos consecutivos de alta producción de semillas. Una tasa de crecimiento rápido también es considerada importante para predecir el potencial de invasión en especies de pino (Grotkopp, Rejmánek y Rost, 2002). Posteriormente, estos caracteres han sido extrapolados a otras especies de coníferas como línea base para determinar su potencial de invasión (Richardson y Rejmánek, 2004).

¿Qué determina la susceptibilidad del ecosistema receptor a ser invadido?

Como se mencionó anteriormente, la llegada de una especie exótica a una nueva área de distribución está controlada tanto por barreras abióticas como por barreras bióticas que impiden su establecimiento. Muchas de estas barreras actúan en los estadios iniciales del ciclo de vida de las plantas, siendo esta fase crítica en el proceso de invasión (Carey, 1996) y abarcando desde la dispersión de semillas hasta la supervivencia de plántulas (Fig. 1).

Figura. 1 Esquema simplificado de los estadios iniciales del ciclo de vida en las especies vegetales. Flechas horizontales y discontinuas indican procesos y factores, respectivamente, que pueden influir en cada etapa.



Proyectos de investigación-conservación

Por tanto, la supervivencia en estos estadios es un factor clave para el establecimiento de las plantas exóticas siendo un factor determinante en el éxito de la invasión.

De acuerdo a las barreras abióticas, Rejmánek (1989) sugiere que las comunidades de plantas en climas templados son más susceptibles a ser invadidas que aquellas comunidades en climas extremos. En este sentido, la germinación y supervivencia de las plántulas de muchas especies exóticas estaría limitada por el estrés ambiental (Ej., alta temperatura y sequía en ambientes con poco suministro de humedad). En general, las comunidades más fuertemente perturbadas son las que se consideran más propensas a ser invadidas (Hobbs y Huenneke, 1992; Lonsdale, 1999), de ahí que, comunidades de baja cobertura vegetal o perturbadas son más invadidas que los bosques no perturbados.

Con respecto a las barreras bióticas, las diferencias en el éxito de invasión entre regiones, también puede depender de las diferencias en la interacción con las especies nativas en la nueva área de distribución (Richardson y Higgins, 1998). Las principales hipótesis sobre el papel de las interacciones bióticas en el proceso de invasión son: la **Hipótesis de los Enemigos Naturales** y la **Hipótesis de la Resistencia Biótica**. En un sentido, la Hipótesis de los Enemigos Naturales predice que las especies exóticas tienen éxito en la invasión en la nueva área de distribución debido a una falta de sus enemigos naturales especialistas, los cuales controlan sus poblaciones en su área de distribución natural (Maron y Vilà, 2001). Muchos estudios han mostrado cómo las poblaciones de plantas exóticas en una nueva área son menos dañadas por parte de los fitófagos y patógenos que sus poblaciones en su área de distribución nativa (Vilà, Maron y Marco, 2004; Rogers y Siemann, 2005). Esta hipótesis también sostiene que las especies exóticas están sometidas a una menor presión por parte de los enemigos naturales que las especies nativas con las que coexisten en la nueva área de distribución.

Por otro lado, la Hipótesis de la Resistencia Biótica afirma que los herbívoros nativos generalistas son barreras importantes contra la invasión de las especies exóticas en la comunidad receptora (Elton, 1958). En general, los herbívoros nativos reducen en un tercio el rendimiento de las plantas exóticas desde la dispersión de semillas hasta la supervivencia de las plántulas (Maron y Vilà, 2001).

Por tanto, el impacto de los herbívoros nativos sobre las plantas exóticas vendrá determinado por la interacción entre la habilidad de los herbívoros de reconocer a la planta exótica como recurso alimenticio (Carpenter y Cappuccino, 2005), la efectividad de



Proyectos de investigación-conservación

defensa de la planta exótica contra los herbívoros en la nueva área de distribución (Stowe *et al.*, 2000) y la habilidad de los herbívoros de superar las defensas producidas por la planta exótica (Rausher, 2001).

Las coníferas exóticas como sistema de estudio.

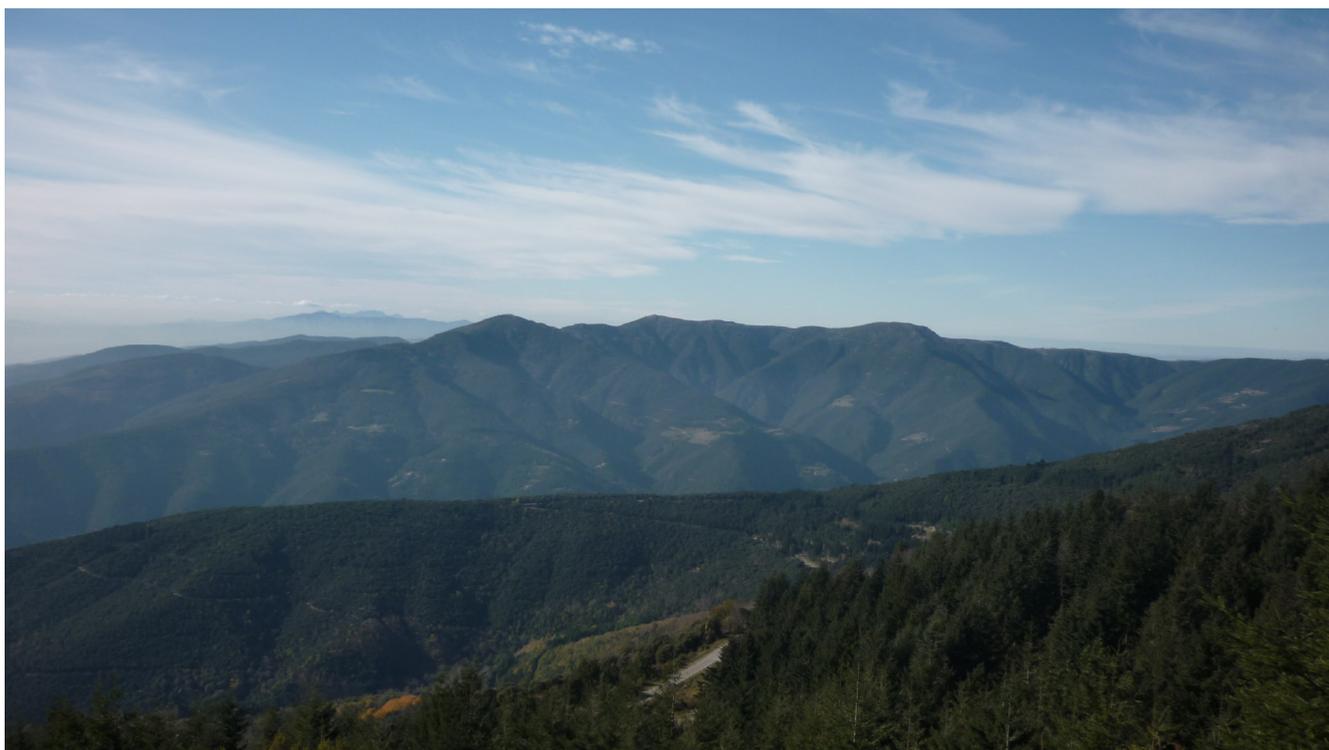
En la ecología de la invasión, las especies de coníferas son frecuentemente estudiadas debido a la disponibilidad de información detallada que existe tanto sobre su historia de plantación como acerca de sus caracteres biológicos (Rejmánek y Richardson, 1996; Grotkopp, Rejmánek y Rost., 2002; Richardson y Rejmánek, 2004; Richardson, 2006). Aproximadamente, el 70 % de las coníferas existentes son nativas del Hemisferio Norte (Farjon, 1998). Más de 30 especies exóticas de coníferas han sido identificadas como invasoras en al menos un país (Richardson y Rejmánek, 2004). Por ejemplo, *Pseudotsuga menziesii* es considerado invasor en Argentina y Chile, mientras que *Pinus radiata* es invasor en Australia y Nueva Zelanda (Richardson y Rejmánek, 2004). Muchos estudios han informado cómo las coníferas exóticas introducidas han causado impactos ecológicos en la nueva área de distribución. Por ejemplo, en Australia se compararon plantaciones de pino exótico con bosques nativos de eucalipto y se observó que las primeras acogían menos diversidad de fauna (Richardson, Williams y Hobbs, 1994), mientras que en Nueva Zelanda la presencia de especies de pino, tales como *Pinus nigra* o *P. ponderosa*, en suelos infértiles de montaña incrementaban los niveles de fósforo en dichos suelos (Davis y Lang, 1991).

La mayoría de las preocupaciones acerca de las invasiones de coníferas exóticas proceden del Hemisferio Sur (revisado en Richardson, Williams y Hobbs, 1994; Simberloff *et al.*, 2010). Por ejemplo, en Sudáfrica, el fynbos, un tipo de vegetación arbustiva con una baja representación de especies arbóreas nativas, está altamente invadido por pinos (Richardson y Higgins, 1998), los cuales causan extinciones locales de muchas plantas nativas (Ej., Richardson y van Wilgen, 1986). En Argentina, *Pseudotsuga menziesii* (abeto de Douglas) parece predecir una inminente invasión en áreas abiertas de bosque de *Austrocedrus* (Simberloff, Relva, y Nuñez., 2002). En contraste, en el Hemisferio Norte muchas coníferas exóticas fueron introducidas y ampliamente plantadas durante el siglo pasado pero han sido detectados pocos casos de invasión (revisado por Mortenson y Mack, 2006; Carrillo-Gavilán y Vilà, 2010). A pesar de la heterogeneidad ambiental del Hemisferio Norte, las coníferas exóticas parecen tener menos éxito de invasión que en el Hemisferio Sur. En Estados Unidos, las coníferas exóticas se establecen y expanden poco más allá de su área de plantación (Mortenson y Mack, 2006). El mismo patrón podría estar ocurriendo en Europa. Adamowski (2004) tampoco encontró evidencia de invasión de ninguna de las 49 coníferas exóticas plantadas en la frontera Polaco-Bielorusa. Del mismo modo, en España, Montero *et al.*, (2005), quienes examinaron el estado de 34 coníferas exóticas introducidas como plantaciones experimentales en los años 60 en distintas regiones del territorio español, encuentran un bajo éxito de establecimiento de las mismas.

En resumen, en las últimas dos décadas, junto con el valor multifuncional que se les atribuye a los bosques, existe la preocupación sobre la invasión de coníferas y sus impactos económicos y ecológicos (Richardson, Williams y Hobbs, 1994; Binimelis *et al.*, 2007). Sin embargo, en Europa, a pesar de que varias especies de coníferas exóticas han sido ampliamente plantadas, poco es sabido sobre el estado de invasión actual de las mismas y sobre las posibles barreras que están actuando contra su invasión. En este sentido es necesario determinar, por un lado, las razones del fallo por las cuales las coníferas exóticas no se expanden con éxito en Europa (Rejmánek y Richardson, 2004) y, por otro, estudiar acerca de qué especies tienen mayor potencial invasor y qué hábitats pueden ser los más invadidos son esenciales para la gestión de las coníferas exóticas (Byers *et al.*, 2002).

Proyectos de investigación-conservación

Como se menciona en secciones anteriores, el estudio de los factores ecológicos que afectan los estadios iniciales del ciclo de vida es crucial para entender el éxito/fracaso de las coníferas exóticas, siendo éste el objetivo general del desarrollo de mi tesis doctoral (Carrillo-Gavilán, 2011). Resumidamente, a través de la misma se realizó una revisión bibliográfica para evaluar la evidencia científica de la invasión de coníferas exóticas en Europa (Carrillo-Gavilán y Vilà, 2010); se exploró experimentalmente las primeras etapas del ciclo de vida de las coníferas (supervivencia y germinación de las semillas, así como supervivencia y crecimiento de plántulas) con el fin de identificar qué etapa/s limita el establecimiento de las coníferas exóticas en los distintos hábitats de estudio (Carrillo-Gavilán *et al.*, 2010); y, por último, se testó si existen diferencias de resistencia (defensas químicas) entre especies de coníferas exóticas y nativas cuando son expuestas a herbívoros generalistas nativos de Europa (Carrillo-Gavilán *et al.*, 2011). De los resultados de la tesis se desprende que existe poca evidencia de invasión por parte de las coníferas exóticas en Europa. De las 54 especies consideradas como exóticas en Europa (DAISIE, 2009), sólo 37 de estas coníferas han sido estudiadas en cierta medida y sólo una especie (*Pinus strobus* en la República Checa) es considerada como invasora. Y nuestros resultados experimentales refuerzan la hipótesis de que los enemigos generalistas nativos de la nueva área de introducción actúan como barreras contra el establecimiento de las coníferas exóticas (Hipótesis de la Resistencia Biótica). Esto podría ser una razón por la que existe poca evidencia de invasión de estas especies exóticas en Europa.



Plantación de *Pseudotsuga menziesii* (Abeto de Douglas) en zona matorral alpino en el Parque Natural del Montseny (Barcelona, España).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- ADAMOWSKI, W., 2004. Why don't alien conifers invade the Bialowieza Forest? *Weed Technology* 18:1453-1456.
- BINIMELIS, R, BORN, W, MONTERROSO, I, RODRÍGUEZ-LABAJOS, B., 2007. Socio economic impact and assessment of *Biological Invasions*. En: W Nentwig /ed. *Biological Invasions*. Ecological Studies, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 193, pp. 331-347.
- BUCCHAROVA, A, VAN KLEUNEN, M., 2009. Introduction history and species characteristics partly explain naturalization success of North American woody species in Europe. *Journal of Ecology*, 97:230-238.
- BYERS, JE, REICHARD, S, RANDALL, JM, PARKER, IM, SMITH, CS, LONSDALE, WM, ATKINSON, IAE, SEASTEDT, TR, WILLIAMSON, M, CHORNESKY, E, HAYS, D., 2002. Directing research to reduce impacts of non-indigenous species. *Conservation Biology*, 16:630–640.
- CAREY, JR., 1996. The incipient mediterranean fruit fly population in California: implications for invasion biology. *Ecology*, 77:1690-1697.
- CARPENTER, D, CAPPUCCINO, N. 2005. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology*, 93:315–321.
- CARRILLO-GAVILÁN, M.A, VILÀ, M. 2010. Little evidence of invasion by alien conifers in Europe. *Diversity and Distributions*, 16:203–213.
- CARRILLO-GAVILÁN M.A, LALAGÜE H & VILÀ M.,2010. Comparing seed removal of 16 pine species differing in invasiveness. *Biological Invasions*, 12:2233-2242.
- CARRILLO-GAVILÁN M.A., 2011 From seed to seedling: exploring the early-life cycle stages in alien conifers. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona, España.
- CARRILLO-GAVILÁN, M.A, MOREIRA, X, ZAS, R, VILÀ, M, SAMPEDRO, L., 2011. Early resistance of alien and native pines against two native generalist insect herbivores: no support for the natural enemy hypothesis. *Functional Ecology*, doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01931.x.
- CASTRO-DÍEZ, P, GONZÁLEZ-MUÑOZ, N, ALONSO, A, GALLARDO, A, POORTER, L. 2009. Effects of exotic invasive trees on nitrogen cycling: a case study in Central Spain. *Biological Invasions*, 11:1973–1986.
- COLAUTTI, R, GRIGOROVICH, I, MACISAAC, H. 2006. Propagule pressure: a null model for *Biological Invasions*. *Biological Invasions*, 8:1023-1037
- D'ANTONIO, CM. 2000. Fire, plant invasions and global change. En: HA Mooney y RJ Hobbs /eds. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, USA, pp. 65-93.
- DAISIE, 2009. *Handbook of Alien Species in Europe*. Springer, Dordrecht.
- 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, UK.

**Proyectos de
investigación-
conservación**

- DAVIS, MR, LANG, MH. 1991. Increase nutrient availability in topsoils under conifers in the South Island high country. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 21:165-179.
- DE CANDOLLE, AP. 1855. Géographie Botanique Raisonnée. Paris, Masson, vol 2.
- DI CASTRI, F .1989. History of *Biological Invasions* with emphasis on the Old World. En: J Drake, F di Castri, R Groves, F Kruger, H.A Mooney, M Rejmánek y M Williamson /eds. *Biological Invasions: a global perspective*. Wiley, New York, New York, USA, pp. 1-30.
- ELTON, CS. 1958. The ecology of invasions. Methuen, London, United Kingdom.
- FARJON, A. 1998. World checklist and bibliography of conifers. Kew, UK: royal Botanic Gardens.
- GROTKOPP, E, REJMÁNEK, M, ROST, TL. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist*, 159:396-419.
- HOBBS, RJ, HUENNEKE, LF. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*, 6:324-337.
- HULME, PE. 2011. Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 168-174.
- HUMPHRIES, SE, GROVES, RH, MITCHELL, DS. 1991. Plant invasions of Australian ecosystems: a status review and management directions. *Kowari*, 2:1-127.
- LEVINE, JM, VILÀ, M, D'ANTONIO, C, DUKES, JS, GRIGULIS, K, LAVOREL, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270:775-781.
- LONSDALE, WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80:1522-1536.
- MARON, J, VILÀ, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypothesis. *Oikos*, 95:361-373.
- MONTERO, G, ROIG, S, MARTÍN, B, DE MIGUEL, J, ALÍA, R. 2005. Red de parcelas de introducción de especies del IFIE-INIA (1966-1983). Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, Ministerio de Educación y Ciencia.
- MORTENSON, SG, MACK, RN. 2006. The fate of alien conifers in long-term plantings in the USA. *Diversity and Distributions*, 12:456-466.
- PIMENTEL, D, ZUNIGA, R, MORRISON, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*. 52:273-288.
- PRICE, RA, LISTON, A, STRAUSS, SH. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: Richardson D M /ed. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 49-68.
- PYŠEK, P, RICHARDSON, DM, REJMÁNEK, M, WEBSTER, G, WILLIAMSON, M, KIRSCHNER, J . 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53:131-143.

**Proyectos de
investigación-
conservación**

- PYŠEK, P, RICHARDSON, DM. 2007, Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En: W Nentwing /ed. *Biological Invasions*. Ecological Studies 193, Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg, pp. 97–126.
- RAUSHER, MD. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature*, 411:857-864.
- REJMÁNEK, M. 1989. Invasibility of plant communities. *Biological Invasions*. A global perspective. En: JA Drake, H Mooney, F di Castri, R Groves, F Kruger, M Rejmánek y M Williamson/ eds. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 369-388.
- REJMÁNEK, M, RICHARDSON, DM. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77:1655-1661.
- RICHARDSON, DM, VAN WILGEN, BW. 1986. Effects of thirty five years of afforestation with *Pinus radiata* on the composition of Mesic Mountain Fynbos near Stellenbosch. *South African Journal of Botany*, 52:309-315.
- RICHARDSON, DM, WILLIAMS, PA, HOBBS, RJ. 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21:511-527.
- RICHARDSON, DM. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12:18-26.
- RICHARDSON, DM, HIGGINS, SI. 1998. Pines as invaders in the Southern Hemisphere. En: DM Richardson /ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 450–470.
- RICHARDSON, DM, ALLSOPP, N, D'ANTONIO, CM, MILTON, SJ, REJMÁNEK, M. 2000. Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75:65-93.
- RICHARDSON, DM, REJMÁNEK, M. 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10:321-331.
- RICHARDSON, DM. 2006. *Pinus*: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia*, 78:375-388.
- RICHARDSON, DM, PYSEK, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography*, 30:409-431.
- ROGERS, WE, SIEMANN, E. 2005. Herbivory tolerance and compensatory differences in native and invasive ecotypes of Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*). *Plant Ecology*, 181:57–68.
- SIMBERLOFF, D, RELVA, MA, NUÑEZ, M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions*, 4:35–53.
- SIMBERLOFF, D, NUÑEZ, MA, LEDGARD, NJ, PAUCHARD, A, RICHADSON, DM, SARASOLA, M, WAN WILGEN, BW, ZALBA, SM, ZENNI, RD, BUSTAMANTE, R, PEÑA, E, ZILLER, SR. 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*, 35:489–504.

**Proyectos de
investigación-
conservación**

- STOWE, KA, MARQUIS, RJ, HOCHWENDER, CG, SIMMS, EL. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:565–595.
- VILÀ, M, MARON, J, MARCO, L. 2004. Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum* L. *Oecologia*, 142:474-479.
- VILÀ, M, BASNOU, C, PYŠEK, P, JOSEFSSON, M, GENOVESI, P, GOLLASCH, S, NENTWIG, W, OLENIN, S, ROQUES, A, ROY, D, HULME, P, DAISIE PARTNERS. 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8:135-144.
- VITOUSEK, PM, D'ANTONIO, CM, LOOPE, LL, REJMÁNEK, M, WESTBROOKS, R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21:1–16.
- WILLIAMSON, M. 1993. Invaders, weeds and the risk from genetically manipulated organisms. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 49:219-224.

