

## Flora alóctona de las Islas Baleares.

Ecología de dos especies invasoras: *Carpobrotus edulis* & *Carpobrotus* aff. *acinaciformis*

**Memoria presentada por Eva Moragues Botey  
Para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas  
por la Universitat de les Illes Balears**



Dr. Anna Traveset Vilaginés, Profesora de Investigación del CSIC, y Dr. Juan Rita Larrucea, Profesor Titular de Universidad del departamento de Biología en la Universitat de les Illes Balears,

CERTIFICAN que la presente memoria titulada “Flora autóctona de las Islas Baleares. Ecología de dos especies invasoras: *Carpobrotus edulis* & *Carpobrotus* aff. *acinaciformis*”, que para aspirar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas presenta Eva Moragues Botey, ha sido realizada bajo su dirección en el Laboratorio de Ecología Terrestre del Institut Mediterrani d’Estudis Avançats (CSIC-UIB) y en el Laboratorio de Botánica (Biología) de la Universitat de les Illes Balears. Y que, considerándola como concluida, autorizan su presentación a fin de que pueda ser juzgada por el tribunal correspondiente.

Para que conste, expiden el presente certificado en Palma de Mallorca, a 21 de diciembre de 2005.

Fdo. Dr. Anna Traveset

Fdo. Dr. Juan Rita



***A mi marido  
y a mi hijo Jorge***



## **Agradecimientos**

Llegado el punto de los agradecimientos es mucha la gente con la que me siento en deuda por su ayuda y apoyo incondicional y no quisiera dejarme a nadie en el tintero.

En primer lugar me gustaría dar las gracias al proyecto EPIDEMIE y especialmente a su directora, Anna Traveset, que ha financiado estos años de estudio y me ha introducido en el mundo de las plantas exóticas invasoras. También a la Conselleria de Medio Ambiente en la realización de unos Documentos Técnicos de Conservación sobre los Vegetales Introducidos en las Islas Baleares.

A mis dos directores de tesis, Anna Traveset y Juan Rita. Ambos me han aportado aspectos muy diferentes y complementarios desde el punto de vista ecológico y botánico. Muchas gracias por confiar en mí.

A Fernando Valladares, Mauricio Ruiz, Montse Vilà, Paco Lloret y Tomás Sintes por hacer que la tesis sea un trabajo multidisciplinar y permitir que formara parte de sus trabajos.

A mis colegas de la facultad. Cristina y Miquel Àngel por estar siempre ahí, por las risas y la siempre agradable compañía. A Mauricio y Biel por sus buenos consejos y críticas constructivas, por su amistad. A Lluís que juntos nos hemos amenizado los largos meses de agosto, por su cariño y por los maravillosos dibujos que ha realizado para ilustrar cada capítulo de esta tesis. A Juan, que más que un jefe ha sido uno más del grupo, un gran amigo y una pieza clave en mi ritmo de trabajo. Gracias por transmitirme el lado invisible de la naturaleza.

A mis compañeros del IMEDEA. Amparo, Javier, Juanjo, Luís, M<sup>a</sup> Carmen y Nuria. Todos me habéis ayudado en mis constantes preguntas, dudas, inquietudes... ha sido un gran apoyo para mi.

A Dani por su gran ayuda en la edición y realización de la portada. Sé que has puesto mucho cariño en ella.

A Bernadí. Gracias por las charlas. Hablar contigo siempre aumenta mi autoestima.

A mis amigas de siempre. Marga, Ro, Silvia, Paula, Elena y Tes, Alicia y Mariajo. Sois expertas en el arte de desconectar y disfrutar la vida. Me río mucho con vosotras. También a mis amigas de la “facu”: Esther, Marga y Cati. Esas comiditas entre semana son fantásticas.

A mi maravillosa familia. Mi madre que me quiere y cuida con locura, con amor y dedicación, mis hermanos a quienes adoro, mis segundos padres (Jorge y M<sup>a</sup> Luisa) y mis cuñados. A todos ellos que sin saber bien cual era mi trabajo siempre me han apoyado.

Y como no, a mis Jorges. Lo más importante de mi vida. Los sufridores. A vosotros os dedico el esfuerzo de todos estos años. Os quiero.

Estoy feliz de dar carpetazo a este episodio de mi vida para afrontar con fuerza nuevos retos. A todos los que me habéis acompañado, os espero en el siguiente capítulo

Muchas gracias a todos, porque sin vosotros seguramente ahora no estaría escribiendo estas palabras.



## Índice

Introducción	13
<b>Bloque I. Especies Exóticas Invasoras. Generalidades</b>	<b>19</b>
1.1. <i>Terminología usada en la Biología de las Invasiones</i>	21
1.2. <i>El problema de las especies invasoras</i>	
1.2.1. <i>Un problema ambiental</i>	24
1.2.2. <i>Un problema económico</i>	30
1.2.3. <i>Un problema sanitario</i>	32
1.3. <i>Las vías de penetración y el establecimiento de las especies invasoras</i>	34
1.4. <i>¿Qué caracteriza a las especies invasoras y en qué ecosistemas se encuentran?</i>	39
1.5. <i>Disposiciones legales</i>	44
1.5. <i>Referencias</i>	54

<b>Bloque II. Especies Exóticas Invasoras en las Islas Baleares</b>	<b>63</b>
2.1 <i>Las plantas introducidas en las Islas Baleares</i>	65
2.1.1. <i>¿Cuántas especies invasoras se encuentran en las Baleares?</i>	68
2.1.2. <i>Análisis de los biotipos y las familias</i>	
2.1.2.1. <i>Formas Vitales</i>	71
2.1.2.2. <i>Familias</i>	73
2.1.3. <i>Los ambientes colonizados y principales especies en las Islas Baleares</i>	76
2.1.4. <i>El origen de las plantas exóticas en las Baleares</i>	83
2.1.5. <i>Medidas de gestión</i>	87
2.1.6 <i>Referencias</i>	95
2.2 <i>Catálogo Balear de plantas introducidas</i>	101
2.2.1. <i>Nuevas citas de flora exótica naturalizada en las Baleares</i>	123
2.3 <i>Características de las especies y éxito de las invasiones de plantas exóticas en islas mediterráneas</i> <i>(Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands)</i>	129

---

2.4 *Distribución por hábitat de las plantas exóticas invasoras en la isla de Mallorca (España). Índices de impacto*  
(*Habitat distribution of exotic invasive plants in Mallorca island (Spain). Alien impact indexes*) 167

2.5 *¿Cómo explicar la distribución de plantas exóticas? Estudios a gran escala en la isla de Mallorca (España)*  
(*How to explain exotic richness distribution? Large-scale observational studies in Mallorca Island (Spain)*) 195

**Bloque III. *Carpobrotus edulis* (L.) L. Bolus y *Carpobrotus affine acinaciformis* (L.) L. Bolus** 213

3.1 *Efecto de *Carpobrotus* spp. en el éxito de la polinización de plantas nativas en las islas Baleares*  
(*Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species on the Balearic Islands*) 215

3.2 *Buena aptitud de la invasora *Carpobrotus* spp. en ambientes de sol y sombra que le permite propagarse en ecosistemas Mediterráneos.*  
(*Good performance in both sun and shade habitats leads to the spreading of invasive *Carpobrotus* spp. in Mediterranean ecosystems*) 241

3.3 <i>Dinámica de crecimiento clonal de la invasora <i>Carpobrotus affine</i> acinaciformis en los sistemas costeros del Mediterráneo: modelo no lineal</i> ( <i>Clonal growth dynamics of the invasive <i>Carpobrotus affine</i> acinaciformis in Mediterranean coastal systems: a non-linear model</i> )	269
3.4 <i>Valoración regional del impacto de las especies invasoras en la estructura de la vegetación y las características del sustrato en islas Mediterráneas</i> ( <i>Regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands</i> )	297
IV <b>Discusión general</b>	335
V <b>Principales conclusiones</b>	349

## Introducción

La llegada de plantas exóticas a zonas fuera de su rango de distribución original y su posterior asentamiento en ecosistemas naturales es uno de los problemas ambientales más importantes que afectan a la conservación de la biodiversidad (Mack *et al.* 2000; UICN 2000). La colonización por parte de estas especies exóticas provoca el desplazamiento de la flora nativa con el consecuente cambio en la estructura original de las comunidades naturales (Myers and Bazely 2003). Este constante avance de las plantas exóticas es un hecho global que tuvo lugar con las primeras migraciones humanas y principalmente con el inicio de la ganadería y el cultivo de plantas. En la actualidad, el número de especies introducidas está incrementando con mucha rapidez, debido principalmente a la globalización del comercio y al aumento del turismo, amenazando la conservación de la diversidad biológica y, en algunos casos, llegando a constituir verdaderas plagas de gran importancia económica (McNeely *et al.* 2001).

En los ecosistemas insulares la introducción de plantas exóticas provoca graves consecuencias para la conservación de la flora nativa, hasta el punto de convertirse en una amenaza para las especies más vulnerables. Los sistemas insulares son particularmente sensibles a las invasiones, pues en las islas hay una mayor tasa de endemismos y muchas de sus especies han evolucionado bajo condiciones de baja competencia interespecífica, por lo que están mal preparadas para competir con nuevas especies que llegan de fuera (ISSG 2000).

Fruto de esta preocupación, se creó el proyecto europeo EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) (EVK2-CT-2000-00074), y en el cual se enmarca esta tesis. EPIDEMIE fue una iniciativa en la que se abarcaron un total de seis islas del mediterráneo (Cerdeña, Córcega, Creta, Lesbos, Mallorca y Menorca) y tres plantas invasoras comunes en todas ellas (*Ailanthus altissima*, *Oxalis pes-caprae* y *Carpobrotus* spp.). La finalidad del proyecto fue incrementar la preocupación existente sobre la invasión de plantas exóticas perjudiciales y avanzar en la comprensión de la vulnerabilidad de los ecosistemas insulares mediterráneos a esta invasión, con el objetivo de promover una gestión sostenible de hábitats y especies. En primer lugar, se hizo una revisión completa del estado actual y de los caracteres de las plantas exóticas en el Mediterráneo que confirman la importancia de los factores ambientales y humanos determinantes para la invasión. Por otro lado, mediante el trabajo de campo en las islas mediterráneas se cuantificó el impacto tanto económico como ambiental de las tres especies exóticas seleccionadas en diferentes hábitats. Al integrar los conocimientos sobre el riesgo de invasión con los de impacto, el proyecto pretendía: a) predecir la vulnerabilidad actual y futura de los diferentes ecosistemas a las invasiones vegetales, b) identificar las estrategias óptimas de gestión, y c) presentar planes apropiados para mitigar los efectos perjudiciales. EPIDEMIE ha aportado a los gestores del medio ambiente, la conservación y la agricultura, la información necesaria para (1) identificar las especies perjudiciales, (2) reducir el riesgo de invasión, (3) predecir el impacto ambiental y económico de las plantas exóticas y (4) predecir los escenarios futuros de invasión y las estrategias apropiadas de gestión. Estas herramientas son de suma importancia para la conservación de la biodiversidad futura de las islas mediterráneas.

Esta tesis está centrada en el contexto de las islas Baleares, donde la introducción de plantas exóticas es un hecho constatado que aumenta día a día modificando los ecosistemas y desplazando la flora nativa. Además de actualizar la lista de especies exóticas y conocer su distribución y abundancia por ambientes, a escala de 10 x 10 km, en la isla de Mallorca, esta tesis está enfocada en el estudio de la especie *Carpobrotus edulis* y *C. affine acinaciformis* al ser una de las principales plantas no nativas que afectan a la conservación de los ambientes más vulnerables de las islas.

En este trabajo se plantearon tres objetivos bien diferenciados pero complementarios, por ello la tesis se ha estructurado en tres grandes bloques que se comentan a continuación:

### **Bloque I. Especies Exóticas Invasoras. Generalidades**

**Objetivo:** *Tener una idea global de la problemática actual de las especies exóticas invasoras.*

Se ha realizado una revisión bibliográfica sobre las plantas exóticas invasoras a nivel global. Se han revisado aspectos de terminología, de problemática de las especies, de su establecimiento, tipología y disposiciones legales. La finalidad de este primer bloque es tener una perspectiva amplia de la importancia de las mismas. También se han pretendido conocer los problemas tanto ambientales como económicos y sanitarios que provocan el asentamiento de especies exóticas en el medio natural, así como también conocer las posibles causas de entrada y naturalización de las mismas.

## **Bloque II. Especies Exóticas Invasoras en las Islas Baleares**

**Objetivo:** *Conocer las plantas introducidas en las islas Baleares. El grado de invasión de sus ecosistemas y las especies invasoras que principalmente los modifican.*

Se analiza la situación actual de las plantas exóticas en las Islas Baleares. En este apartado, se ha confeccionado (1) el primer catálogo general de las plantas vasculares introducidas en la flora Balear y se han reconocido cuáles son las especies más abundantes y peligrosas, así como también la distribución de las mismas. Por otro lado, (2) se ha analizado la vulnerabilidad de diferentes ecosistemas insulares en función de la densidad de especies exóticas presentes en cada uno de ellos y su grado de infestación. Además, (3) se incluye un trabajo, a nivel de diferentes islas del Mediterráneo, donde se han examinado diversas características ecológicas de las plantas exóticas con el fin de extraer una pauta ecológica común que garantice el éxito de la invasión. Este último apartado abarca un estudio realizado en cinco islas focales dentro del proyecto EPIDEMIE (Cerdeña, Córcega, Creta, Malta y Mallorca), y por tanto, se ha incorporado al inicio del mismo un resumen de la parte local del trabajo.



**Bloque III. *Carpobrotus edulis* (L.) L. Bolus y *Carpobrotus affine acinaciformis* (L.) L. Bolus**

**Objetivo:** *Ahondar en el conocimiento de dos de las principales especies invasoras de las Islas*

Se ha profundizado en el conocimiento de esta especie en función de: (1) su relación con otras especies nativas en relación con los vectores de transmisión de polen, (2) su tasa de crecimiento y producción en ambientes de sol y sombra, (3) la creación de un modelo de crecimiento para predecir futuras tasas de colonización, y (4) valoración del impacto de estas especies invasoras en la estructura de la vegetación nativa y las características del sustrato en islas Mediterráneas. Este último apartado es parte de un artículo más amplio que abarca diferentes islas del Mediterráneo y junto con el estudio de otras dos especies exóticas. Al igual que en el apartado 4 del Bloque I, se ha incorporado un resumen de la parte local del trabajo al inicio del apartado.

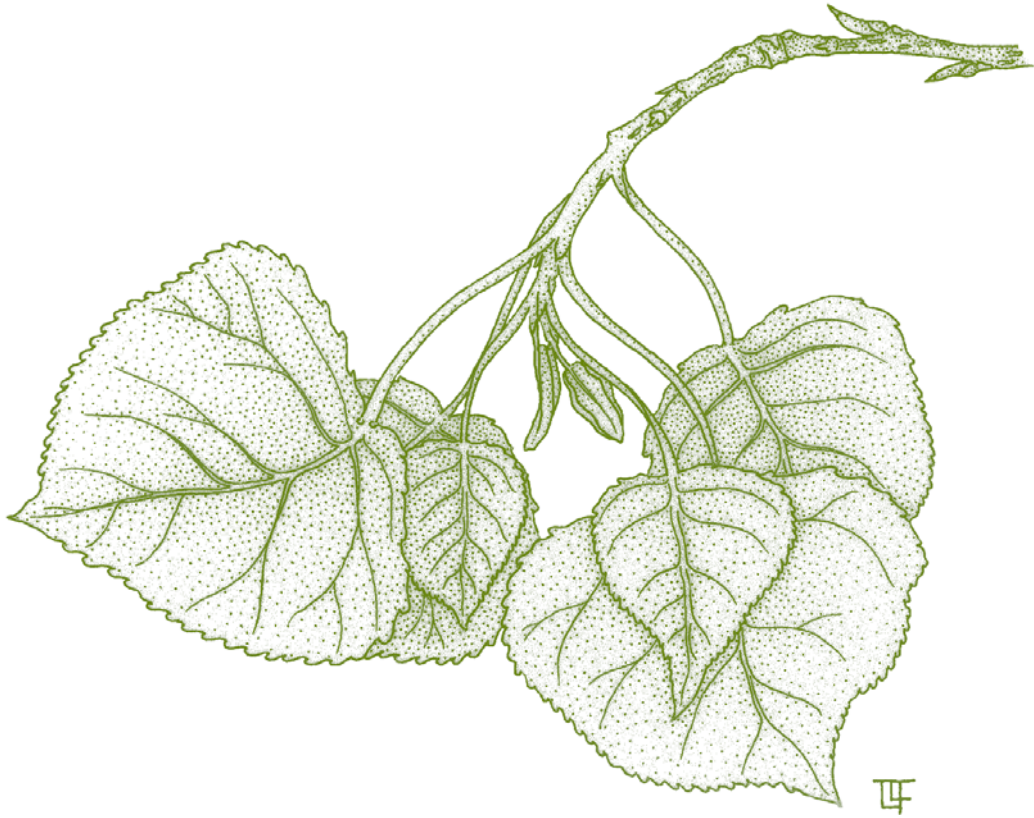
Puesto que esta tesis está enmarcada dentro de un proyecto europeo, se ha beneficiado de un enfoque multidisciplinar que abarca temas tanto de ecología como de botánica entrelazados con métodos sofisticados de sistemas de información geográfica (gracias a la colaboración de Mauricio Ruiz. Apartado 2.5: How to explain exotic richness distribution? Large-scale observational studies in Mallorca Island (Spain), modelos físicos (gracias a la colaboración de Tomás Sintés. Apartado 3.3: Clonal growth dynamics of the invasive *Carpobrotus affine acinaciformis* in Mediterranean coastal systems: a non-linear model) y aspectos fisiológicos (gracias a la colaboración de Fernando Valladares. Apartado 3.2: Good performance in both sun and shade habitats leads to the spreading of invasive *Carpobrotus* spp. in Mediterranean

ecosystems). Los apartados 2.3 (Species attributes and invasion success by alien plants in Mediterranean islands) y 3.4 (Regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands) forman parte del trabajo realizado para el conjunto de islas que formaban parte del proyecto EPIDEMIE. En ambos trabajos, se ha extraído la parte correspondiente a Mallorca y de la cual se han realizado los trabajos de campo. Dichos trabajos se han introducido en esta tesis con permiso de los primeros autores y porque creemos que el contenido de los mismos está muy relacionado con el resto de la tesis.

En las últimas décadas el tema de las especies exóticas invasoras está “de moda” y diariamente hay un bombardeo continuo de nueva información. Es un tema muy amplio e interesante con muchas incógnitas por resolver, y esta tesis es un pequeño granito de arena dentro de este gran mundo. Lo que se ha intentado con este trabajo es, por un lado tener una visión general de cuán problemática es la introducción de especies exóticas para conocer los principales riesgos y las prioridades de actuación. Y por otro, es necesario conocer en profundidad la biología de las especies más problemáticas para que las actuaciones de control sobre ellas estén correctamente encaminadas. Esto sin olvidar que es siempre la prevención la estrategia más económica y prudente de mantener a estas especies potencialmente peligrosas fuera de sus áreas de distribución originarias.

# Bloque I

---



## Especies Exóticas Invasoras Generalidades



## **1.1. Terminología usada en la Biología de las Invasiones**

Para las definiciones de los términos utilizados se han seguido los criterios de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) publicados en su *Guía para la prevención de las pérdidas de diversidad biológica causadas por las especies exóticas invasoras* (SSC 2000), la *Enciclopedia natural de los Países Catalanes* (Masalles *et al.* 1992), el *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España* (Sanz Elorza *et al.* 2004) y las definiciones de Richardson *et al.* (2000) y Pyšek *et al.* (2004).

Especies adventicias: Especies introducidas que no tienen capacidad de perdurar en los nuevos territorios ocupados y que desaparecen al cabo de poco tiempo.

Especies arqueófitas: Especies introducidas antes del año 1500 dC. La fecha más exacta sería 1492, año de regreso de los primeros colonizadores de las Américas (Scherer-Lorenzen *et al.* 2000; Williamson 2002).

Especies criptogénicas: Especies de las cuales se desconoce si son nativas o introducidas (Diamond 1989).

Especies efemerófitas: Especies cultivadas o no introducidas de forma temporal.

Especies ergasiofigófitas: Especie escapada de cultivo.

Especies introducidas, alóctonas, antropofyta, exóticas, no nativas, xenófitas:

Son especies o taxones inferiores (subespecies, variedades) que, a causa de la intervención intencionada o accidental del hombre, se encuentran en un territorio fuera de su área de distribución natural (presente o pasada) y de su área de dispersión potencial.

Especies invasoras: Hay un uso desigual del término en la literatura. Algunos autores, por ejemplo Vilà (2001), Mayers y Bazely (2003) y Pyšek (2004), enfatizan la capacidad de expansión sobre nuevos territorios; así, consideran que son aquellas especies naturalizadas que tienen capacidad de propagarse en gran número y a grandes distancias ocupando territorios amplios. Pero hay otra definición más restrictiva, utilizada por organismos internacionales como por ejemplo la UICN, que consideran que son especies alóctonas naturalizadas en ambientes naturales o seminaturales (sin tener en cuenta los ambientes antropizados) que producen cambios significativos sobre los ecosistemas en términos de composición, estructura o procesos, y que tienen el potencial de expansión (D'Antonio y Vitousek 1992; Gordon 1998; Cronk y Fuller 2001; McNeely *et al.* 2001; Hager 2004).

Especies keophytas: Sinónimo de especies neófitas, o sea especies introducidas después de 1500 dC.

Especies nativas, autóctonas o indígenas: Son las especies, o taxones inferiores que se encuentran dentro de su área de distribución natural (pasada o presente) y en su potencial de distribución (es decir el área que ocupa de forma natural o que podría ocupar sin ninguna intervención directa o indirecta por parte del hombre).

Especies naturalizadas: Especies introducidas que viven y se reproducen en ecosistemas naturales o seminaturales y mantienen sus poblaciones durante muchos ciclos de vida sin la intervención directa del hombre, tal como lo hacen las plantas nativas.

Epecophyta: Especies establecidas sólo en ambientes ruderales o arvenses.

Agriophyta: Especies establecidas en ambientes naturales (Holoagriophyta) y seminaturales (Hemiagriophyta).

Especies sinantrópicas: Plantas ligadas a la acción voluntaria o involuntaria del hombre, que generalmente tiende a modificar su área de distribución natural por extensión (Sanz Elorza *et al.* 2004)

Especies subespontáneas o casuales: Especies introducidas de forma voluntaria en cultivo o jardines y que se extienden de forma autónoma por los alrededores. Son dependientes de los ambientes humanizados y no pueden propagarse y formar nuevas poblaciones por sí mismas.

Especies transformadoras: Término poco utilizado pero que es reivindicado por algunos autores (Pyšek 2004) para señalar las especies invasoras que generan cambios en los ecosistemas sobre un área suficientemente grande. Es equivalente a la acepción más estrecha de planta invasora.

Mala hierba. Especie de planta silvestre (no directamente utilizada por el hombre en sus cultivos), nativa o no, que ocupa los terrenos cultivados a menudo compitiendo con las especies cultivadas.

## **1.2. El problema de las especies invasoras**

### *1.2.1. Un problema ambiental*

Las invasiones biológicas están ampliamente reconocidas como uno de los mayores peligros para la conservación de los ecosistemas naturales y la biodiversidad (Vitousek *et al.* 1996; Parker *et al.* 1999; Mack *et al.* 2000). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) considera que la invasión de especies es la segunda amenaza en importancia para la conservación de la biodiversidad del planeta después de la alteración directa de los ecosistemas (McNeely *et al.* 2001). Cuando las especies exóticas se introducen en nuevos ecosistemas, influyen negativamente en su funcionamiento, desplazan las plantas nativas y las especies animales, pudiendo dañar irreparablemente las áreas ecológicamente sensibles (Elton 1958; Cronk y Fuller 2001; Hink y Ohmart 1985) y provocando graves consecuencias económicas (Mack *et al.* 2000; Callaway 2002).

La introducción de especies en nuevos territorios, gracias al papel del hombre como agente dispersor, es un problema ambiental global. La combinación de cuatro procesos en paralelo: (1) Alteración de los hábitats originales (agricultura, incendios forestales, etc.), (2) Introducción de especies de plantas no nativas, (3) Introducción de animales, especialmente herbívoros, no nativos, y (4) Introducción de patógenos, ha provocado pérdidas irreparables para la diversidad biológica del planeta, que se han materializado en extinciones de especies de plantas y animales con alteraciones profundas de los ecosistemas (Costello and McAusland 2003; Samways and Taylor 2004).



Estos procesos son especialmente notables en las **islas**. Los ecosistemas insulares, que han evolucionado aislados, a menudo tienen pocas plantas, herbívoros, carnívoros y descomponedores para sustentar los procesos esenciales, y son los más vulnerables a una invasión (Lowe *et. al.* 2004). Las islas son un centro de formación de nuevas especies y de conservación de especies relictas: son por tanto centros de alto valor en cuanto a la diversidad biológica. Así, se ha calculado que las islas tienen el 20% del total de la flora del planeta, aunque sólo supongan el 3,6% de la superficie emergida (sin considerar Groenlandia). Por otro lado, los procesos evolutivos en las islas se han producido bajo competencia interespecífica y bajo presión de depredación (Fernández-Palacios JM 2004). Esto ha hecho que las especies insulares sean más sensibles a la competencia de las especies introducidas y a los patógenos importados. Por tanto, los territorios insulares son más vulnerables a la penetración de especies, y esta vulnerabilidad implica extinción de numerosas especies nativas. En este sentido, solo hace falta recordar que la mayor parte de la fauna de vertebrados del Cuaternario que vivía en las Baleares se extinguió después de la llegada del hombre. No sabemos que pasó con la flora, pero podemos imaginar una situación similar. Algunos ejemplos notables de invasiones en islas han tenido lugar, por ejemplo, en las islas Hawai, en las Galápagos y, en general, en la mayor parte de las islas oceánicas. En las islas Canarias, el 34% de la flora corresponde a especies introducidas (López *et. al.* 2003), mientras que en Nueva Zelanda esta cifra llega al 50%. En las islas Británicas la flora introducida es del 44 al 50% según las fuentes consultadas (Heywood 1989; Crawley *et al.* 1997; Kew Garden 2003: <[http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/pdfs/T4invasive\\_species.pdf](http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/pdfs/T4invasive_species.pdf)>).

Pero el problema afecta también a las **zonas continentales** como el Sur de África, Australia o América del norte, donde se considera que para cada hectárea alterada por los incendios forestales, al año se alteran dos a causa de las especies introducidas

(<<https://www.denix.osd.mil/denix/Public/ESPrograms/Conservation/Invasive/hawaii.html>>). En el estado de Nueva York la proporción de especies introducidas es del 35% (Mitchel and Tucker 1997); con valores similares en la República Checa (Pyšek *et al.* 2002).

A grandes rasgos, la introducción de nuevas especies de plantas en un ecosistema puede afectarlo en alguna de las maneras siguientes:

- Provocando la extinción de especies nativas o el empobrecimiento de la biodiversidad de un lugar.
- Compitiendo por el espacio y los recursos (nutrientes, agua y luz) con las especies autóctonas (como pasa, por ejemplo, con *Carpobrotus* spp. en las islas Baleares, *Tradescantia fluminensis* en Nueva Zelanda (Standish *et al.* 2004), etc.).
- Modificando las características geomorfológicas del hábitat ocupado (Ej.: *Ammophila arenaria* en ecosistemas dunares (Hilton *et al.* 2002).
- Modificando aspectos básicos de la biología reproductiva de las especies autóctonas: compitiendo por los polinizadores y dispersores (Ej. con *Carpobrotus* spp. (Moragues and Traveset 2005).

- Modificando la estructura del ecosistema afectando las cadenas tróficas (Ej.: *Caulerpa taxifolia* (Dumay et al. 2004), *Robinia pseudoacacia* y especies del género *Acacia* aumentan la fertilidad del suelo mediante la fijación de nitrógeno (Weber 2004).
  
- Modificando el régimen hídrico (Ej. *Eucalyptus* spp. con un consumo excesivo de agua, la caña (*Arundo donax*) o el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) (Webber 2004).
  
- Modificando el régimen de incendios (Ej. con la introducción de coníferas o de *Cortaderia selloana* que generan grandes volúmenes de material combustible (Webber 2004).
  
- Incorporando compuestos alelopáticos al suelo (Ej.: *Centaurea diffusa* y *C. maculosa* son dos de las especies invasoras más destructivas del oeste de América del Norte (Callaway and Aschehoug 2000).
  
- Facilitando la llegada de otros organismos patógenos o parásitos (Ej.: la procesionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa*).
  
- Provocando la contaminación genética de las poblaciones autóctonas si llegan individuos que pertenecen a razas próximas a las que se encuentran en la región de acogida, incluyendo aquí el reciente problema de las plantas modificadas genéticamente. (Ej.: *Rosmarinus officinalis* o *Santolina chamaecyparissus* en Baleares, la familia *Brassicaceae* (Hurka et. al. 2003), etc.

- Desvalorizando las especies autóctonas y provocando la pérdida de identidad cultural (Bertonatti 1998).

Muchas especies invasoras provocan varios de estos efectos y no siempre es fácil revelar las consecuencias ecológicas que provocan las plantas invasoras (Weber 2004). Esta amenaza se ha acelerado en las últimas décadas a causa del incremento de la movilidad del hombre y de la globalización del comercio. También el cambio climático puede crear condiciones más propicias para el establecimiento y propagación de especies invasoras, así como cambios en la idoneidad de climas locales para especies nativas y cambios en la naturaleza de las interacciones entre comunidades nativas (McNeely *et al.* 2001).

De todas maneras, la probabilidad de que una especie introducida llegue a colonizar el medio natural de una nueva región geográfica es baja; y si lo hace, que llegue a convertirse en un problema todavía es menor (Cronk and Fuller 2001). Pero la enorme dimensión del movimiento de plantas de una zona a otra por el hombre (con la jardinería, la agricultura, las actividades forestales o de forma involuntaria) hace que, a pesar de esta baja probabilidad, el grado de perturbación que provocan las especies que se convierten en invasoras sea extremadamente importante. Así, por ejemplo, en los Estados Unidos, se pueden conseguir más de 60 mil especies diferentes en los catálogos de los «viveristas», y solo unas pocas se han vuelto invasoras, pero se gastan decenas de miles de millones de dólares cada año para combatir esta minoría.

<[http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/pdfs/T4invasive\\_species.pdf](http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/pdfs/T4invasive_species.pdf)>

En Hawai, de más de 8 mil especies vegetales introducidas en el archipiélago, solo 860 se han incorporado en los ambientes naturales. En el Reino Unido, de las 1.170 especies naturalizadas, solo 70 están tan incorporadas en los hábitats naturales que parecen especies nativas, y solo unas 15 son consideradas auténticas plagas (*'pests'* en la terminología inglesa) (Crawley *et al.* 1997). En las islas Canarias, de las 670 especies de plantas naturalizadas, solo 70 (10,4 %) representan un grave problema ambiental; los datos sobre las islas Baleares son coincidentes, como veremos más adelante: de un total de 308 especies naturalizadas o subespontáneas, solo 42 (el 13,7 %) especies representan un problema ambiental en sentido amplio.

A grandes rasgos, podríamos decir que alrededor de un 10 % de las especies de plantas importadas a un territorio llegan a naturalizarse, y un 10 % de éstas (es decir un 1 % del volumen inicial) se convierten en un problema en sentido amplio (Groves and Di Castri 1991). Estas cifras solo representan órdenes de magnitud, porque hay grandes diferencias según los territorios y climas. Así, Williamson 1993 (en Crawley *et al.* 1997) reduce al 0,1 % las especies naturalizadas que en las islas Británicas han llegado a ser invasoras (en estas cifras tiene mucha importancia la falta de una clasificación objetiva para considerar «invasora» una determinada especie, y esto hace que sea difícil comparar las cifras dadas por diferentes autores).

En cualquier caso, es muy frecuente que solo una o dos especies invasoras sean suficientes para provocar la degradación irreparable de un ecosistema en concreto (Frankel *et al.* 1995), situación de la cual hay multitud de ejemplos, como es el caso de *Carpobrotus* spp. en nuestras islas.

### 1.2.2. Un problema económico

La introducción de especies de plantas en nuevos territorios supone, además de un problema ambiental, un problema económico. Podemos tener una idea intuitiva solo pensando en el coste que ha supuesto a las islas Baleares la introducción de la procesionaria de los pinos (*Thaumetopoea pityocampa*), el escarabajo de la patata (*Leptinotarsa decemlineata*), los agrios (*Oxalis pes-caprae*) o el coste de erradicación de *Carpobrotus* spp. con fondos europeos de aproximadamente de 1 €/m<sup>2</sup> más el precio del transporte (Fraga *et al.* 2003). Se han publicado muchos cálculos sobre el coste de las especies exóticas (para una revisión ver McNeely *et al.* 2001); podemos citar algunos ejemplos en dólares americanos: dos mil millones para la erradicación de árboles introducidos en los parques del sur de África, 344 millones anuales en herbicidas en el Reino Unido, entre 123 i 137 mil millones en pérdidas en los Estados Unidos y en India según las fuentes. Ver más ejemplos en la tabla 1.

Desde un punto de vista económico, la penetración de plantas en nuevos territorios genera unos costes ocasionados por:

- Pérdidas o devaluación de la rentabilidad de las recolectas o del ganado.
- Pérdidas paisajísticas o de potencial turístico.
- Coste dedicado a la erradicación o al control de estas plantas.
- Coste de las investigaciones necesarias para controlarlas.
- Estrategias de prevención. Para más información:

<http://www.gisp.org/newsletter/GISPnewslettersp3.pdf>

<b>Especies</b>	<b>Variable económica</b>	<b>Impacto Económico</b>
Organismos introducidos portadores de enfermedades	Coste anual para la salud humana, la de las plantas y los animales en EE.UU.	41.000 millones al año
Algunos ejemplos de especies exóticas de plantas y animales	Costes económicos de los daños en EE.UU.	137.000 millones al año
Tamarisco ( <i>Tamarix</i> spp.)	Valor de los servicios de los ecosistemas del oeste de los EE.UU. que se han perdido	7-16.000 millones en 55 años
Especies de plantas exóticas invasoras más nocivas	Medidas de control basadas en herbicidas utilizadas en UK entre 1983 y 1992	344 millones al año por 12 especies
Seis especies de malezas	Costes para los agroecosistemas de Australia	105 millones al año
<i>Pinus</i> , <i>Hakeas</i> y <i>Acacia</i>	Costes para restaurar el estado prístino del reino Floral del Cabo de Sudáfrica	2.000 millones
Jacinto acuático ( <i>Eichhornia crassipes</i> )	Costes en Australia	373 millones al año (pérdidas de la agricultura)

**Tabla 1.** Costes indicativos de algunas especies exóticas invasoras (\$). Datos extraídos de McNeely *et al.* 2001.

### 1.2.3. Un problema sanitario

A pesar de que no sea un problema muy general en el caso de las plantas, se ha hecho referencia a la aparición de problemas alérgicos a causa de la expansión de especies no nativas. Aunque los problemas sanitarios están más relacionados con la introducción de especies animales, sobretodo de vectores transmisores de enfermedades como son los mosquitos o los ácaros, podemos citar algunos ejemplos de plantas que provocan problemas de salud (Weber 2004):

- *Heracleum mantegazzianum* (*Apiaceae*): Nativa de zonas templadas de Asia e invasora en las islas Británicas y en el norte y este de Europa. Provoca foto-sensibilización de la piel produciendo una fuerte dermatitis.

- *Abrus precatorius* (*Fabaceae*): Nativa de Islas del Océano Índico y Asia, invasora en el sureste de Estados Unidos. Sus semillas son extremadamente venenosas para el ganado y los humanos.

- *Agrostis capillaris* (*Poaceae*). Nativa de Europa y norte de África, invasora en Australia. Las colonias extensivas de esta gramínea alteran las comunidades locales de invertebrados en Nueva Zelanda.

- *Cestrus diurnum* (*Solanaceae*): Nativa del sur de América e invasora en el sureste de Estados Unidos. El fruto es venenoso para los humanos y otros mamíferos.

- *Conium maculatum* (*Apiaceae*): Nativa de Europa, norte de África y las Azores, invasora en el oeste de Norte América. Todas las partes de la planta contienen alcaloides tóxicos que perjudican a animales domésticos y salvajes.



- *Datura stramonium* (*Solanaceae*): Nativa de Méjico y de América del sur, invasora en las Galápagos y en el sur de África. La planta es tóxica para los animales y el hombre.

- *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*): Nativa del norte de América e introducida en Europa hace 100 años. Se ha propagado por numerosos países y es considerada como invasora en muchos de ellos. Es perjudicial para la salud humana porque libera cantidades abundantes de polen alérgico (Laaidi *et al.* 2003).

Los científicos creen que una mayor investigación sobre el tema podría revelar más plantas exóticas perjudiciales que pueden propagarse y cuyo polen en la actualidad aspiramos. En Australia, al menos 23 malas hierbas muy comunes provocan serios problemas respiratorios, especialmente entre los niños pequeños (CRC 2003).

Entre los efectos indirectos de las Especies exóticas Invasoras sobre la salud del ser humano se incluye el uso de una amplia gama de plaguicidas para combatir plagas y malezas invasoras. Libres de sus factores de control naturales, estos organismos suelen alcanzar niveles de multiplicación sumamente elevados que alientan el uso generalizado y crónico de plaguicidas (McNeely *et al.* 2001).

### **1.3. Las vías de penetración y el establecimiento de las especies invasoras**

Al margen de las vías naturales (animales, viento, corrientes marinas), la llegada de especies exóticas a un nuevo territorio, siendo el hombre el vector dispersor, sigue dos vías principales:

- Importadas de forma intencionada por el hombre. Utilizadas como plantas de cultivo o forrajas, para hacer repoblaciones forestales (silvicultura), para luchar contra la erosión o estabilización de dunas, para mejorar las características del suelo (plantas capaces de fijar nitrógeno) y también como especies de jardinería, incluidos los jardines botánicos y los acuarios. Más de un 70% de las malezas invasoras que hay en Nueva Zelanda fueron introducidas deliberadamente como plantas ornamentales (McNeely *et al.* 2001). *Cytisus scoparius*, nativa de Europa, es un ejemplo de planta criada y usada para prevenir la erosión y estabilizar dunas en América del Norte, siendo actualmente una invasora muy común en diferentes áreas naturales (Wittenberg and Cock 2001).

- Importadas de forma involuntaria. A menudo mezcladas con las semillas de las especies de cultivo, pero también pegadas a la ropa y los zapatos de las personas, o al pelo y las patas del ganado que llega a las islas. La maquinaria rural o de obras públicas también es una vía importante, ya que es frecuente que lleve fango seco con semillas pegadas a las ruedas. Granjeros del este de Europa llevaron semillas de malezas invasoras (*Euphorbia esula*, *Centaurea* spp., *Lythrum salicaria* y *Sonchus arvensis*) a los Estados Unidos como contaminantes transportadas entre las semillas de cultivos; la maleza

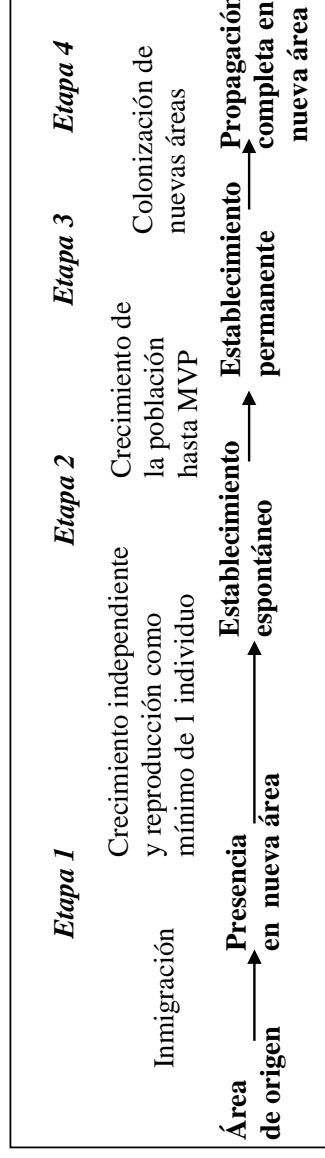
neotropical *Parthenium hysterophorum* ha llegado recientemente a África en cargamentos de cereales destinados a paliar la hambruna en Etiopía (McNeely *et al.* 2001).

Una única introducción inicial puede transformarse en una población fundadora exclusiva. En las Islas Británicas, todas las poblaciones de la gran invasora japonesa *Fallopia japonica*, se piensa que proceden de un único clon probablemente introducido en 1848. La propagación del alga *Caulerpa taxifolia* en el Mediterráneo se remonta a un único evento de liberación, probablemente en 1984, del Oceanográfico de Mónaco (Kowarik 2003).

La llegada de una especie a un nuevo territorio (tanto por dispersión natural como introducida por el hombre) solo es uno de los pasos necesarios para que pueda llegar a convertirse en un problema ambiental, porque la invasión de un nuevo territorio implica saltar hasta seis barreras bióticas o abióticas (Richardson *et al.* 2000): (1) *Introducción*: superación de la barrera geográfica que separa el nuevo territorio. (2) *Inicio de la colonización*: las plantas superan las condiciones ambientales del nuevo territorio. (3) *Capacidad de reproducción*: las plantas consiguen producir semillas o propágulos. (4) *Dispersión*: las semillas y los propágulos pueden diseminarse por el nuevo territorio. (5) Aparecen nuevas poblaciones en otras zonas, generalmente en ambientes alterados. Si se llega a esta fase se ha producido la colonización efectiva y el riesgo de extinción disminuye significativamente. (6) Las plantas superan los ambientes alterados y se establecen en ecosistemas naturales. La especie podría llegar a convertirse en invasora.

Otro ejemplo, estructurado por etapas, de este proceso es el propuesto por Heger (2001) (Fig. 1).

## ETAPAS DE LA INVASIÓN



**Figura 1.** Secuencia por etapas del proceso de invasión. Se llega a las diferentes etapas superando siempre la etapa anterior. El peso de cada etapa depende de la habilidad de cada especie de superar las limitaciones ambientales. PMV: Población mínima viable (Heger 2001).

Algunas de las limitaciones ambientales para cada una de las etapas de la invasión son: Etapa 2: Depredación – Competidores – Condiciones abióticas desfavorables – Falta de recursos – Falta de individuos para la reproducción sexual. Etapa 3: Demográfica, genética, estocasticidad ambiental – Falta de zonas adecuadas al lado inmediato de los individuos. Etapa 4: Falta de zonas adecuadas en función de la habilidad de expansión – Falta de medios de dispersión apropiados

Estas barreras generalmente son eficientes y, por este motivo, muy pocas especies llegan a naturalizarse y, finalmente, a hacerse invasoras (Williamson 1996). Además, muchas de las especies que se convierten en invasoras lo hacen mucho tiempo después de la colonización inicial (Mack *et al.* 2000; Sakai *et al.* 2001).

Por otro lado, no todas las plantas exóticas pueden explotar todos los hábitats y no todos los hábitats son igualmente susceptibles de ser invadidos. Por esto, una misma especie puede presentar comportamientos completamente diferentes en unas zonas y en otras; no obstante, es un criterio bastante general el hecho de mantener una alerta especial sobre las especies de las cuales se ha constatado un comportamiento invasor. Sin embargo, hay plantas introducidas que pueden responder de manera flexible y óptima al medio que colonizan creciendo de manera más vigorosa o destinando más recursos a la reproducción, determinando el éxito de la colonización y evolucionando de manera rápida (Maron *et al.* 2004). Normalmente esta tasa de crecimiento acelerada es el resultado de un período inicial de expansión lento o un período «latente» llamado efecto Allen (Cappuccino 2004). Este momento de latencia es el mejor para realizar una erradicación local y para tomar medidas de gestión antes de que la especie invasora se vuelva más perjudicial o llegue al estatus de plaga (Parker *et al.* 1999).

También hay que remarcar, al hablar del establecimiento de especies introducidas, que las zonas perturbadas suelen ser más fácilmente colonizadas por las especies alóctonas, y que a partir de estas zonas se puede producir el salto a los ambientes más naturales. La perturbación puede ser el principal factor que facilite la vulnerabilidad de los ecosistemas naturales a las

invasiones. Provoca cambios en los ecosistemas (físicos, químicos, desorganización de su estructura, etc.) y crea nichos vacíos que las nuevas especies invasoras pueden ocupar. Las perturbaciones pueden llegar a ser un paso previo necesario para ciertas especies exóticas a la hora de establecerse (Hobbs and Huenneke 1992; Pyšek *et al.* 2002; Borgmann and Rodewald 2005). Así, por ejemplo, Lake and Leishman (2004) encontraron en Australia que ambientes sin perturbar no presentaban especies exóticas, mientras que en las áreas perturbadas sí que encontraban especies exóticas; en cantidad mayor cuando se trataba de ambientes perturbados ricos en nutrientes, donde la cobertura de exóticas era mayor y la riqueza de especies nativas menor.

#### **1.4. ¿Qué caracteriza a las especies invasoras y en qué ecosistemas se encuentran?**

Hasta un 10% de las 300.000 plantas vasculares de todo el mundo, podrían convertirse en invasoras en otros ecosistemas y afectar a la biota nativa de forma directa o indirecta (Rejmánek *et. al.* 2003). No parece que haya un patrón único de planta que pueda volverse invasora, ni ninguna familia más peligrosa que otras (aunque las *Asteraceae*, *Poaceae* y *Fabaceae* s.l. son familias que aportan muchas especies invasoras (Cronk and Fuller 2001; Lloret *et al.* 2004). Hay plantas invasoras de todas las formas vitales: anuales, herbáceas perennes, arbustos, árboles, lianas, plantas acuáticas, etc. A pesar del amplio abanico de tipos de especies que se han vuelto invasoras, cuando se han hecho listas de características que se pueden asociar a esta capacidad invasora, se han señalado las siguientes (Ejemplos de Weber (2004):

- Combinan mecanismos de dispersión tanto a corta como a larga distancia. Ej. *Impatiens glandulifera*, *Lonicera japonica*.
- Capacidad de autofecundación. Ej. Muchas plantas de cultivo como: *Coffea arabica*, *Oryza sativa*, *Solanum melongena*, *Glycine soja*, *Lycopersicum esculentum*.
- Alta producción de semillas. Ej. *Ageratina adenophora*, *Araujia sericifera*, *Lupinus polyphyllus*, *Solidago canadensis*.
- Mecanismos de reproducción asexual. Ej. *Agapanthus praecos* ssp. *orientalis*, *Arundo donax*, *Opuntia maxima*, *Oxalis pes-caprae*.
- Semillas viables durante mucho tiempo. Ej. *Acacia longifolia*, *Cotula coronopifolia*, *Ricinus communis*.

- Alta tasa de crecimiento bajo condiciones favorables. Ej. *Parkinsonia aculeata*, *Paspalum distichum*, *Pueraria montana*.
- Capacidad de rebrote después de ser cortadas o quemadas. Ej. *Arundo donax*, *Leucaena leucocephala*, *Tamarix ramosissima*.
- Tolerancia a factores ambientales adversos. Ej. *Lantana camara*, *Stenotaphrum secundatum*.
- Mecanismos de defensa contra los depredadores. Ej. *Agave americana*, *Cinnamomum camphora*, *Aloe arborescens*, *Opuntia maxima*, *Robinia pseudoacacia*.
- Buena aptitud competitiva<sup>1</sup>. Ej. *Acer negundo*, *Fallopia japonica*, *Mimosa pigra*, *Tradescantia fluminensis*.
- Rango ecológico amplio (Keane and Crawley 2002). Ej. *Ailanthus altissima*, *Cortaderia selloana*, *Eucalyptus globulus*, *Nicotiana glauca*.
- Variabilidad genética (Hurka *et. al.* 2003). Ej. *Mahonia aquifolium*, *Freesia leichtlinii*, *Helianthus tuberosus*.
- Bajo contenido de ADN nuclear. El tamaño pequeño del genoma parece ser fruto de la selección natural hacia un período de generación mínimo, y por tanto asociado con la capacidad invasora en espacios bióticos vacíos (Rejmánek 1995).

McNeely *et al.* (2001) aporta más características que se pueden asociar a esta capacidad invasora.

- La probabilidad de que una especie se vuelva invasora incrementa con el tamaño de la población inicial.

---

<sup>1</sup> Las especies exóticas, cuando ocupan un nuevo ecosistema, suelen ser más competitivas que las especies nativas (Vilà and Weiner 2004).



- Las especies con una amplia distribución geográfica tienen más probabilidades de convertirse en invasoras.
- Las especies con antecedentes de ser invasoras en otros territorios son más peligrosas.
- Las especies con una alta especificidad en cuanto a sus polinizadores o dispersores tienen menos probabilidades de ser invasoras.
- Las invasiones generalmente requieren un clima y unas condiciones ambientales parecidas a las originales de la especie.

Ninguna de estas características por sí sola puede discriminar las especies invasoras de las no invasoras; en su conjunto, son las características del invasor ideal, y se podría asumir que la probabilidad de éxito de una invasora aumenta con el número de estas características (Heger and Trepl 2003).

Además, hay que tener en cuenta que las especies que se comportan como invasoras en nuevos territorios no lo suelen ser en sus hábitats de origen. El ejemplo de *Caulerpa taxifolia* es paradigmático. Otro ejemplo puede ser *Clematis vitalba*, una liana mediterránea que es una grave invasora en Nueva Zelanda. Por otro lado, los cambios genéticos que experimentan las especies exóticas en sus nuevas áreas de dispersión en relación con el tamaño de los ejemplares, es un fenómeno poco común y que generalmente, cuando este hecho ocurre, es debido a una respuesta plástica de la especie exótica al nuevo ambiente (Willis *et al.* 2000).

Los principales factores biológicos para predecir si una planta va a convertirse en invasora (McNeely *et al.* 2001) son:

- Dentro de un género de planta, un genoma pequeño equivale a capacidad invasora en entornos perturbados.
- La capacidad invasora de los táxones leñosos en entornos perturbados está asociada a semillas de pequeño tamaño, a períodos juveniles cortos y a intervalos breves entre períodos de semillas grandes.
- Las formas vegetativas de reproducción son un factor importante, y su importancia aumenta con la latitud.
- Los táxones que pertenecen a géneros no representados en la flora nativa tienen más probabilidades de convertirse en invasores que táxones exóticos con parientes cercanos en la flora nativa.
- Las especies de plantas que dependen de polinizadores y dispersores de semillas generalistas en lugar de específicos tienen más probabilidades de convertirse en invasoras.

Tampoco no hay ninguna norma respecto a los ecosistemas y climas que son más fácilmente invadidos por especies introducidas. Se han producido invasiones en ambientes acuáticos, zonas forestales, matorrales, campos de cultivo, ambientes abiertos, etc. A pesar de todo, parece que los espacios tropicales son invadidos con mayor facilidad que los matorrales mediterráneos, y que las islas son más sensibles que las zonas continentales. Aunque el único aspecto que se ha reconocido como una característica realmente general es la relación entre el grado de intervención humana y la proporción de especies introducidas (D'Antonio 1993; Alpert *et al.* 2000; Thompson *et al.* 2001; Lake and Leishman 2004; Zerbe *et al.* 2004).

Las especies invasoras tienen éxito cuando sus características son coincidentes con las características específicas del nuevo ambiente que colonizan (Heger and Trepl 2003) y cuando pueden utilizar los recursos disponibles (Davis *et al.* 2000; Vilà and Weiner 2004). La perturbación, como hemos comentado antes, normalmente es un prerequisite para el establecimiento de las especies exóticas (Stohlgren *et al.* 1999; Rose and Hermanutz 2004).

## **1.5. Disposiciones legales**

Para prevenir el movimiento internacional de especies exóticas invasoras y para coordinar una respuesta eficaz en el momento oportuno al problema de las invasiones hará falta la cooperación y colaboración de gobiernos, sectores económicos, organizaciones no gubernamentales y organizaciones basadas en tratados internacionales (McNeely *et al.* 2001).

Uno de los primeros documentos internacionales que referencia el problema de la introducción de plantas exóticas es el *Convenio Internacional para la Protección de las Plantas* (IPPC) de 1951, revisado en 1997, que señala como uno de sus propósitos «asegurar las acciones comunes y efectivas para prevenir la expansión y la introducción de las plagas (*pests*) de plantas y productos de las plantas, y promover las acciones adecuadas para su control» y define como «plaga» cualquier especie o biotipo de planta, animal o agente patógeno que provoca daños a las plantas o a los productos de las plantas (<<http://www.ippc.int>> y <<http://www.fao.org/legal>>).

Obviamente, fue un convenio aplicado principalmente a las plantas de cultivo, aunque también se ha ampliado a la flora natural. El secretariado de este convenio pertenece a la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación), en Roma, y promueve los acuerdos internacionales para la aplicación de medidas fitosanitarias en el comercio internacional, para evitar las plagas, definidas en este sentido amplio. Sus recomendaciones son reconocidas por la OMC (Organización Mundial del Comercio). Uno de los resultados de este convenio ha sido la publicación de un *Código de conducta para la importación y la liberación de agentes exóticos para el control biológico* (FAO 1995).

*El Convenio de Berna* de 1979, Convenio sobre la Conservación de la Vida Silvestre y del Medio Natural en Europa, manda a las partes contratantes un control estricto de la introducción de las especies no nativas (Art. 11, 2b). <<http://conventions.coe.int/treaty/EN/Treaties/Html/104.htm>>.

También el *Convenio de Barcelona*, de 1995, Protocolo sobre Áreas Especialmente Protegidas y la Diversidad Biológica en el Mediterráneo, especifica en los Art. 6 y Art. 13 (1) i 13 (2) la regulación de la introducción de especies no indígenas y también de las especies modificadas genéticamente en las áreas protegidas, y prohíbe las que pueden tener unos efectos negativos sobre las especies y los ecosistemas. Manda igualmente la erradicación de las que han sido introducidas y causan problemas ecológicos. (Convenio de Barcelona para la protección del mar Mediterráneo: Generalitat de Catalunya. Departamento de Medio Ambiente, 1995.)

Aunque seguramente el convenio más conocido en relación con el problema de las especies introducidas es el *Convenio de Biodiversidad* (CDB) aprobado en la Cumbre de Río de Janeiro en 1992 en la Conferencia de Medio Ambiente y Desarrollo organizada por la ONU. En el Art. 8 hace una llamada a las partes firmantes a: «Prevenir la introducción, el control o la erradicación de las especies no nativas que amenazan los ecosistemas, los hábitats o las especies.» (<http://www.biodiv.org>). Desde que entró en vigor en 1993, el CDB ha sido recalificado por casi 180 países. El Órgano Subsidiario de Asesoramiento Científico, Técnico y Tecnológico (SBSTTA) del CDB se reúne periódicamente para tratar cuestiones de suma importancia, como las especies invasoras.

Para desarrollar estos artículos se creó en el año 1997 el *Programa global para las especies invasoras* (GISP), implementado por un consorcio de organismos integrados por el Comité Científico sobre los Problemas de Medio (SCOPE), CAB Internacional (CABI) y la Unión Internacional para la Naturaleza (UICN), en asociación con el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA). El GISP forma parte de DIVERSITAS, un programa internacional sobre las ciencias de la biodiversidad. Este programa pretende establecer las bases científicas para la toma de decisiones en el tema de las especies invasoras, desarrollar capacidades para una rápida valoración y actuación sobre los problemas de estas especies y reducir el impacto económico y ambiental que provocan (<http://www.gisp.org>).

Otro producto generado a partir del Convenio de Biodiversidad fue la *Estrategia global para la Conservación de las Plantas* (2002), aprobada en la VI reunión de las partes firmantes del Convenio de Biodiversidad, el objetivo 10 de la cual es: «Disponer de planes de manejo al menos para las 100 principales especies invasoras que amenazan las plantas, las comunidades de plantas y los hábitats y ecosistemas asociados.» (<http://www.biodiv.org/programmes/cros-cutting/plant/default.asp>). Este objetivo ha sido desarrollado en recomendaciones concretas por miembros del Invasive Species Specialist Group (ISSG) de la UICN publicadas en el volumen 31 (2003) de *Plant Talk*.

La CIPF (Convención Internacional de Protección Fitosanitaria) es un tratado multilateral en vigor desde 1952. Con 111 gobiernos como partes contratantes, el propósito de la convención es “garantizar una acción común y eficaz para prevenir la introducción y diseminación de plagas de plantas y

productos vegetales y promover medidas apropiadas para combatir las”, tanto en la mayoría de cultivos como en la protección de la flora natural. La CIPF cubre cualquier especie exótica invasora que sea considerada como plaga de planta. Facilita el desarrollo de normas acordadas internacionalmente para la aplicación de medidas fitosanitarias en el comercio internacional, con el fin de prevenir y controlar la propagación de plagas de plantas (<http://www.ippc.int>).

En 1997, la Asamblea de la OMI (Organización Marítima Internacional) adoptó las Directrices para el control y la gestión del agua de lastre de los buques a fin de reducir al mínimo la transferencia de organismos acuáticos perjudiciales y patógenos (<http://www.imo.org>). El acuerdo MSF/OMC (Medidas Sanitarias y Fitosanitarias/ Organización Mundial del Comercio) y los servicios nacionales de SAIA (Sanidad Agropecuaria e Inocuidad de Alimentos) establece:

- Art. 1: Reafirma el derecho de los miembros para “...proteger la salud humana, animal y vegetal...”
- Art. 2.2: Los Miembros deben asegurar que las MSF estén “...sustentadas en principios científicos...”

Sus funciones principales son: Creación de campañas de erradicación de enfermedades y plagas, Medidas de Cuarentena y Medidas de respuesta a la emergencia.

Por otro lado, hay una *Estrategia Europea para la Conservación de las Plantas* redactada conjuntamente entre Planta Europa y el Consejo de Europa, como una aportación a la reunión de las partes del Convenio de Biodiversidad que aprobó la Estrategia global (<http://www.plantaeuropa.org>). En este documento se presenta un apartado entero específico para el problema de las

plantas invasoras, con un objetivo a largo plazo: E36: Desarrollar un acuerdo institucional holístico, político y legislativo sobre las especies invasoras. Este objetivo fue completado con otros más específicos:

- 2.21 Actualizar la información sobre las especies invasoras en Europa y hacerla llegar a las más relevantes audiencias (*relevant target audiences*).

En 2004: Recopilación de listas de especies invasoras al menos en el 90% de los países miembros de Planta Europa i divulgarlas de forma apropiada.

En 2004: Toda la información relevante ha de estar incorporada a la base de datos de la página Web del GISP.

En 2006: Lista de las especies introducidas en Europa, incluyendo su distribución y publicación de sus impactos ecológicos y económicos negativos.

En 2006: Publicación de fichas (*Fact sheets*) sobre la biología e información sobre medidas de control de las 100 peores especies invasoras.

- 2.22. Conseguir un acuerdo institucional, político y legislativo para el control de las especies invasoras en el 25% de los países europeos.

El Consejo de Europa recientemente ha publicado una Estrategia Europea sobre Especies Invasoras (Genovesi and Shine 2004). Dicha estrategia proporciona orientación para ayudar a las partes de la Convención de Berna en su esfuerzo para (1) dar a conocer la problemática de las especies invasoras y las vías para abordarlas, (2) fortalecer la capacidad nacional-regional y de cooperación, (3) prevenir nuevas introducciones y ayudar en los sistemas de detección y respuesta, (4) reducir los posibles impactos negativos,



(5) recuperar especies y restaurar hábitats naturales afectados por las especies invasoras e (6) identificar y priorizar las pautas de acción para ser incorporadas a nivel nacional y regional.

En referencia al resto de países, hay que citar la creación, dentro del Gobierno Norte-americano, de un Consejo Nacional sobre las Especies Invasoras (NISC) (<http://www.invasivespecies.gov>), que ha publicado un documento sobre estrategia nacional.

(<http://www.invasivespecies.gov/council/nmp.shtml>).

En España, el Ministerio de Medio Ambiente, siguiendo las recomendaciones del Convenio de Biodiversidad, redactó en 1998 la «Estrategia Española para la Conservación y el Uso Sostenible de la Diversidad Biológica». A pesar de que hasta el momento no ha sido oficialmente aprobada, en la parte 2, capítulo de Medidas 2, Pág. 18, propone: «La elaboración y armonización de recursos jurídicos y técnicos necesarios para controlar, y en su caso impedir, la introducción de especies exóticas que amenazan sistemas hábitats, especies o poblaciones autóctonas.»

([http://www.mma.es/conserv\\_nat/planes/estrateg\\_biodiv/diversidad.htm#docum1](http://www.mma.es/conserv_nat/planes/estrateg_biodiv/diversidad.htm#docum1))

Se han creado algunas instituciones gubernamentales y grupos de especialistas para estudiar, aplicar medidas y hacer recomendaciones referentes a las especies invasoras. Entre todos ellos podemos destacar:

- La *UICN*, dentro de la Comisión de Especies, ha creado un Grupo de Especialistas de Especies Invasoras (ISSG) (<http://www.issg.org>) en la que

hay una iniciativa concreta referente a las islas: *Cooperative Initiative on Invasive Alien Species on Island*, y el principio del que será una gran base de datos sobre especies invasoras:

(<http://issg.appfa.auckland.ac.nz/database/welcome>).

Este grupo participa, como uno de los miembros más relevantes, en el Programa global sobre especies invasoras (*GISP*) surgido a partir del Convenio de Biodiversidad. Este grupo publica un boletín llamado *Aliens* y ha publicado diversas obras que sirven de guía para la gestión del problema de las especies invasoras:

- *IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species*. 2000, SSC-UICN.

- *Global Strategy on Invasive Alien Species*. 2001, GISP-UICN.

- *The 100 worst Invasive alien Species*

(<http://www.issg.org/booklet.pdf>).

- Por su parte, los Estados Unidos han creado un *Alien Plant Working Group* dentro de la Plant Conservation Alliance (PCA), que es un consorcio entre agencias federales e instituciones no gubernamentales que produce mucha información sobre plantas invasoras, incluida una agencia de actuación (<http://nps.gov/plants/alien/bkgd.htm>).

- Actualmente, debido a que el tema de las invasiones biológicas está en auge, se han creado muchas revistas internacionales de ecología y botánica que dedican muchos artículos al tema de las invasiones. Concretamente, en 1999 nació una revista que aborda únicamente estudios relacionados con este tema (*Biological Invasions*) (<http://www.kluweronline.com/issn/1387-3547>).

- En España, hay que destacar las iniciativas del Gobierno Canario, con el desarrollo de la «*Estrategia Canaria de la Biodiversidad*», que les ha permitido cuantificar el problema de una manera general y precisa (<http://www.gobcan.es/medioambiente/biodiversidad/ceplam/vidasilvestre/problema4.html>). Llevan a cabo algunas acciones concretas de erradicación de plantas, como es el caso de *Pennisetum setaceum*, en la erradicación de la cual han invertido cerca de 35 millones de pesetas (fondos del INEM y Fomento del Trabajo). La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía con el apoyo de la Unión Europea, ha puesto en marcha el Plan Andaluz para el Control de las Especies Exóticas Invasoras que recoge las siguientes actuaciones: (1) Inventario y Seguimiento de las especies Exóticas Invasoras, (2) Control de las Especies Exóticas Invasoras y, (3) Campañas de sensibilización y formación. Han realizado planes de erradicación, y posterior repoblación con plantas autóctonas, del *Carpobrotus edulis* (Uña de León) y *Opuntia dillenii* (Chumbera brava).

- También ha habido diferentes iniciativas impulsadas desde las universidades y los centros de investigación. Podemos citar el *Spanish Working Group on Urban and Alien Plants* organizado por investigadores de la Universidad de Almería (<http://www.ual.es/personal/edana/alienplants/home.htm>), que ha generado una primera lista de especies de plantas invasoras en España (<http://www.ual.es/personal/edana/alienplants/checklist.pdf>). También el *Grupo de Especies Invasoras* (GEI), centrado en la Universidad de León, organizó en 2003 el primer congreso nacional sobre especies exóticas invasoras ([http://orbita.starmedia.com/~gei\\_invasores/](http://orbita.starmedia.com/~gei_invasores/)).

- En las islas Baleares, el IMEDEA (Institut Mediterrani d'Estudis Avançats) y la Universidad (UIB) participaron en el proyecto europeo de investigación *EPIDEMIE*, centrado en el estudio de la biología de *Carpobrotus* spp., *Ailanthus altissima* y *Oxalis pes-caprae* (<http://www.ceh.ac.uk/epidemie/>), y gracias al cual ha sido posible la realización de esta tesis. Actualmente, el IMEDEA, está trabajando en los siguientes proyectos relacionados con especies exóticas invasoras:

- Biological determinants of the risk of plant invasions (RINVE). Ministerio de Educación y Ciencia, Plan Nacional de I+D. PI: A. Traveset. Duración: 2005-2007.

- Impact of invasive species on pollination networks: is island ecosystem invasibility related to super-generalist pollinator abundance? (INVASRED). Ministerio de Ciencia y Tecnología. PI: L. Santamaría. Duración: 2004-2006.

- Impact of exotic herbivores in the plant communities of Cabrera National Park: degradation thresholds, risk analysis and integrated management (HERBIMPACT). Ministerio de Medio Ambiente. IP: A. Traveset. Duración: 2004-2006.

El Consejo Insular de Menorca desarrolló un Proyecto LIFE (2000NAT/E/7355) que en parte pretende erradicar *Carpobrotus edulis* de la costa protegida de Menorca, por el peligro que supone para la flora autóctona (<http://www.cime.es/life/newlife/sp/portada.htm>).

Respecto a la erradicación de *Carpobrotus* en las islas Baleares, también ha habido iniciativas del Ministerio de Medio Ambiente (en zonas del litoral), de la Consejería de Medio Ambiente del Gobierno Balear (concienciación sobre el problema de *Carpobrotus* spp. y una cartografía y

erradicación en el año 1996, con sucesivas campañas anuales en Mallorca, Menorca y las Pitiusas. También ha erradicado y controlado invasores en los parques de S'Albufera, Sa Dragonera, Cabrera y Mondragó) y del GOB (Grupo de Ornitología Balear) e iniciativas particulares también relacionadas con la concienciación sobre el problema de *Carpobrotus*.

En cuanto a las acciones de regulación jurídica sobre estas especies, hay que citar el Decreto del Gobierno Balear 125/95 del 24 de octubre sobre el comercio de *Caulerpa taxifolia*, que es el primer antecedente de este tipo en nuestras islas sobre plantas invasoras.

Aunque tanto el problema como la solución pueden parecer enormemente complejos, se nos presenta una oportunidad irrepetible de responder con medidas que combinen la conservación de la biodiversidad con la protección de la salud y los medios de subsistencia de la poblaciones humanas de todo el mundo (McNeely *et al.* 2001).

## **1.6. Referencias**

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 3:52-66.
- Borgmann KL, Rodewald AD. 2005. Forest restoration in urbanizing landscapes: Interactions between land uses and exotic shrubs. *Restoration Ecology* 13: 334-340.
- Callaway RM. 2002. The detection of neighbors by plants. *Trends Ecol. Evol.* 17:104-105.
- Callaway RM, Aschehoug AT. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290:521-523.
- Cappuccino N. 2004. Allen effect in an invasive alien plant, pale swallow-wort *Vincetoxicum rossicum* (*Asclepiadaceae*). *Oikos* 106:3-8.
- Costello C, McAusland C. 2003. Protectionism, trade, and measures of damage from exotic species introductions. *American Journal of Agricultural Economics* 85: 964-975.
- Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A. 1997. Comparative ecology of the native and alien flora of the British Islands. In ed. J. Silvertown; M. Franci & J.L. Harper "Plant Life Histories" The Royal Society. Cambridge University Press. Cambridge.
- CRC for Australian Weed Management. A 2020 Vision Statement. 2003. Killing us softly – Australia's green stalkers. A call to action on invasive plants, and a way forward. Australia.
- Cronk QCB, Fuller JL. 2001. *Plants Invaders. The threat to natural ecosystems.* Conservation manual. Earthscan Publications Ltd, London and Sterling, VA.

- D'Antonio CM. 1993. Mechanisms controlling invasions of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74:83-95.
- D'Antonio CM, Vitousek PM. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu Rev Ecol Syst* 23:63-87.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Diamond JM. 1989. The present, past and future of human-caused extinctions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 325: 469-477.
- Dumay O, Costa J, Desjobert JM, Pergent G. 2004. Variations in the concentration of phenolic compounds in the sea grass *Posidonia oceanica* under conditions of competition. *Phytochemistry* 65(24):3211-20.
- Elton C. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Fernández-Palacios JM. 2004. Introducción a las Islas. *Ecología Insular / Island Ecology*. JM Fernández-Palacios y C Morici (eds.). Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET). Cabildo Insular de la Palma 21-55.
- Fraga P, Olives J, Juaneda J, Estaún I. 2003. Eliminación de una planta exótica invasora en un territorio insular. *Contribuciones al conocimiento de las Especies Exóticas Invasoras en España*. Libro de resúmenes del I Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras. Grupo Especies Invasoras (GEI). León. España.
- Frankel OH, Brown AHD, Burdon JJ. 1995. *The conservation of plant biodiversity*. Cambridge University Press. London.
- Genovesi P, Shine Cl. 2004. European strategy on invasive alien species. *Nature and Environment* 137. Ed. Council of Europe Publishing. Estrasburg.

- Gordon DR. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecol Appl* 8:975-989.
- Groves RH, Di Castri F. 1991. *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hager HA. 2004. Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* 139:140-149.
- Heger T. 2001. A model for interpreting the process of invasion: Crucial situations favoring special characteristics of invasive species. In: Brundu G, Brock JH, Camarda I, Child LE, Wade PM (eds.). *Plant Invasions. Species Ecology and Ecosystem Management*, pp. 3-10. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Heger T, Trepl L. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321.
- Heywood. 1989. Patterns, extents, and modes of invasions by terrestrial plants. In *Biological invasions: a global perspective*, ed. J.A. Drake *et al.*:31-60. John Wiley, Chichester.
- Hilton M, Duncan M and Jul A. 2002. Processes of *Ammophila arenaria* (Marram Grass) Invasion and Indigenous Species Displacement, Stewart Island, New Zealand. *Journal of Coastal Research* 21 (1):175–185.
- Hink VC, Ohmart RD. 1985. Middle Rio Grande biological survey. Final report to the U.S. Army Corps of Engineers, Albuquerque, N.M. 193 pages.
- Hobbs RJ, Huenneke LF. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conserv. Biol.* 6:324-337.
- Hurka H, Bleeker W, Neuffer B. 2003. Evolutionary Processes Associated with Biological Invasions in the *Brassicaceae*. *Biological Invasions* 5(4): 281-292.



- ISSG (Invasive Species Specialist Group) 2000. IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. New Zealand. Retrieved from <http://www.iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm> on 28 June 2005.
- Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164- 170
- Kowarik I. 2003. Human agency in biological invasions: secondary releases foster naturalization and population expansion of alien plant species. *Biological Invasions* 5: 293-312.
- Laaidi M, Laaidi K, Besancenot JP, Thibaudon M. 2003. Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma and Immunology* 91: 195-201.
- Lake CJ, Leishman MR. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117:215-226.
- López M, Izquierdo I, Martín JL, Rodríguez JL. 2003. Algunos datos sobre las especies exóticas de Canarias: hipótesis sobre la preferencia de hábitat. En *contribuciones al conocimiento de las especies exóticas invasoras en España*, pp. 94-95. I Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras. Ed. GEI. León.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2004. 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species database. Publicado por el Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEEI) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza UICN). Nueva Zelanda.

- Lloret F, Médail F, Brundu G, Hulme PE. 2004. Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important?. *Global Ecology and Biogeography* 13: 37-45.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10:689-710.
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P. 2004. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* 74(2): 261-280.
- Masalles RM, Carreras J, Farràs A, Ninot JM i Camarasa JM. 1992. Principals plantes superiors al·lòctones incorporades a la flora dels Països Catalans. A: *Història Natural dels Països Catalans. Plantes Superiors* (vol. 6.). Ed.: Carreras, J.; Folch, R.; Gosàlbez, J.; Llimona, X.; Puigdefàbregas, C. i Terradas, J. *Enciclopèdia Catalana*. Barcelona.
- Mayers HM, Bazely DR. 2003. *Ecology and Control of Introduced Plants. Ecology, Biodiversity and Conservation*. Cambridge University Press. United Kingdom.
- McNeely JA, Mooney HA, Neville LE, Schei PJ, Waage JK (ed.). 2001. *Una Estrategia Mundial sobre Especies Exóticas Invasoras*. UICN Gland (Suïza) y Cambridge (UK), en colaboración con el Programa Mundial sobre Especies Invasoras (GISP).
- Mitchel RS, Tucker GC. 1997. Revised checklist of New York Satate Plants. *NY State Museum Bulletin* 490. Albany.
- Moragues E and Traveset A. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122: 611-619
- Myers JH and Bazely DR. 2003. *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge University Press, Cambridge. UK.

- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.
- Pyšek P, Sádlo J, Mandák B. 2002. Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia, Praha* 74:97-186.
- Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, Webster Gl, Williamson M, Kirschner J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53:131-143.
- Rejmánek 1995. What makes a species invasive? In Pyšek P, Prach K, Rejmánek M and Wade M (eds). *Plant Invasions: General aspects and special problems*: 3-13. SPB Academia Publishing, Amsterdam. Holland.
- Rejmánek M, Richardson DM, Higgins SL, Pitcairn MJ, Grotkopp E. 2003 Ecology of invasive plants: state of the art. *In* Money HA, McNeelly JA, Neville L, Schei PJ, and Waage J (eds.). *Invasive alien species: searching for solutions*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107.
- Rose M, Hermanutz L. 2004. Are boreal ecosystems susceptible to alien plant invasion? Evidence from protected areas. *Oecologia* 139:467-477.
- Samways MJ, Taylor S. 2004. Impacts of invasive alien plants on red-listed South African dragonflies (Odonata). *South African Journal of Science* 100: 78-80.
- Sanz M, Dana ED, Sobrino E. 2004. *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España*. Dirección General para la Biodiversidad. Madrid, 384 pp.

- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA *et al.* 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:305-332.
- Sax DF, Gaines SD, Brown JH. 2002. Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *American naturalist* 160: 766-783.
- Scherer – Lorenzen M, Elend A, Nollert S, Schuze E-D. 2000. Plant invasions in Germany: general aspects and impact of nitrogen deposition. In: *Invasive Species in a Changing World*. Mooney HA, Hobbs R (eds.). Washington, DC: Island Press, pp. 351-368.
- Standish RJ, Williams PA, Robertson AW, Scout NA, Hedderley DI. 2004. Invasion by a Perennial Herb Increases Decomposition Rate and Alters Nutrient Availability in Warm Temperate Lowland Forest Remnants. *Biological invasions* 6(1): 71-81.
- Stohlgren TJ, Schell LD, Vanden Heuvel B. 1999. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain grasslands. *Ecol Appl.* 9:45-64.
- Thompson K, Hodgson JG, Grime JP, Burke MJW. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *J Ecol* 89:1054-1060.
- Vilà M, Weber E, D'Antonio C. 2000. Conservation Implications of Invasion by Plant Hybridization. *Biological Invasions* 2(3): 207-217
- Vilà M. 2001. Causas y consecuencias ecológicas de las invasiones. In eds.; R. Zamora, F.I. Pugnaire. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. Ed. CSIC-AEET. Madrid.
- UICN. 2000. UICN guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss caused by Alien Invasive Species.

- <http://iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm>.
- Vilà M, Weiner J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229-238.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological Invasion as global environmental change. *American Scientist* 84:218-228.
- Weber E. 2004. *Invasive plant species of the world. A referent guide to environmental weeds*. CABI Publishing. London. UK.
- Williamson M. 2002. Costs and consequences of non-indigenous plants in the British Isles. URL [www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben281.html](http://www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben281.html)
- Williamson M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall. London.
- Williamson M. 1993. Invaders, weeds and the risk from genetically modified organisms. *Experientia* 49:219-224.
- Willis AJ, Memmott J, Forrester RI. 2000. Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species?. *Ecology Letters* 3:275-283.
- Wittenberg R, Cock MJW (eds.). 2001. *Especies exóticas invasoras: Una guía sobre las mejores prácticas de prevención y gestión*. CAB Internacional, Wallingford, Oxon, Reino Unido, xvii – 228.
- Zerbe S, Choi IK, Kowarik I. 2004. Characteristics and habitats of non-native plant species in the city of Chonju, southern Korea. *Ecological Research* 19:91-98.



## Bloque II

---



## Especies Exóticas Invasoras en las Islas Baleares





## **2.1 Las plantas introducidas en las Islas Baleares**

E Moragues y J Rita



AGAVE AMERICANA



CONYZA BONARIENSIS



PENNISETUM VILLOSUM



FICUS CARICA

*Documents Tècnics de Conservació II<sup>a</sup> època, núm 11  
(2005). Conselleria de Medi Ambient. Govern Balear*

Las islas Baleares no son una excepción a este fenómeno global de introducción de especies, todo lo contrario: desde la ocupación humana de estos territorios muchas especies vegetales han sido introducidas y muchas de ellas se han incorporado a nuestra flora. En el caso de las islas Baleares existen numerosos interrogantes acerca del origen del paisaje actual. La vegetación mediterránea occidental, no puede contemplarse únicamente desde la perspectiva de la evolución climática sino que es también atribuible a la intervención humana (Pérez-Obiol *et al.* 2000). Hay plantas de introducción muy antigua que no las sabemos diferenciar de las especies autóctonas, y plantas introducidas que han pasado a formar parte de nuestro paisaje (como es el caso de la caña, las chumberas, los agrios o las palmeras). Del resto de plantas exóticas introducidas, podemos encontrar las que se comportan como especies invasoras, creciendo rápidamente y desplazando a la flora local: el caso de la patata frita (*Carpobrotus* spp.) es una de las más conocidas

En esta tesis se ha hecho una evaluación del estado de la cuestión en las Islas Baleares. Con una revisión de la bibliografía actual y los datos de campo acumulados hemos podido confeccionar el primer catálogo de las especies de plantas vasculares introducidas en nuestra flora, y hemos podido reconocer las especies más abundantes y peligrosas (ver apartado 2.4 Habitat distribution of exotic invasive plants on the Island of Mallorca (Spain). Alien impact indexes).

Para cualquier botánico sería un sueño poder reconocer el paisaje que había antes de la llegada del hombre. Sabemos que se han producido transformaciones muy profundas tanto de la flora como del paisaje. Tal vez nos llevaríamos algunas sorpresas importantes: algunas de las plantas que hoy

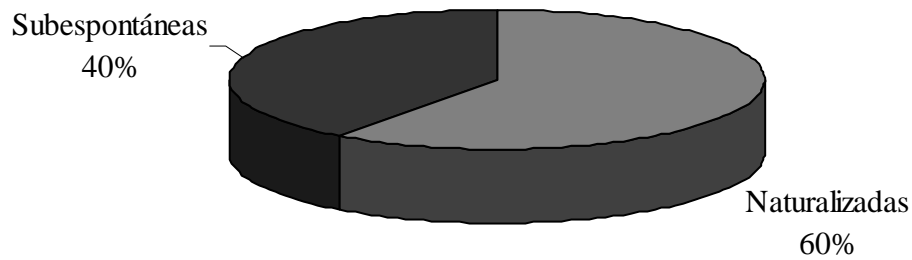
en día son vulgares tal vez no se encontraban, mientras que otras que eran importantes en aquella época han desaparecido en la actualidad. Cuando se ve la extraordinaria capacidad de colonización que pueden tener algunas especies de plantas y la capacidad de transformación que tiene el hombre, nos damos cuenta que todas las hipótesis de cómo era el pasado se parecen mucho a aquella historia de un grupo de ciegos intentando describir un elefante, pero cada uno cogiendo una parte diferente del animal.

### 2.1.1. ¿Cuántas especies invasoras se encuentran en las Baleares?

Alrededor de 308 especies, en las islas Baleares, se pueden considerar como no nativas. Esto quiere decir que el 16 % de la flora total de las Islas son especies naturalizadas o subespontáneas (sin considerar las plantas cultivadas, los arqueófitos de los cuales falta mucha información y los táxones de origen dudoso). Estas cifras son forzosamente provisionales, pues la entrada de especies es constante y con el tiempo se irán incorporando nuevas especies; por otro lado, muchas especies introducidas en tiempos antiguos son difícilmente detectables como tal por la falta de datos, puede ser que en un futuro se puedan ir reconociendo.

De este 16 %, solo un 9.5 % pueden ser consideradas especies naturalizadas, mientras que el 6.4 % restante son subespontáneas o adventicias. Esto representa que un 60.0 % del catálogo de especies exóticas son naturalizadas y un 40 % son subespontáneas (Fig. 1). Un 14,6 % de las especies exóticas (45 especies) pueden recibir la consideración de invasoras en sentido amplio (Ver tabla 2 del capítulo 2.4. Página 177-178). De todas maneras, algunas especies que hoy no son un problema inmediato podrían llegar a ser invasoras en el futuro porque ya lo son en otras zonas del mundo (ej: *Lantana camara* (forma parte de las 100 peores plantas invasoras (*The 100 worst Invasive alien Species*) publicadas por ISSG (Grupo de Especialistas de Especies Invasoras) en el GISP (Programa global sobre especies invasores) (<http://www.issg.org/booklet.pdf>), *Cortaderia selloana* y *Pennisetum setaceum* entre otras).

Sin embargo, hemos de destacar que estos cálculos se han hecho sin considerar muchos arqueófitos, básicamente porque no tenemos suficiente información para saber cuáles son, pero es cierto que muchas especies introducidas por el hombre se hayan integradas en nuestros ecosistemas. Con toda probabilidad la mayoría debían de ser de origen mediterráneo, por lo que sabemos que infravaloramos la aportación que nuestra región hace al conjunto de la flora alóctona. Haciendo constar esto, hemos de hacer notar que en las zonas donde se ha evaluado exhaustivamente el papel de los arqueófitos (como en el Reino Unido o Chequia) la flora alóctona supera el 30 % de la flora total.



**Figura 1.** Número de especies exóticas introducidas en las Baleares en función de su status en el medio natural.

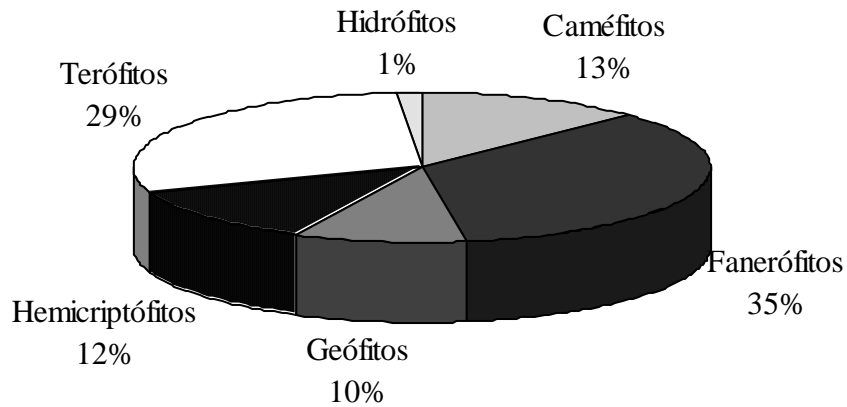
Nuestros datos son un poco inferiores a los encontrados en otras islas, especialmente de carácter oceánico. Por un lado, esto puede indicar una mayor resistencia de los ecosistemas mediterráneos a la invasión de las especies exóticas. Pero también es probable que infravaloremos las cifras, porque muchas de las especies introducidas podrían ser de origen mediterráneo y haber llegado en tiempos muy antiguos, y ahora pasan desapercibidas. En este momento, no nos es posible discriminarlas de las que existen antes de la colonización de las Baleares.

Datos similares a los encontrados en las islas y presentados en el International Workshop: Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World. Mèze (Hérault). France son: El 15% de la flora total de Chile (690 spp.) corresponde a plantas exóticas, encontrándose el 57% de las mismas en ecosistemas mediterráneos (Bustamante *et al.* 2005). También el 15% de la flora de Bulgaria son especies de origen antropogénico (1/4 son arqueofitos, 1/4 son neofitos y de la mitad restante no se tiene información suficiente). El 25,4% (141 plantas exóticas) del total de plantas presentes en la Reserva Natural de Ernesto Tornquist provincial Park (Argentina) son plantas exóticas que se establecen en ecosistemas naturales (Zalba *et al.* 2005). En Portugal, más del 15% del total de la flora son especies exóticas (Marchante *et al.* 2005).

## 2.1.2. Análisis de los biotipos y las familias

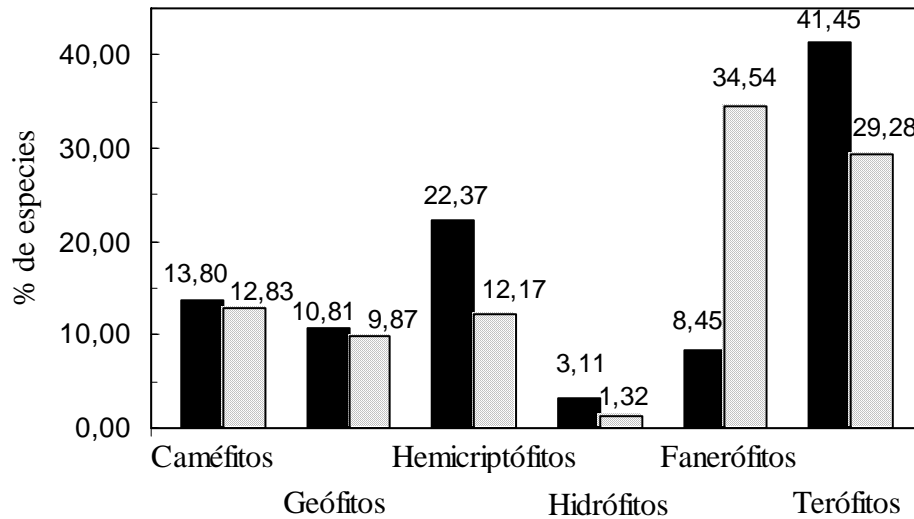
### 2.1.2.1. Formas Vitales

De acuerdo con la clasificación de formas biológicas de Raunkjaer (1934), los fanerófitos (árboles, grandes arbustos, grandes plantas herbáceas) representan la forma vital más frecuente entre la flora introducida (34.4 %) seguidos en una proporción notable por las plantas de ciclo anual (terófitos), con un 29.5 % (Fig. 2).



**Figura 2.** Porcentaje de los principales biotipos en la xenoflora de las Baleares.

Este patrón es claramente desarmónico cuando se compara con la flora autóctona, que se caracteriza precisamente por la falta de fanerófitos (8.5 %), especialmente árboles, y una mayor proporción de terófitos (41.5 %) (Payeras y Rita 2005) (Fig. 3).



**Figura 3.** Frecuencia de las formas vitales para las especies nativas (barras de color negro) y las especies exóticas introducidas en las Baleares (barras punteadas). Entre las especies exóticas predominan las especies arbustivas y las plantas anuales. Esta sobrerepresentación de estas dos formas vitales se puede deber a la introducción de árboles ornamentales y plantas de cultivos.

Hay que destacar que las plantas perennes normalmente son las invasoras más agresivas de los hábitats naturales, y son un peligro emergente para la vida silvestre de los ecosistemas (Crawley *et al.* 1997; Mack *et al.* 2000; Kritis *et al.* 2003). Esta desarmonía muestra también que la flora exótica no surge de un grupo de plantas cogidas al azar de la amplia fuente



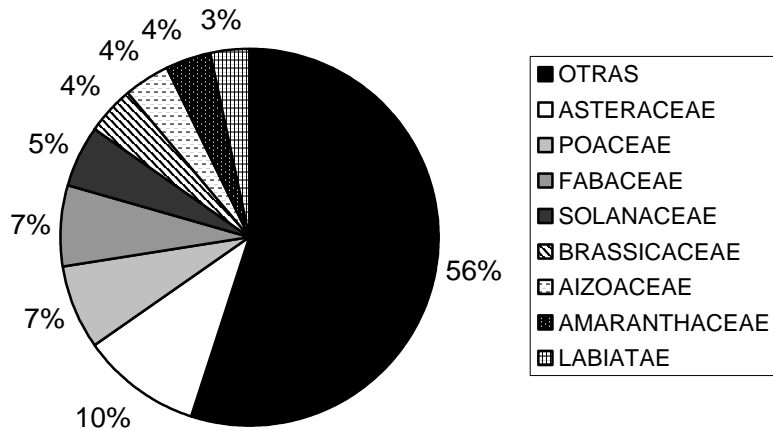
florística del Mediterráneo; más bien han sido fuerzas selectivas las que han favorecido unas formas vitales sobre las otras. Los árboles y otras especies de tamaño grande han sido seleccionados e introducidos con un uso específico (ornamental, medicinal, forestal, etc.), mientras que las especies anuales han llegado sobretodo de forma involuntaria como contaminantes de las semillas de las plantas cultivadas.

En las Baleares, los hidrófilos son un grupo muy poco importante; con la excepción de la caña, planta invasora de torrentes y canales. Esto es interesante porque en otros territorios hay problemas serios en las zonas húmedas por la presencia de especies invasoras.

No se puede dar un patrón morfológico común que caracterice todas o la mayor parte de las especies alóctonas de nuestras Islas. Más bien hay un abanico de formas que colonizan un ambiente u otro.

#### *2.1.2.2 Familias*

Podemos encontrar especies exóticas invasoras en todos los grupos taxonómicos más importantes. Estas especies se agrupan en 78 familias, 8 de las cuales representan el 44 % del total (por orden de importancia: *Asteraceae* 10,16 %, *Poaceae* 7,5 %, *Fabaceae* 6,9 %, *Solanaceae* 5,3 %, *Brassicaceae* 4,3 %, *Aizoaceae* 3,9 % *Amarantaceae* 3,9 %, *Labiatae* 3,3 %) (Fig. 4).



**Figura 4.** Porcentaje de las principales familias en la flora alóctona de Baleares.

Datos similares se pueden encontrar en otras islas del mediterráneo (Creta, Córcega, Malta y Cerdeña), donde las *Caryophyllaceae*, *Asteraceae* y *Poaceae* son las familias con mayor número de especies exóticas y con mayor promedio de abundancia (Lloret *et al.* 2005). Las *Asteraceae* y *Poaceae* también fueron las familias más importantes en número de representantes de plantas exóticas a nivel nacional en el año 2001 (Vilà *et al.* 1999).

Esta distribución de las plantas exóticas en grupos taxonómicos principales, se puede explicar por la presencia de diferentes características morfológicas o atributos que favorecen la expansión de estos táxones. Tales como: la producción elevada de semillas, la dispersión a largas distancias por el viento, la nemocoria, largos períodos de floración estival y métodos de reproducción asexual. La alta representación de táxones de la familia de las *Aizoaceae* se puede explicar por su uso extensivo como plantas ornamentales adaptadas al clima Mediterráneo y con escasas necesidades hídricas.

Todas las plantas exóticas pertenecientes a las familias más representativas provienen de diversas áreas de distribución y abarcan todas las formas vitales posibles. No existe entre ellas una pauta común ni en origen geográfico ni en biotipos, sino que forman parte de un gran abanico de diversificación morfológica y ecológica. Podemos destacar que más del 50 % de las especies de cada una de las principales familias están naturalizadas, pudiendo llegar a cifras del 82-83 % en el caso de las *Amaranthaceae* y *Poaceae* respectivamente.

### **2.1.3. Los ambientes colonizados y principales especies en las Islas Baleares**

Las especies exóticas invasoras están causando enormes daños a la biodiversidad y a los valiosos sistemas agrícolas naturales de los que dependemos (McNeely *et al.* 2001).

Muchos de los datos que a continuación se presentan están extraídos del artículo realizado para la isla de Mallorca (ver apartado 2.4.).

Los ambientes que se encuentran más afectados (en término de número de especies) por la invasión de especies exóticas son, por orden de importancia: los márgenes de caminos, los torrentes, los campos de cultivo y, en menor cantidad, las costas rocosas, los sistemas dunares y las zonas húmedas (Moragues and Rita 2003; Rita and Moragues 2003). A diferencia de lo que pasa en otros medios insulares, se han encontrado valores muy bajos de infestación dentro de las comunidades leñosas, como los bosques y las garrigas. Parece que en nuestras islas mediterráneas los ambientes más maduros y estables se muestran muy resistentes a la invasión; por el contrario, los hábitats abiertos i/o permanentemente perturbados son los más sensibles a la invasión de las especies exóticas.

¿Porqué hay comunidades más resistentes a las invasiones biológicas? Las características bióticas y abióticas, tales como una elevada diversidad, ecosistemas maduros, falta de perturbación humana, una cobertura vegetal más densa (Rejmánek 1989) o la disponibilidad de los recursos (Stohlgren *et al.* 1999), presumen de ser los factores responsables de la resistencia de los

ecosistemas. Por lo que, el éxito de la invasión depende tanto de las características de las especies invasoras como de las características de los ecosistemas invadidos (Heger and Trelpl 2003). Así, una especie puede comportarse como invasora en un territorio y/o ecosistema y no serlo en otro.

En los **torrentes** hemos encontrado un elevado grado de infestación de especies no nativas que, con toda probabilidad, se debe a la proximidad de los núcleos urbanos, que facilitan la llegada y, después el establecimiento de las especies que no son propias de nuestra región mediterránea. También la mayor humedad del suelo que en estas zonas puede darse en el verano facilita la permanencia de especies que no son propias de climas mediterráneos. Por otro lado, el régimen hídrico espasmódico, tan propio de nuestro clima, genera perturbaciones constantes y provoca que estos ambientes tengan una cierta equivalencia con las zonas alteradas por el hombre. Aunque es evidente, que en los torrentes humanizados la infestación es mucho más importante que en los torrentes bien conservados; en este sentido, las herramientas de limpieza de los torrentes, para evitar inundaciones, pueden favorecer la penetración de exóticas en estas zonas. Muchos árboles se encuentran naturalizados en estos tipos de hábitats, como *Ipomoea indica*, *Ailanthus altissima* o plantas herbáceas como *Aster squamatus*, *Paspalum paspalodes* y *Mirabilis jalapa*, pueden ser muy comunes o invasoras (Tabla 1). Pero el caso más grave es el de *Arundo donax* (la caña), que es una especie invasora dominante en muchos torrentes de las tres islas mayores. La presencia de la caña supone una transformación radical del ecosistema y la expulsión de la mayor parte de las especies propias de estos ambientes. Esta especie forma parte de las 100 peores plantas invasoras a nivel mundial publicadas por ISSG (<http://www.issg.org/booklet.pdf>). Plantas similares a las encontradas en los

torrentes de las Baleares, también están presentes en los torrentes de Portugal (Aguilar *et al.* 2001).

---

<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Ipomoea indica</i>
<i>Amaranthus hybridus</i>	<i>Mirabilis jalapa</i>
<i>Amaranthus retroflexus</i>	<i>Paspalum paspalodes</i>
<i>Apium graveolens</i>	<i>Phytolaca americana</i>
<i>Artemisia verlotiorum</i>	<i>Platanus</i> spp.
<i>Arundo donax</i>	<i>Populus</i> spp.
<i>Aster squamatus</i>	<i>Ricinus communis</i>
<i>Celtis australis</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>
<i>Chasmanthe floribunda</i>	<i>Spartium junceum</i>
<i>Clematis vitalba</i>	<i>Tropaeolum majus</i>
<i>Cyperus alternifolius</i>	<i>Ulmus</i> spp.
<i>Fraxinus angustifolia</i>	

---

**Tabla 1.** Especies introducidas más frecuentes en los torrentes de las Baleares

La disponibilidad de luz, de suelo vacío y el pH del suelo son también características importantes para las especies exóticas que colonizan los torrentes (Rose and Hermanutz 2004). Hay que decir, además, que estas áreas actúan como corredores para la expansión de las especies exóticas (Pyšek and Prach 1993; Planty-Tabacchi *et al.* 1996).

Afortunadamente, en las **zonas húmedas** no hay, por el momento, problemas graves a causa de la invasión de especies alóctonas (con la excepción de *Arundo donax*), como pasa en otros territorios (como es el caso de la costa Cantábrica). *Cotula coronopifolia* se ha detectado desde hace bastantes años en la albufera de Alcudia, pero hasta el momento no se ha

extendido de forma preocupante (sin que se pueda descartar que pueda hacerlo en un futuro).

Los ambientes donde la invasión de especies alóctonas supone un mayor riesgo para la biodiversidad son las **costas rocosas**, los **acantilados** y, en menor medida, los **sistemas dunares**, no tanto por el número de especies como por su comportamiento invasor en zonas muy vulnerables. Efectivamente, estos ambientes son ricos en especies endémicas y amenazadas y, al mismo tiempo, presentan estructuras abiertas en las que las especies exóticas pueden instalarse. Estos ambientes son invadidos, principalmente, por especies perennes de hojas y tallos suculentos, especialmente adaptadas a climas semiáridos: *Opuntia* spp., *Agave americana*, *Aloe* spp. y *Carpobrotus* spp. (Tabla 2). En las costas de Menorca también se ha encontrado *Pittosporum tobira* (Pere Fraga, com. per.), que no responde al patrón de este grupo. Algunas de estas especies se comportan realmente como invasoras, afectan seriamente el funcionamiento de las comunidades nativas y amenazan la supervivencia de algunas especies endémicas exclusivas de estas áreas.

Así, el problema generado por *Carpobrotus* spp. en nuestras costas es tan importante que se han desarrollado diferentes iniciativas para erradicarlo, como se ha comentado en otros apartados.

---

*Aeonium* spp.  
*Agave americana*  
*Aloe* spp.  
*Aptenia cordifolia*  
*Carpobrotus* spp.  
*Disphyma crassifolium*  
*Ficus carica*  
*Limoniastrum monopetalum*  
*Opuntia* spp.  
*Pittosporum tobira*  
*Senecio cinerarea*  
*Stenotaphrum secundatum*

---

**Tabla 2.** Plantas introducidas más frecuentes en la costa rocosa, dunas y acantilados de Baleares

La parte interior de las **garrigas** y **bosques** ha sido, hasta el momento, poco afectada por la presencia de especies exóticas. Parece que nuestros ecosistemas leñosos son bastantes resistentes a la penetración de estas especies y, puede ser, que solo las plantas de origen mediterráneo puedan llegar a ser un problema en el futuro. Es el caso, por ejemplo, de *Spartium junceum*, sus poblaciones aparentemente se están incrementando y podrían introducirse en zonas forestales si se diese una perturbación fuerte (por ejemplo un incendio) en las zonas que ya ocupa. Algunas especies como *Opuntia maxima*, *Agave americana*, *Aloe arborescens*, *Lantana camara*, *Senecio angulatus*, *Anredera cordifolia*, etc. pueden ocupar las zonas periféricas de bosques y garrigas, a menudo al lado de urbanizaciones y carreteras.



En los ambientes más perturbados por el hombre, como son los **márgenes de caminos** y los **campos de cultivo**, son colonizados por un amplio número de especies alóctonas, muchas de las cuales son de origen americano y de ciclo anual (terófitos). Muchas de estas especies desarrollan su ciclo vital durante el verano y principios de otoño, un tiempo en el cual la flora mediterránea se encuentra en una fase de latencia (bulbos, semillas, etc.). Estas plantas aprovechan este «vacío» tan característico de la vegetación mediterránea: ocupan el mismo territorio que las especies locales y se alternan en el tiempo. Muchas de estas especies pertenecen a la familia de las asteráceas, que se dispersan fácilmente por anemocoria (*Aster squamatus*, *Conyza bonariensis*, *C. sumatrensis*), a las amarantáceas (*Amaranthus blitoides*, *A. retroflexus*, *A. hybridus*) y euforbiáceas (*Chamaesyce postrata*, *Ch. serpens*, etc.) (Tabla 3). Estas «malas hierbas» no suelen ser consideradas invasoras en sentido estricto porque tienen pocas capacidades de colonizar los ambientes poco perturbados y su tiempo de floración no parece que afecte el desarrollo de la flora local, al margen de alguna importante excepción como es el caso de *Oxalis pes-caprae*, que florece en invierno.

<i>Abutilon theophrastii</i>	<i>Myoporum tenuifolium</i>
<i>Acacia</i> spp.	<i>Nicotiana glauca</i>
<i>Agave americana</i>	<i>Nosthoscordum borbonicum</i>
<i>Ailanthus altísima</i>	<i>Oenothera rosea</i>
<i>Amaranthus</i> spp.	<i>Opuntia maxima</i>
<i>Anredera cordifolia</i>	<i>Oxalis pes-caprae</i>
<i>Artemisia arborescens</i>	<i>Parkinsonia aculeata</i>
<i>Aster squamatus</i>	<i>Pennisetum</i> spp.
<i>Bromus catharticus</i>	<i>Phoenix</i> spp.
<i>Ceratonía siliqua</i>	<i>Phytolacca americana</i>
<i>Cercis siliquastrum</i>	<i>Prunus dulcis</i>
<i>Chamaesyce</i> spp.	<i>Punica granatum</i>
<i>Conyza</i> spp.	<i>Robinia pseudoacacia</i>
<i>Cortaderia selloana</i>	<i>Senecio angulatus</i>
<i>Datura</i> spp.	<i>Setaria parviflora</i>
<i>Echinochloa colonum</i>	<i>Solanum bonariense</i>
<i>Lantana camara</i>	<i>Solanum linnaeanum</i>
<i>Lonicera japonica</i>	<i>Sorghum</i> spp.
<i>Mesembryanthemum cristalinum</i>	<i>Spartium junceum</i>
<i>Melia azedarach</i>	<i>Vitis vinifera</i>
<i>Mirabilis jalapa</i>	<i>Xanthium</i> spp.

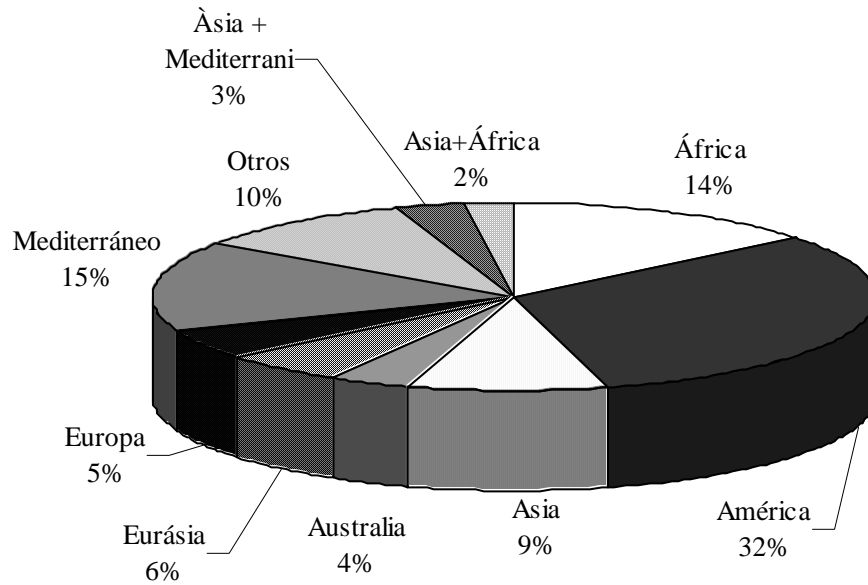
**Tabla 3.** Especies introducidas más frecuentes en los campos de cultivo, márgenes de caminos y zonas alteradas de las Baleares

Es probable que la continua expansión de las actividades económicas aumente la vulnerabilidad de las comunidades a la invasión (McNeely *et al.* 2001).

#### **2.1.4. El origen de las plantas exóticas en las Baleares**

En general, las especies de origen no europeo son las exóticas más abundantes en las Baleares (Mallorca y Menorca) y en otras islas del Mediterráneo (Lesvos, Rodas, Creta, Malta, Córcega y Cerdeña) (Lloret *et al.* 2004). Menos de un 10% de las especies alóctonas de las Baleares son de origen europeo (en contraposición con lo que pasa en el Reino Unido (Crawley *et al.* 1997), pero si añadimos las especies exóticas mediterráneas (ya que la mayoría se encuentran también en la zona europea), entonces podríamos considerar que cerca de un 30% pertenecen a nuestro entorno geográfico. Aún así, no superan las de origen americano, que suman el 32% de las exóticas de las Islas (a nivel peninsular suponen un 38% (Sanz *et al.* 2004). África con un 16% y Asia con un 9% son otras zonas que aportan especies exóticas (Fig. 5). Estas cifras, no hacen más que confirmar que la mejor adaptación de un xenófito está ligada a la afinidad climática con la región de procedencia (Fraga *et al.* 2004).

Pyšek *et al.* (2003) estudió la secuencia temporal de la llegada de especies exóticas a la República Checa: Las especies de origen Europeo, las de introducción deliberada (no accidental) y las cultivadas (no ornamentales) fueron las primeras en llegar, principalmente las especies anuales y las de floración temprana.



**Figura 5.** Clasificación según el origen biogeográfico de las especies introducidas en las Baleares.

Las plantas de origen mediterráneo presentan ciertas dificultades de ser reconocidas como introducidas, ya que se encuentran dentro de su área geográfica y a menudo su origen es dudoso. La interpretación de los cambios producidos en el paisaje vegetal de las Baleares viene determinado, en parte, por la cuantificación de la influencia antrópica (Pérez-Obiol *et al.* 2000). Algunas de introducción antigua están completamente integradas en nuestro paisaje como pasa con muchos árboles, como es el caso del algarrobo (*Ceratonia siliqua*), el almez (*Celtis australis*) o la higuera (*Ficus carica*), el territorio original del cual ya no se sabe con certeza; o con plantas que seguramente tuvieron un uso en el pasado, como el ajenjo de montaña (*Artemisia arborescens*), o que todavía lo tienen hoy en día, como pasa con la vid (*Vitis vinifera*) o la zulla (*Hedysarum coronarium*). También muchas

plantas mediterráneas fueron introducidas en los jardines, como el acanto (*Acanthus mollis*) o los canarios (*Spartium junceum*).

Actualmente, también pasa que especies autóctonas son utilizadas en jardinería, y a partir de los jardines se están formando poblaciones nuevas donde difícilmente llegarían de forma natural; en el peor de los casos estas poblaciones de origen alóctono pueden estar constituidas a partir de razas genéticas diferentes y ser un foco de contaminación genética de las razas locales (está pasando con *Santolina chamaecyparissus*, por ejemplo? o con *Euphobia paralias* en la restauración de dunas en Formentera?).

Algunos ejemplos de plantas mediterráneas de las cuales tenemos serias dudas de que sean realmente nativas, y que pensamos que podrían ser de introducción antigua pero que no están documentadas, son: *Cyperus rotundus* L., *Amaranthus graecizans* L. subsp. *sylvestris* (Vill.) Brenan., *Digitaria sanguinalis* (L) Scop., *Echinochloa crus-galli* (L.) Link., *Panicum repens* L., *Portulaca oleracea* L., *Ecbalium elaterium* A. Richard, *Tribulus terrestris* L., *Lygeum spartum* L., *Stipa tenacissima* L. (en Ibiza), *Heliotropium europaeum* L., *Anagyris foetida* L., *Conium maculatum* L., *Withania somnifera* (L.) Dunal, *Hyoscyamus albus* L., *Papaver somniferum* L. subsp. *setigerum* (DC.) Arcangeli y *Vinca difformis* Pourr.

Por otro lado, a veces se pone en duda el origen autóctono de especies mediterráneas utilizadas por el hombre desde tiempos seculares. Los casos más paradigmáticos son los del pino blanco (*Pinus halepensis*) y el acebuche (*Olea europaea*), pero los registros de sedimento polínico de los niveles

anteriores a la llegada del hombre no dejan duda de su condición como nativos (Burjachs *et al.* 1994; Gil *et al.* 2002).

El espectacular desarrollo de los valores de *Olea* desde los 6.000 años AC son indicativos de la importancia paisajística del acebuche (Yll *et al.* 1995). En la isla de Menorca, los registros polínicos obtenidos reflejan la presencia, relativamente elevada, de *Pinus* durante el período Boreal e inicios del Atlántico, que según los autores quedaría atribuída a aportes llegados del continente (Yll *et al.* 1995). Desde los 1.500 años AC hasta el presente, quedarían reflejadas las formaciones vegetales actuales de carácter arbustivo que imperan en gran parte de la isla de Menorca dominadas por *Quercus coccifera* y *Olea europaea* var. *sylvestris*, con un escaso recubrimiento arbóreo de *Pinus halepensis* (Yll *et al.* 1995). El caso de la encina carrasca (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) en Ibiza también ha sido polémico, ya que autores tan relevantes como Oriol de Bolòs (1996) y Salvador Rivas Martínez (1987) tienen opiniones contradictorias: el primero a favor de que se trata de una especie introducida en esta isla (criterio que nosotros compartimos) y el segundo opina que se trata de una especie autóctona (de hecho vive en la costa peninsular cercana). A pesar de esto, nos muestra la dificultad para tener criterios sólidos para evaluar correctamente estas especies sin datos paleobotánicos. Aunque hay que tener en cuenta que para determinar el origen antrópico de las especies se debería observar que existen una serie de cambios idénticos en una misma región en fechas variables, sin ningún orden natural; y al mismo tiempo los cambios deben estar marcados por testigos de la actividad humana (polen de plantas segetales, ruderales, nitrófilas, etc. (Pérez-Obiol *et al.* 2000).

### **2.1.5. Medidas de gestión**

Sin duda la mejor estrategia es prevenir la introducción de especies exóticas que puedan convertirse en invasoras (McNeely *et al.* 2001).

Una vez que las plantas introducidas se han vuelto invasoras, la erradicación es muy difícil y en cualquier caso muy costosa económicamente. La manera más eficaz de evitar llegar a este punto son los protocolos de actuación de carácter preventivo que podrían evitar algunos de estos problemas.

La mayor parte de la literatura aconseja realizar actuaciones de prevención para poder afrontar el problema en sus fases iniciales de infestación, momento en el cual no hay una urgencia inmediata y las acciones se pueden hacer con cierta planificación. Estas actuaciones han de poder discriminar el hecho de que algunas plantas son conscientemente introducidas (se recomienda la normalización de los análisis de riesgos y de los procedimientos de gestión de riesgos, por ejemplo, tomando como punto de partida los análisis y los procedimientos de gestión de riesgos desarrollados en el marco del Protocolo de Cartagena del CDB (McNeely *et al.* 2001) mientras que otras llegan de forma no intencionada (entonces son precisos mecanismos de vigilancia y respuesta rápida mediante sistemas de cooperación con los sectores del comercio, turismo, gobierno...). De todas formas, sabemos que algunas especies ya son invasoras y se han extendido por nuestro territorio: tampoco podemos dejarlas de lado, sino que también se pueden realizar actuaciones para reducir el problema que generan, con una cierta modulación en función de la capacidad para abordar este problema y en función de su

gravedad, por lo tanto, es necesario establecer una prioridad en las actuaciones de erradicación.

Todo esto parece mucho más sencillo si existieran unos programas de concienciación social a favor de la erradicación de las especies invasoras, y para la investigación con el fin de conocer los mecanismos de invasión y la distribución de estas especies. La concienciación del público, la legislación, la información, la gestión, la educación, y la formación son áreas esenciales en las que hay que trabajar (McNeely *et al.* 2001, Mohler 2001).

En definitiva, es necesario una especie de plan que aborde el problema de las especies alóctonas de una forma integral. Este plan puede aprovechar los principios establecidos de forma internacional, como por ejemplo la *Global Strategy on Invasive Alien Species* del Global Invasive Species Program (GISP) 2001 (<http://www.gisp.org>) o la *Guía para la elaboración de marcos jurídicos e institucionales relativos a las especies exóticas invasoras* de la UICN (2000).

Por nuestra parte, y sobre la base de lo que acabamos de decir, proponemos las medidas de actuación siguientes:

### 1. Detección

Una “alerta temprana”: la capacidad de predecir dónde se podría producir la invasión de una especie exótica y predecir qué especies podrían convertirse en invasoras en un área determina (McNeely *et al.* 2001).



Descubrir las especies que podrían llegar a ser invasoras en las fases iniciales de infestación es uno de los retos más importantes y más eficientes. Para realizar esto sería necesario disponer de:

- Una lista de especies que podrían ser peligrosas (Tabla 4).
- Un manual de identificación de estas especies.
- Una red de vigilancia compuesta por personas que en su actividad diaria habitual (agentes de medio ambiente, por ejemplo) puedan reconocer y avisar cuando observen alguna de las especies de la lista señaladas en los puntos anteriores.
- Unos cursos de formación para los miembros de la red de vigilancia.

## 2. Erradicación de especies peligrosas poco dispersas

Una vez detectadas las poblaciones de especies peligrosas, sería necesario hacer planes de actuación para erradicarlas, siempre sobre una base científica. Los pasos a realizar podrían ser:

- Crear una base de datos de localidades donde se han observado especies potencialmente invasoras y que se puede ir enriqueciendo con las observaciones que los miembros de la red de vigilancia puedan hacer a lo largo del tiempo.
- Diseñar un plan de erradicación teniendo siempre en cuenta las implicaciones que podría causar a los ecosistemas.

- Hacer actuaciones de erradicación sobre especies concretas allí donde sea posible (contando con la autorización de la propiedad, zonas accesibles, etc.) y con el asesoramiento constante de un grupo cualificado de técnicos.
- Hacer un seguimiento de las localidades donde se han hecho actuaciones para evitar la recolonización y garantizar la erradicación.

---

<i>Abutilon theophrasti</i>	<i>Kalanchoe daigremontiana</i>
<i>Aeonium arboreum</i>	<b><i>Lantana camara</i></b>
<b><i>Agave</i> spp.</b>	<i>Limoniastrum monopetalum</i>
<i>Ailanthus altissima</i>	<b><i>Lonicera japonica</i></b>
<b><i>Aloe</i> spp.</b>	<i>Mirabilis jalapa</i>
<i>Anredera cordifolia</i>	<i>Myoporum tenuifolium</i>
<i>Artemisia arborescens</i>	<b><i>Nicotina glauca</i></b>
<i>Arundo donax</i>	<b><i>Opuntia</i> spp.</b>
<b><i>Carpobrotus</i> spp.</b>	<b><i>Parkinsonia aculeata</i></b>
<i>Chasmanthe floribunda</i>	<b><i>Paspalum paspalodes</i></b>
<i>Clematis vitalba</i>	<b><i>Pennisetum</i> spp.</b>
<b><i>Cortaderia selloana</i></b>	<b><i>Pittosporum tobira</i></b>
<b><i>Cotula coronopifolia</i></b>	<b><i>Ricinus communis</i></b>
<i>Cuscuta campestris</i>	<b><i>Senecio angulatus</i></b>
<b><i>Cyperus alternifolius</i></b>	<i>Solanum linnaeanum</i>
<b><i>Disphyma crassifolium</i></b>	<b><i>Spartium junceum</i></b>
<b><i>Eschscholzia californica</i></b>	<b><i>Stenotaphrum secundatum</i></b>
<b><i>Helianthus tuberosus</i></b>	<b><i>Tropaeolum majus</i></b>
<b><i>Ipomoea indica</i></b>	

---

**Tabla 4.** Especies introducidas en las Baleares que merecen algún tipo de actuación para su control. En negrita las especie que consideramos que tienen prioridad (se han incluido algunas que son poco frecuentes, y se necesita evaluar su comportamiento y distribución).

### 3. Erradicación en los espacios naturales protegidos

Sabemos que algunas especies son de erradicación imposible, o al menos extremadamente costosa. Pero en algunos casos la erradicación puede ser viable en zonas concretas a causa de su valor como espacio natural protegido o por la presencia de especies o ambientes sensibles. El proceso de actuación podría consistir en:

- Identificación de especies y zonas donde existen problemas concretos por la presencia de especies invasoras.
- Redacción de planes de actuación diseñados para estas zonas y especies en concreto.
- Ejecución y seguimiento de los planes anteriores.

### 4. Limitación del comercio de especies de jardinería peligrosas y de otras actividades que pueden favorecer la expansión de las especies invasoras

Sabemos que muchas de las especies invasoras son introducidas como plantas de jardinería (Tabla 5). Pero la realidad, es que el número de especies peligrosas es muy pequeño frente a la cantidad de especies utilizadas en jardinería. Por tanto, el problema no es de carácter general sino concreto respecto de un número reducido de especies. En este sentido se considera necesaria una regulación del comercio que pueda prevenir la llegada de las especies que puedan generar problemas, como se ha hecho en otras zonas (sin entrar en la oportunidad de regular las cuarentenas de una forma más genérica, ver Schrader and Unger 2003).

- Crear un catálogo de especies de jardinería que son peligrosas por su comportamiento como invasor (ver tabla 5: Principales especies de jardín potencialmente invasoras).
- Regular jurídicamente las precauciones que hay que tener con el comercio de las especies catalogadas, con una graduación del nivel de control (que puede ir desde la prohibición total hasta la necesidad de autorizaciones para la entrada en las Islas).
- Regular jurídicamente el mantenimiento de jardines con especies potencialmente peligrosas.
- Regular jurídicamente algunas actividades que puedan resultar peligrosas para la expansión de especies invasoras (jardinería cerca de zonas sensibles, limpieza de torrentes, etc.).

## 5. Divulgación

La regulación o las actuaciones de erradicación necesitan soporte social para que puedan tener éxito. La sociedad en general ha de recibir la información necesaria para que puedan conocer el problema de las especies invasoras y puedan cambiar su percepción de algunas plantas invasoras (también es válido para los animales). Así, las actuaciones de divulgación son imprescindibles casi antes de comenzar las actuaciones concretas. Los casos de *Carpobrotus* spp. y *Caulerpa taxifolia* han tenido suficiente resonancia para partir de un sustrato que ya está un poco maduro, y por tanto esta información puede llegar con más facilidad.

<i>Acacia</i> spp.	<i>Lampranthus roseus</i>
<i>Aeonium arboreum</i>	<i>Lantana camara</i>
<i>Agave americana</i>	<i>Limoniastrum monopetalum</i>
<i>Agave sisalana</i>	<i>Lippia filiformis</i>
<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Lonicera japonica</i>
<i>Albizia lophantha</i>	<i>Malephora purpureo-crocea</i>
<i>Aloe arborescens</i>	<i>Melia azedarach</i>
<i>Anredera cordifolia</i>	<i>Mirabilis jalapa</i>
<i>Cardiospermum grandiflorum</i>	<i>Morus alba</i>
<i>Carpobrotus acinaciformis</i>	<i>Myoporum tenuifolium</i>
<i>Carpobrotus edulis</i>	<i>Opuntia dillenii</i>
<i>Chasmanthe floribunda</i>	<i>Opuntia microdasys</i>
<i>Coronilla glauca</i>	<i>Opuntia subulata</i>
<i>Cortaderia selloana</i>	<i>Parkinsonia aculeata</i>
<i>Cyperus alternifolius</i>	<i>Pennisetum clandestinum</i>
<i>Disphyma crassifolium</i>	<i>Pennisetum setaceum</i>
<i>Drosanthemum floribundum</i>	<i>Phoenix canariensis</i>
<i>Drosanthemum hispidum</i>	<i>Pittosporum tobira</i>
<i>Eichhornia crassipes</i>	<i>Robinia pseudacacia</i>
<i>Eschscholzia californica</i>	<i>Senecio angulatus</i>
<i>Freesia refracta</i>	<i>Senecio cineraria</i>
<i>Helianthus tuberosus</i>	<i>Solanum bonariense</i>
<i>Ipomoea indica</i>	<i>Spartium junceum</i>
<i>Ipomoea purpurea</i>	<i>Stenotaphrum secundatum</i>
<i>Kalanchoe daigremontiana</i>	<i>Sternbergia lutea</i>
<i>Lampranthus multiradiatus</i>	<i>Tropaeolum majus</i>

**Tabla 5.** Principales especies de jardín potencialmente invasoras.

## 6. Investigación y seguimiento

Este trabajo es un punto de partida en el conocimiento de la flora introducida, pero hemos de ser conscientes que nos queda mucho por conocer. Sería necesario hacer estudios específicos sobre:

- Distribución de las especies problemáticas.
- Dinámica de las poblaciones y biología de la reproducción de algunas de las especies para saber si su población se incrementa o es estable.
- Efectos sobre los ecosistemas de las especies de las cuales se sospecha que pueden generar problemas ambientales.
- Métodos de erradicación de las especies que se consideran que merecen planes específicos de erradicación.
- Actualizaciones de los catálogos elaborados por islas.

### 2.1.6 Referencias

- Aguilar FC, Ferreira MT, Moreira I. 2001. Exotic and native vegetation establishment following channelization of a western Iberian river. *Regulated Rivers: Research & Management* 17(4-5) 509-526.
- Bolòs de O. 1996. La vegetació de les Illes Balears. Comunitats de plantes. Institut d'Estudis Catalans. Arxius de les seccions de Ciències, CXIV Secció de Ciències Biològiques. Barcelona.
- Burjachs F, Pérez-Obiol R, Roure JM and Julià R. 1994. Dinámica de la vegetación durante el Holoceno en la isla de Mallorca. In: Mateu I, Dupré M, Güemes J and Burgaz ME (eds.): *Trabajos de palinología básica y aplicada*. Universitat de València: 199-210.
- Bustamante R, Pauchard A, Jiménez A, Marticorena A, Cavières L. 2005. Alien plants in Mediterranean ecosystems in the Americas: comparing species richness and composition at local and regional scale. Universidad de Chile, Chile. *International Workshop: Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World*. Mèze (Hérault). France.
- Crawley, MJ, Harvey, P H, Purvis, A. 1997 Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. In *Plant Life Histories* (ed. J. Silvertown, M. Franco & J. L. Harper), pp. 36-53. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fraga P, Mascaró C, Carreras D, Garcia O, Pallicer X, Pons M, Seoane M y Truyol M. 2004. *Catàleg de la flora vascular de Menorca*. Col·lecció Recerca 9, 368pp. Institut Menorquí d'Estudis. Menorca. España.

- Gil L, Manuel C and Díaz-Fernández. 2002. La transformación histórica del paisaje forestal de las islas Baleares. Tercer Inventario Forestal Nacional 1997-2007. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. España.
- Heger T, Trepl L. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321.
- Kríticos DJ, Sutherst RW, Brown JR, Adkins SW, Maywald GF. 2003. Climate change and the potential distribution of an invasive alien plant: *Acacia nilotica* ssp. *indica* in Australia. *Journal of Applied Ecology* 40: 111-124.
- Lonsdale WM. 1999. Global patterns of plants invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Lloret F, Médail F, Brundu G, Hulme PE. 2004. Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important?. *Global Ecology and Biogeography* 13: 37-45.
- Lloret F, Médail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P and Hulme PE (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512-520
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*: 10:689-710.
- Marchante H<sup>1</sup>, Marchante E<sup>2</sup>, Almeida J<sup>2</sup>, Freitas H<sup>2</sup>. 2005. <sup>1</sup>Escola Superior Agrária de Coimbra, <sup>2</sup>Universidade de Coimbra, Portugal. International Workshop: Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World. Mèze (Hérault). France.



- Moler CL. 2001. Weed evolution and community structure. In Liebman M, Moler CL and Staver CP (eds) *Ecological Management of Agricultural Weeds*. Cambridge University Press. UK.
- Moragues E and Rita J. 2003. Distribución por habitat de plantas invasoras en ambientes insulares mediterráneos. Índice de abundancia y peligrosidad. En *Contribuciones al conocimiento de las especies exóticas invasoras en España*, pp. 203-205. I Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras. Ed. GEI. León.
- Payeras A, Rita J. 2005. Biodiversitat de les plantes vasculares de les Illes Balears. Projecte d'investigació. UIB, Palma de Mallorca.
- Pérez-Obiol R, Yll EI, Pantaleón-Cano J and Roure JM. 2000. Evaluación de los impactos antrópicos y los cambios climáticos en el paisaje vegetal de las Islas Baleares durante los últimos 8000 años. Guerrero V and Gornés S. (eds.) *Colonització humana en ambients insulars. Interacció amb el medi i adaptació cultural*: 73-89. Universitat de les Illes Balears. Palma. Spain.
- Planty-Tabacchi AM, Tabacchi E, Naiman RJ, Deferrari C, Decamps H. 1996. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Consev. Biol.* 10:598-607.
- Pyšek P, Prach K. 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *J. Biogeogr* 20:413-420.
- Pyšek P, Sádlo J, Mandák B, Jarošík V. 2003. Czech alien flora and the historical pattern of its formation: what came first to Central Europe? *Oecologia* 135: 122-130.
- Raunkjaer O. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford. Reino Unido.

- Rejmánek M. 1989. Invasibility of plant communities. In: Drake JA, Mooney HJ, Di castri F, groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M, Williamson M (eds.). *Biological Invasions: a Global Perspective*, pp369-388. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Rita J and Moragues E. 2003 Exotic flora in a Mediterranean context. The case of Balearic Islands (Spain). *Aliens* 18: 26-27
- Rivas-Martínez S y Costa M. 1987. España Insular: Las Baleares. En: *La Vegetación de España*. Ed: Peinado Lorca M y Rivas-Martínez S. Colección Aula Abierta. Madrid.
- Rose M, Hermanutz L. 2004. Are boreal ecosystems susceptible to alien plant invasion? Evidence from protected areas. *Oecologia* 139:467-477.
- Sanz M, Dana ED y Sobrino E. 2004. *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España*. Dirección General para la Biodiversidad. Madrid, 384 pp.
- Stohlgren TJ, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA, Schell LD, Bull KA, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- Scharer G, Unger JG. 2003. Plant quarantine as a measure against invasive alien species: the framework of the International Plant Protection Convention and the plant health regulations in the European Union. *Biological Invasions* 5: 357-364.
- Vilà M, Muñoz I. 1999. Patterns and correlates of exotic and endemic plant taxa in the Balearic Islands. *Ecologia Mediterranea* 25: 153-161.
- Vilà M. 2001. Causas y consecuencias ecológicas de las invasiones. In eds.; R. Zamora, F.I. Pugnaire. *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. Ed. CSIC-AEET. Madrid.

- Vilà M, García-Berthou E, Dol D and Pino J. 2001. Survey of the naturalized plants and vertebrates in peninsular Spain. *Ecologia Mediterranea* 27:55-67.
- Yll EI, Pérez-Obiol R, Pantaleón-Cano J and Roure JM. 1995. Dinámica del paisaje vegetal en la vertiente mediterránea de la Península Ibérica e Islas Baleares desde el Tardiglaciario hasta el presente. En Aleixandre T and Pérez-González A (eds): *Reconstrucción de paleoambientes y cambios climáticos durante el Cuaternario. Monografías del Centro de Ciencias Medioambientales-CSIC, nº 3. Madrid: 319-328.*
- Zalba SM, Cuevas YA, de Villalobos AE, Sanhueza C, Dispigno L and Zucchini EE. 2005. Most successful invaders in Argentinean pampas came from Mediterranean Basin. Argentina. *International Workshop: Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World. Mèze (Hérault). France.*



## **2.2 Catálogo de la flora vascular introducida en las islas Baleares**

E Moragues y J Rita



ALOE VERA



CHAMAESYCE CANESCENS



OXALIS PES-CAPRAE

*Documents Tècnics de Conservació II<sup>a</sup> època, núm 11  
(2005). Conselleria de Medi Ambient. Govern Balear*

A continuación presentamos el Catálogo de las plantas introducidas de las Islas Baleares. Esta lista es el fruto del trabajo de campo y una revisión bibliográfica que recoge la opinión de diversos autores que han trabajado en las islas. Son especialmente notables las aportaciones de O. de Bolòs *et al.* en su *Flora de les Illes Balears*, F. Bonafé en su *Flora de Mallorca*, Pla *et al.* en su *Catàleg de la Flora de les Illes Balears* y Fraga *et al.* en el *Catàleg de la Flora vascular de Menorca*. El presente catálogo se considera forzosamente como provisional, como pasa con todos los catálogos, pero en este caso con más motivo porque la llegada de nuevas especies introducidas es un hecho que se da constantemente. Aunque de todos modos, las especies más importantes se encuentran en este catálogo. También se ha añadido información que consideramos relevante sobre cada táxon, como es la familia a la que pertenecen, su origen geográfico y la forma vital; también se ha dado una valoración sobre si las especies son subespontáneas o naturalizadas. Hemos unificado en un único símbolo las categorías Subespontánea y Adventicia dadas las dificultades que hay para adjudicar esta diferencia entre todas las especies. De la misma manera, la separación entre Subespontáneas y Naturalizadas tampoco es siempre clara, por lo que dejamos esta opinión como un punto de partida para la discusión. Las especies alóctonas con poblaciones naturales de origen autóctono o dudoso aparecen indicadas con un asterisco (\*)

**Nat.**

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Abutilon theophrastii</i> Medikus	N	MALVACEAE	Asia tropical	Terófito
<i>Acacia dealbata</i> (Link.) F.J. Muell	S	MIMOSACEAE	Australia	Macrofanerófito
<i>Acacia longifolia</i> (Andrews) Willd.	S	MIMOSACEAE	Australia	Macrofanerófito
<i>Acacia retinoides</i> Schitdl.	S	MIMOSACEAE	Australia	Macrofanerófito
<i>Acacia saligna</i> (Labill.) H. Wendl.	S	MIMOSACEAE	Australia	Macrofanerófito
<i>Acanthus mollis</i> L.	S	ACANTHACEAE	Mediterráneo SW	Hemicriptófito
<i>Achillea millefolium</i> L.	S	ASTERACEAE	Europa	Hemicriptófito
<i>Achyranthes sicula</i> (L.) All.	N	AMARANTHACEAE	África y Asia tropical	Caméfito
<i>Aeonium arboreum</i> (L.) Webb & Berth.	N	CRASSULACEAE	Canarias	Nanofanerófito
<i>Aeonium haworthi</i> Webb & Berthelot.	S	CRASSULACEAE	Medit. S - África N	Nanofanerófito
<i>Agave americana</i> L.	N	AGAVACEAE	América (Méjico)	Fanerófito
<i>Agave angustifolia</i> Haw.	S	AGAVACEAE	América	Fanerófito
<i>Agave ferox</i> Koch	S	AGAVACEAE	América	Fanerófito
<i>Agave sisalana</i> Perrine	S	AGAVACEAE	América	Fanerófito
<i>Agrostemma githago</i> L.	N	CARYOPHYLLACEAE	Pluriregional	Terófito
<i>Ailanthus altissima</i> (Miller) Swingle	N	SIMAROUBACEAE	Asia (China)	Macrofanerófito
<i>Albizia lophantha</i> (Willd.) Benth.	S	FABACEAE	Australia SW	Macrofanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Alecea rosea</i> L.	S	MALVACEAE	Origen Incierto	Hemicriptófito
<i>Aloe arborescens</i> Mill.	N	LILIACEAE	África S	Fanerófito
<i>Aloe saponaria</i> (Aiton) Haworth.	N	LILIACEAE	África S	Caméfito
<i>Aloe vera</i> (L.) Burm. f.	N	LILIACEAE	África NE	Caméfito
<i>Amaranthus albus</i> L.	N	AMARANTHACEAE	América N	Terófito
<i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson	N	AMARANTHACEAE	América N	Terófito
<i>Amaranthus blitum</i> L.	N	AMARANTHACEAE	Europa - África N	Terófito
<i>Amaranthus cruentus</i> L.	S	AMARANTHACEAE	Europa - África N	Terófito
<i>Amaranthus deflexus</i> L.	N	AMARANTHACEAE	América S	Caméfito
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	N	AMARANTHACEAE	América tropical	Terófito
<i>Amaranthus hypochondriacus</i> L.	S	AMARANTHACEAE	América N	Terófito
<i>Amaranthus muricatus</i> (Moq.) Hieron.	N	AMARANTHACEAE	América S	Caméfito
<i>Amaranthus powellii</i> S. Watson	N	AMARANTHACEAE	América N	Terófito
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	N	AMARANTHACEAE	América N	Terófito
<i>Amaranthus viridis</i> L.	N	AMARANTHACEAE	América tropical	Terófito
<i>Amaryllis bella-donna</i> L.	S	AMARYLLIDACEAE	África S	Geófito
<i>Anredera cordifolia</i> (Ten.) Steenis	N	BASELLACEAE	América S	Macrofanerófito



Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Antirrhinum majus</i> L.	N	SCROPHULARIACEAE	Mediterráneo E	Caméfito
<i>Apium graveolens</i> L.	N	BRASSICACEAE	Subcosmopolita	Hemicriptófito
<i>Aptenia cordifolia</i> (L. f.) Schwantes	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Aptenia lancifolia</i> L. Bolus	S	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Araujia sericifera</i> Brot.	S	ASCLEPIADACEAE	América SE	Fanerófito
<i>Arctotheca calendula</i> (L.) Levyns	S	ASTERACEAE	África S	Terófito
<i>Artemisia arborescens</i> L.	N	ASTERACEAE	Mediterráneo S	Nanofanerófito
<i>Artemisia verlotiorum</i> Lamotte	N	ASTERACEAE	Asia E	Hemicriptófito
<i>Arundo donax</i> L.	N	POACEAE	Asia	Fanerófito
<i>Asparagus asparagoides</i> (L.) Druce	N	LILIACEAE	África S	Fanerófito
<i>Asparagus officinalis</i> L.	S	LILIACEAE	Europa	Geófito
<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.	N	ASTERACEAE	América C - S	Terófito
<i>Atriplex hortensis</i> L.	S	CHENOPODIACEAE	Desconocido	Terófito
<i>Beta vulgaris</i> L. subsp. <i>vulgaris</i>	N	CHENOPODIACEAE	Mediterráneo S	Terófito
<i>Bidens subalternans</i> DC.	N	ASTERACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Bowlesia incana</i> Ruiz & Pavón	S	BRASSICACEAE	América	Terófito
<i>Brassica napus</i> L.	S	BRASSICACEAE	Cultivada	Terófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Brassica oleracea</i> L.	N	BRASSICACEAE	Medit. - Atlántico	Caméfito
<i>Brassica rapa</i> var. <i>oleifera</i> DC.	N	BRASSICACEAE	Medit. - Europa	Terófito
<i>Bromus catarthicus</i> Vahl	N	POACEAE	América	Hemicriptófito
<i>Calendula officinalis</i> L.	S	ASTERACEAE	Desconocido	Terófito
<i>Calystegia silvatica</i> (Kuntze) Grisebach	N	CONVOLVULACEAE	Europa S – África N	Geófito
<i>Canna flaccida</i> Salisbury	N	CANNACEAE	América N	Geófito
<i>Cannabis sativa</i> L.	S	CANNABACEAE	Irán	Terófito
<i>Cardiospermum grandiflorum</i> Swartz	S	SALPINACEAE	América	Fanerófito
<i>Carpobrotus acinaciformis</i> (L.) Bolus	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Carpobrotus chilensis</i> (Molina) NE Br.	S	AIZOACEAE	América S (Chile)	Caméfito
<i>Carpobrotus edulis</i> (L.) Bolus	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Celtis australis</i> L.	N	ULMACEAE	Mediterráneo	Macrofanerófito
<i>Centaurea cyanus</i> L.	N	ASTERACEAE	Euro Siberia	Terófito
<i>Centaurea napifolia</i> L.	S	ASTERACEAE	Mediterráneo	Terófito
<i>Centaurea hyalolepis</i> Boiss.	S	ASTERACEAE	Mediterráneo E	Terófito
<i>Centranthus ruber</i> (L.) DC. subsp. <i>ruber</i>	N	VALERIANACEAE	Mediterráneo	Caméfito
<i>Ceratonia siliqua</i> L.	N	CAESALPINIACEAE	Mediterráneo S	Macrofanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Cercis siliquastrum</i> L.	N	CAESALPINIACEAE	Mediterráneo E	Macrofanerófito
<i>Cestrum foetidissimum</i> Jacq.	S	SOLANACEAE	América S	Caméfito
<i>Chamaesyce maculata</i> L.	N	EUPHORBIACEAE	América N	Terófito
<i>Chamaesyce nutans</i> Lag.	N	EUPHORBIACEAE	América N - C	Terófito
<i>Chamaesyce prostrata</i> Aiton	N	EUPHORBIACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Chamaesyce serpens</i> Kunth	N	EUPHORBIACEAE	América tropical	Terófito
<i>Chamomilla recutita</i> (L.) Rauschert	S	ASTERACEAE	Euro Siberia	Terófito
<i>Chasmanthe aethiopica</i> (L.) N.E. Brown	N	IRIDACEAE	África S	Geófito
<i>Chasmanthe floribunda</i> (Salisb.) N.E.Br.	N	IRIDACEAE	África S	Geófito
<i>Chenopodium ambrosoides</i> L.	N	CHENOPODIACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Chenopodium bonus - henricus</i> L.	S	CHENOPODIACEAE	Europa	Hemicriptófito
<i>Chenopodium multifidum</i> L.	S	CHENOPODIACEAE	América S	Caméfito
<i>Chenopodium pumilio</i> R. Br.	N	CHENOPODIACEAE	Australia	Terófito
<i>Cicer arietinum</i> L.	S	LEGUMINOSAE	Desconocido	Terófito
<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsumara & Nakai	S	CUCURBITACEAE	África S	Terófito
<i>Clematis vitalba</i> L.	N	RANUNCULACEAE	Euro Siberia	Fanerófito
<i>Colocasia esculenta</i> (L.) Schoott	S	ARACEAE	Asia - Tropical E	Fanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Conringia orientalis</i> (L.) Dumort	N	BRASSICACEAE	Mediterráneo E	Terófito
<i>Consolida ajacis</i> (L.) Schur	N	RANUNCULACEAE	Europa S	Terófito
<i>Convolvulus tricolor</i> L.	S	CONVOLVULACEAE	América S (Brasil)	Terófito
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronq.	N	ASTERACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronp.	N	ASTERACEAE	América N	Terófito
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E.Walker	N	ASTERACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Coronilla glauca</i> L.	N	FABACEAE	Mediterráneo	Nanofanerófito
<i>Coronopus didymus</i> (L.) Sm.	N	BRASSICACEAE	América S	Hemicriptófito
<i>Cortaderia selloana</i> (Schult.) Ach. et Gr.	N	POACEAE	América S	Fanerófito
<i>Cotula australis</i> (Sieber ex Spreng.) Hook. f.	N	ASTERACEAE	Australia-N. Zelanda	Terófito
<i>Cotula coronopifolia</i> L.	N	ASTERACEAE	África S	Terófito
<i>Cucumis melo</i> L.	S	CUCURBITACEAE	Mediterráneo - Irán	Terófito
<i>Cucurbita maxima</i> Duchesne	S	CUCURBITACEAE	América	Terófito
<i>Cucurbita pepo</i> L.	S	CUCURBITACEAE	América C	Terófito
<i>Cupressus macrocarpa</i> Hartw.	S	CUPRESSACEAE	América N	Macrofanerófito
<i>Cupressus sempervirens</i> L.	S	CUPRESSACEAE	Mediterráneo E - Irán	Macrofanerófito
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker	N	CONVOLVULACEAE	América N	Terófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Cydonia oblonga</i> Miller	S	ROSACEAE	Asia	Macrofanerófito
<i>Cymbalaria muralis</i> Gaertn., B. Meyer et Schreb.	N	SCROPHULARIACEAE	Europa C	Caméfito
<i>Cynara cardunculus</i> L.	N	ASTERACEAE	Mediterráneo	Hemicriptófito
<i>Cyperus alternifolius</i> L. subsp. <i>flabelliformis</i> Kük.	N	CYPERACEAE	África	Hidrófito
<i>Cyrtomium falcatum</i> ( L.f. ) Presl.	S	FILICOPSIDAE	Asia E	Hemicriptófito
<i>Datura ferax</i> L.	N	SOLANACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Datura innoxia</i> Miller	N	SOLANACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Datura stramonium</i> L.	N	SOLANACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Diospyros kaki</i> L. fil.	S	EBENACEAE	Asia (China - Japón)	Macrofanerófito
<i>Diospyros lotus</i> L.	S	EBENACEAE	Asia	Macrofanerófito
<i>Diospyros virginiana</i> L.	S	EBENACEAE	América N	Macrofanerófito
<i>Disphyma crassifolium</i> (L.) L. Bolus	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Drosanthemum floribundum</i> (Haw.) Schwantes	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Drosanthemum hispidum</i> (L.) Schwantes	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Echinochloa colonum</i> (L.) Link.	N	POACEAE	Tropical	Terófito
<i>Echinochloa oryzoides</i> (Ard.) Frith	N	POACEAE	Asia SE – China S	Terófito
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	S	ELEAGNACEAE	Asia W	Macrofanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	N	POACEAE	Pantropical	Terófito
<i>Erigeron karvinskianus</i> de Candolle	N	ASTERACEAE	América	Caméfito
<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	S	ROSACEAE	Asia (China)	Macrofanerófito
<i>Erysimum cheiri</i> (L.) Grantz	N	BRASSICACEAE	Cultivada	Caméfito
<i>Eschscholzia californica</i> Cham.	S	PAPAVERACEAE	América N	Caméfito
<i>Euphorbia lathyris</i> L.	N	EUPHORBIACEAE	Asia – Medit. E	Hemicriptófito
<i>Ferraria crispa</i> Burm.	S	IRIDACEAE	África S	Geófito
<i>Ficus carica</i> L.	N	MORACEAE	Mediterráneo	Macrofanerófito
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl. ssp. <i>angustifolia</i>	N	OLEACEAE	SubMedit. W-Atlántico	Macrofanerófito
<i>Freesia refracta</i> (Jacq.) Eckl.	N	IRIDACEAE	África S	Geófito
<i>Gazania rigens</i> (L.) Gaertner	S	ASTERACEAE	África S	Caméfito
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	N	LEGUMINOSAE	América N	Fanerófito
<i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	N	LEGUMINOSAE	Mediterráneo - Asia	Geófito
<i>Gomphocarpus fruticosus</i> (L.) Aiton f.	N	ASCLEPIADACEAE	África S	Nanofanerófito
<i>Gomphocarpus physocarpus</i> E. Mey.	N	ASCLEPIADACEAE	África S	Nanofanerófito
<i>Gossypium hirsutum</i> L.	N	MALVACEAE	América	Terófito
<i>Gypsophila pilosa</i> Huds.	S	CARYOPHYLLACEAE	Asia W - África N	Terófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Hedysarum coronarium</i> L.	N	FABACEAE	Mediterráneo SW	Hemicriptófito
<i>Helianthus annuus</i> L.	S	ASTERACEAE	América	Terófito
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	N	ASTERACEAE	América N	Geófito
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	N	BORAGINACEAE	América N - S	Caméfito
<i>Hordeum vulgare</i> L.	S	POACEAE	Cultivada	Terófito
<i>Hyacinthus orientalis</i> Albulus	S	LILIACEAE	Mediterráneo E	Geófito
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	N	BRASSICACEAE	América S	Hidrofito
<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton et Rose	S	CACTACEAE	América	Fanerófito
<i>Hypericum calycinum</i> L.	N	HYPERICACEAE	Europa SE	Fanerófito
<i>Hypericum triquetrifolium</i> Turra	N	HYPERICACEAE	Mediterráneo E	Caméfito
<i>Ipomoea indica</i> (Burm.) Merr.	N	CONVOLVULACEAE	Neotropical	Fanerófito
<i>Ipomoea purpurea</i> Roth	N	CONVOLVULACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Iris albicans</i> Lange	S	IRIDACEAE	Arabia	Geófito
<i>Iris germanica</i> L.	S	IRIDACEAE	Desconocido	Geófito
<i>Iris pallida</i> Lam.	S	IRIDACEAE	Mediterráneo C	Geófito
<i>Juglans regia</i> L.	N	JUGLANDACEAE	Mediterráneo E	Fanerófito
<i>Kalanchoe daigremontiana</i> R Hamet & H Perrier	N	CRASSULACEAE	África (Madagascar)	Caméfito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Kleinia neriifolia</i> Cav.	S	ASTERACEAE	Canarias	Hemicriptófito
<i>Kochia scoparia</i> (L.) Schrader	S	CHENOPODIACEAE	Pluriregional	Terófito
<i>Lampranthus multiradiatus</i> (Jacq.) Br.	S	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Lampranthus roseus</i> (Willd.) Schwantes	S	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Lantana camara</i> L.	N	VERBENACEAE	Neotropical	Nanofanerófito
<i>Lathyrus odoratus</i> L.	N	FABACEAE	Mediterráneo C	Terófito
<i>Lathyrus sativus</i> L.	S	FABACEAE	Incierito (Medit. E)	Terófito
* <i>Laurus nobilis</i> L.	S	LAURACEAE	Europa - Mediterráneo	Fanerófito
<i>Lemna minuta</i> Kunth	N	LEMNACEA	América	Hidrófito
<i>Lens culinaris</i> Medicus	S	FABACEAE	Incierito	Terófito
<i>Lepidium latifolium</i> L.	N	BRASSICACEAE	Europa - Asia	Hemicriptófito
<i>Lepidium sativum</i> L.	S	BRASSICACEAE	África NE - Asia W	Terófito
<i>Lepidium spinosum</i> Ard.	N	BRASSICACEAE	Europa SE - Asia	Terófito
<i>Lilium candidum</i> L.	N	LILIACEAE	Mediterráneo E	Geófito
<i>Limoniastrum monopetalum</i> (L.) Boiss.	N	PLUMBAGINACEAE	Mediterráneo S	Nanofanerófito
<i>Lippia filiformis</i> Schrader	N	VERBENACEAE	Neotropical	Caméfito
<i>Lonicera japonica</i> Thunb.	N	CAPRIFOLIACEAE	Asia E	Fanerófito



Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter	N	ONAGRACEAE	Neotropical	Hidrófito
<i>Lycium barbarum</i> L.	S	SOLANACEAE	Asia E	Fanerófito
<i>Malcolmia flexuosa</i> (Sm.) Sm.	N	BRASSICACEAE	Mediterráneo E	Terófito
<i>Malcolmia maritima</i> R. Br.	S	BRASSICACEAE	Mediterráneo E	Terófito
<i>Malephora purpureo-crocea</i> (Haw.) Schwantes	N	AIZOACEAE	África S	Caméfito
<i>Malus domestica</i> (Borkh.) Borkh.	N	ROSACEAE	Europa - Asia	Macrofanerófito
<i>Matricaria recutita</i> L.	S	ASTERACEAE	Mediterráneo	Terófito
<i>Matthiola incana</i> (L.) Br.	N	BRASSICACEAE	Pluriregional	Caméfito
<i>Medicago arborea</i> L.	N	FABACEAE	Europa S – Asia SW	Macrofanerófito
<i>Medicago falcata</i> L.	S	FABACEAE	Euro Siberia	Hemicriptófito
<i>Medicago sativa</i> L.	N	FABACEAE	Asia central	Hemicriptófito
<i>Melia azedarach</i> L.	S	MELIACEAE	Asia - Australia	Macrofanerófito
<i>Melilotus alba</i> Medik.	N	LEGUMINOSAE	Europa - Asia	Terófito
<i>Melissa officinalis</i> L.	N	LABIATAE	Mediterráneo E	Caméfito
<i>Mentha spicata</i> L.	N	LABIATAE	Desconocido	Geófito
<i>Mentha x piperita</i> L.	N	LABIATAE	Europa - Cultivada	Hemicriptófito
<i>Mentha x villosa</i> Hudson	N	LABIATAE	Europa W	Hemicriptófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	N	AIZOACEAE	África S	Terófito
<i>Mirabilis jalapa</i> L.	N	NYCTAGINACEAE	Neotropical	Hemicriptófito
<i>Molucella spinosa</i> L.	N	LABIATAE	Medit. - Europa S	Terófito
<i>Morus alba</i> L.	N	MORACEAE	Asia E	Macrofanerófito
<i>Muehlenbeckia complexa</i> (Cunn.) Meissner	N	POLYGONACEAE	Nueva Zelanda	Caméfito
<i>Myoporum tenuifolium</i> G. Forster	N	MYOPORACEAE	Australia E	Macrofanerófito
<i>Nepeta cataria</i> L.	S	LABIATAE	Euro Siberia	Hemicriptófito
* <i>Nerium oleander</i> L.	S	APOCINACEAE	Mediterráneo S	Macrofanerófito
<i>Nicandra physaloides</i> (L.) Gaertner	S	SOLANACEAE	América (Perú)	Terófito
<i>Nicotina glauca</i> R. C. Graham	N	SOLANACEAE	América S	Macrofanerófito
<i>Nicotiana rustica</i> L.	S	SOLANACEAE	América N	Terófito
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	S	SOLANACEAE	América S	Terófito
<i>Nothoscordum borbonicum</i> Kunth	N	LILIACEAE	América S	Geófito
<i>Oenothera rosea</i> L'Hér.	N	ONAGRACEAE	Neotropical	Hemicriptófito
<i>Opuntia ammophilla</i> Small	S	CACTACEAE	América (Méjico)	Macrofanerófito
<i>Opuntia dillenii</i> (Ker-Gawter) Haw.	N	CACTACEAE	América SW	Macrofanerófito
<i>Opuntia imbricata</i> (Haw.)DC.	S	CACTACEAE	América (Méjico)	Macrofanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Opuntia maxima</i> Miller	N	CACTACEAE	América (Méjico)	Macrofanerófito
<i>Opuntia microdasys</i> (Lehmann) Pfeiffer.	N	CACTACEAE	América (Méjico)	Macrofanerófito
<i>Opuntia subulata</i> (Mühlenpfordt) Engelm.	N	CACTACEAE	América S	Macrofanerófito
<i>Origanum virens</i> Hoffms. et Lk.	S	LABIATAE	Mediterráneo W	Hemicriptófito
<i>Oxalis articulata</i> Savigny	N	OXALIDACEAE	América S	Geófito
<i>Oxalis corniculata</i> L. subsp. <i>stricta</i> (L.) Briq.	N	OXALIDACEAE	América N	Terófito
<i>Oxalis debilis</i> Kunth subsp. <i>corymbosa</i> (DC.) B & V.	N	OXALIDACEAE	América S	Geófito
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	N	OXALIDACEAE	América S	Geófito
<i>Oxalis parvifolia</i> DC.	N	OXALIDACEAE	Neotropical	Caméfito
<i>Oxalis pes-caprae</i> L.	N	OXALIDACEAE	África S	Geófito
<i>Panicum miliaceum</i> L.	N	POACEAE	Asia	Terófito
<i>Papaver somniferum</i> L. subsp. <i>somniferum</i>	N	PAPAVERACEAE	Cultivada	Terófito
<i>Parkinsonia aculeata</i> L.	N	CAESALPINIACEAE	América tropical	Macrofanerófito
<i>Paspalum dilatatum</i> Poirét	N	POACEAE	América S	Geófito
<i>Paspalum paspalodes</i> (Michx) Scribner	N	POACEAE	Tropical	Geófito
<i>Paspalum vaginatum</i> Swartz	N	POACEAE	Tropical	Geófito
<i>Pelargonium</i> L. sp.	S	GERANIACEAE	África	Caméfito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Pennisetum cladestinum</i> Chiov.	N	POACEAE	África E - Asia W	Hemicriptófito
<i>Pennisetum setaceum</i> (Forsk.) Chiov.	N	POACEAE	África E - Asia W	Hemicriptófito
<i>Pennisetum villosum</i> R. Br.	N	POACEAE	África (Etiopia)	Hemicriptófito
<i>Petasites fragans</i> (Vill.) C. Presl	S	ASTERACEAE	África N	Geófito
<i>Petroselinum crispum</i> (Miller) Hill	S	BRASSICACEAE	Pluriregional	Hemicriptófito
<i>Phalaris canariensis</i> L. subsp. <i>canariensis</i>	N	POACEAE	Canarias - África NW	Terófito
<i>Phoenix canariensis</i> Chabaud	N	ARECACEAE	Canarias	Macrofanerófito
<i>Phoenix dactylifera</i> L.	S	ARECACEAE	África N - Asia S	Macrofanerófito
<i>Physalis peruviana</i> L.	S	SOLANACEAE	Neotropical	Hemicriptófito
<i>Phytolaca americana</i> L.	N	PHYTOLACCACEAE	América N	Hemicriptófito
<i>Phytolaca polyandra</i> Batalin	N	PHYTOLACCACEAE	Asia	Hemicriptófito
<i>Pinus canariensis</i> Chr. Sm.	S	PINACEAE	Canarias	Macrofanerófito
* <i>Pinus pinaster</i> Aiton	S	PINACEAE	Mediterráneo	Macrofanerófito
<i>Pinus pinea</i> L.	S	PINACEAE	Europa S - Asia W	Macrofanerófito
<i>Pittosporum tobira</i> (Thunb.) W.T. Aiton	N	PITTOSPORACEAE	Asia	Macrofanerófito
<i>Platanus hispanica</i> Miller ex Münchh.	N	PLATANACEAE	Pluriregional	Macrofanerófito
<i>Platanus orientalis</i> L.	S	PLATANACEAE	América N	Macrofanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Podranea ricasoliana</i> (Tanfani) Sprague	S	BIGNONIACEAE	África S	Macrofanerófito
<i>Polygonum orientale</i> L.	S	POLYGONACEAE	Asia	Terófito
<i>Populus alba</i> L.	N	SALICACEAE	Pluriregional	Macrofanerófito
<i>Populus nigra</i> L.	N	SALICACEAE	Europa	Macrofanerófito
<i>Populus x canadensis</i> Moench	N	SALICACEAE	Cultivada	Macrofanerófito
<i>Proboscidea louisianica</i> subsp. <i>louisianica</i> (Mill.) Thell.	N	PEDALIACEAE	América N	Terófito
<i>Prunus avium</i> L.	S	ROSACEAE	Europa	Macrofanerófito
<i>Prunus dulcis</i> (Miller) D. A. Webb	S	ROSACEAE	Irán	Macrofanerófito
<i>Punica granatum</i> L.	N	PUNICACEAE	Asia SW – Medit. E	Macrofanerófito
<i>Pyrus communis</i> L.	N	ROSACEAE	Europa - Asia	Macrofanerófito
<i>Quercus cerrioides</i> Willk. et Costa	N	FAGACEAE	Europa	Macrofanerófito
<i>Quercus humilis</i> Mill.	N	FAGACEAE	SubMediterráneo	Macrofanerófito
* <i>Quercus ilex</i> L. subsp. <i>ballota</i> (Desf.) Samp	N	FAGACEAE	Mediterráneo W	Macrofanerófito
<i>Raphanus sativus</i> L.	S	BRASSICACEAE	Cultivada	Terófito
<i>Reseda odorata</i> L.	S	RESEDACEAE	África (Egipto)	Terófito??
<i>Retama monosperma</i> (L.) Boiss.	S	FABACEAE	África NW	Fanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Retama sphaerocarpa</i> (L.) Boiss.	N	FABACEAE	Mediterráneo W	Fanerófito
<i>Ricinus communis</i> L.	N	EUPHORBIACEAE	África C	Fanerófito
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	N	FABACEAE	América N	Macrofanerófito
<i>Rubia tinctorum</i> L.	S	RUBIACEAE	Mediterráneo - Irán	Hemicriptófito
<i>Salix fragilis</i> L.	S	SALICACEAE	Euro Siberia	Fanerófito
<i>Salvia sclarea</i> L.	S	LABIATAE	Mediterráneo - Irán	Hemicriptófito
<i>Salvia officinalis</i> L.	S	LABIATAE	Mediterráneo W	Caméfito
<i>Sambucus nigra</i> L.	S	CAPRIFOLIACEAE	Euro Siberia	Macrofanerófito
<i>Saponaria officinalis</i> L.	S	CARYOPHYLLACEAE	Pluriregional	Hemicriptófito
<i>Sempervivum tectorum</i> L.	S	CRASSULACEAE	Europa	Caméfito
<i>Senecio angulatus</i> L. f.	N	ASTERACEAE	África S	Macrofanerófito
<i>Senecio cineraria</i> DC. subsp. <i>cineraria</i>	N	ASTERACEAE	Mediterráneo W - C	Caméfito
<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.	N	POACEAE	Incierto	Terófito
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	N	POACEAE	América N	Hemicriptófito
<i>Solanum bonariense</i> L.	N	SOLANACEAE	América S	Nanofanerófito
<i>Solanum dulcamara</i> L.	S	SOLANACEAE	Europa	Nanofanerófito
<i>Solanum eleagnifolium</i> Cav.	S	SOLANACEAE	América S	Nanofanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Solanum linnaeanum</i> Herpper et Jaeger	N	SOLANACEAE	África S	Nanofanerófito
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	N	SOLANACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Solanum tuberosum</i> L.	S	SOLANACEAE	América S	Geófito
<i>Soliva stolonifera</i> (Brot.) R. Br. ex. G. Don f.	N	ASTERACEAE	América S	Terófito
<i>Sorbus domestica</i> L.	S	ROSACEAE	SubMediterráneo	Macrofanerófito
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	N	POACEAE	Paleotropical	Terófito
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	N	POACEAE	Paleotropical	Geófito
<i>Spartium junceum</i> L.	N	FABACEAE	Mediterráneo	Nanofanerófito
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) O. Kuntze	N	POACEAE	Tropical	Geófito
<i>Sternbergia lutea</i> (L.) Ker-Gawler ex. Spreng	N	AMARILIDACEAE	Mediterráneo	Geófito
* <i>Stipa tenacissima</i> L.	N	POACEAE	Mediterráneo	Hemicriptófito
<i>Tanacetum parthenium</i> (L.) Schultz	S	ASTERACEAE	SubMediterráneo E	Hemicriptófito
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	N	ASTERACEAE	Eurosiberia	Hemicriptófito
<i>Tetralinis articulata</i> (Vahl) Masters	N	CUPRESSACEAE	África N – Medit.	Macrofanerófito
<i>Tetragonia tetragonioides</i> (Pallas) O. Kuntze	S	AIZOACEAE	Nueva Zelanda	Caméfito
<i>Teucrium fruticans</i> L.	S	LABIATAE	Mediterráneo SW	Nanofanerófito
<i>Thuja orientalis</i> L.	S	CUPRESSACEAE	Asia	Fanerófito

Nat.

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Trachelium caeruleum</i> L. subsp. <i>caeruleum</i>	S	CAMPANULACEAE	Mediterráneo SW	Caméfito
<i>Tragus racemosus</i> (L.) All.	S	POACEAE	Pluriregional	Terófito
<i>Trifolium incarnatum</i> L.	S	LEGUMINOSAE	Asia	Fanerófito
<i>Triticum aestivum</i> L.	S	POACEAE	Cultivada	Terófito
<i>Tropaeolum majus</i> L.	N	TROPAEOLACEAE	Neotropical	Terófito
<i>Ulmus minor</i> Mill. var. <i>vulgaris</i> (Sol.) Richens	N	ULMACEAE	Euro Siberia	Macrofanerófito
<i>Ulmus minor</i> Mill. var. <i>minor</i>	N	ULMACEAE	Euro Siberia	Macrofanerófito
<i>Ulmus pumila</i> L.	S	ULMACEAE	Asia C - E	Macrofanerófito
<i>Vicia ervilia</i> (L.) Willd.	S	FABACEAE	Irán - Mediterráneo	Terófito
<i>Vicia faba</i> L.	S	FABACEAE	Asia - Mediterráneo	Terófito
<i>Vitis vinifera</i> L.	N	VITACEAE	Mediterráneo	Fanerófito
<i>Washingtonia</i> prob. <i>robusta</i> Wendel	S	ARECACEAE	América (Méjico NW)	Fanerófito
<i>Wigandia caracasana</i> Humboldt et al.	S	HIDROPHYLLACEAE	América C - S	Fanerófito
<i>Xanthium echinatum</i> Murray subsp. <i>italicum</i> (Moretti) O. Bolòs et J. Vigo	N	ASTERACEAE	América	Terófito
<i>Xanthium spinosum</i> L.	N	ASTERACEAE	América S	Terófito
<i>Yuca gloriosa</i> L.	S	LILIACEAE	América N	Fanerófito



**Nat.**

<b>Especie</b>	<b>Subsp.</b>	<b>Familia</b>	<b>Origen Geográfico</b>	<b>Forma Vital</b>
<i>Zantedeschia aethiopica</i> (L.) Spreng.	N	ARACEAE	África S	Geófito
<i>Zea mays</i> L.	S	POACEAE	América	Terófito
<i>Ziziphus jujuba</i> Miller	S	RAMNACEAE	Asia C	Macrofanerófito
<i>Zygophyllum fabago</i> L.	S	ZYGOPHYLLACEAE	Irán	Hemicriptófito



### 2.2.1. Nuevas citas de flora exótica naturalizada en las Baleares

\* Plantas citadas en la literatura como especies cultivadas.

1. *Agave sisalana* Perrine: Urbanización del Cap Regana, en garriga cerca del acantilado (31S-DD 477-4363 ). Litoral rocoso en Punta Negra (bahía de Palma) (31S-DD 461-4375). Cala Figuera (31S-FE 609-4415) y en matorral costero en Cala Llonga (31S-FE 610-4416) en el puerto de Maó (Menorca).
2. *Albizia lophantha* (Willd.) Benth.: dos individuos en la carretera de Esporles (31S-DD 460-4380). Puerto de Andratx en el margen de un campo de cultivo (31S- 447- 4379)
3. *Amaranthus blitum* L.: Rara en una acequia en la Puebla (31S-EE 504-4404). Acera en el pueblo de Villacarlos en Menorca, rara (31S-FE 610-4415).
4. *Artemisia verlotiorum* Lamotte: Rara en el torrente de Sant Miquel a la entrada de la Puebla (31S-EE 500-4403). Rara en torrente (31S-ED 528-4377). Rara en campo de cultivo (31D-DD 49-437).
5. \**Asparagus asparagoides* (L.) Druce: Cuneta a la entrada de Génova (31S-DD 465-4379). Garriga en un camino detrás del castillo de Bellver (31S-DD 465-4375).
6. \**Asparagus officinalis* L.: Individuo fructificado en el interior de una zona húmeda (31S-EE 507-4413).
7. *Bromus catarthicus* Vahl: 1: Localmente abundante en campo de cultivo entre Sa Pobla y Búger (31S-EE 500-4401). De forma puntual en el margen de carreteras (31S-DD 480-4380), (31S-DD 467-4377) y

- ocasional en cultivos (31S-DD 462-4391). En la isla de Menorca en S'hort de San Joan (31S-FE 607-4417).
8. *Cardiospermum grandiflorum* Swartz. En cuneta y margen de matorral a la entrada de la ctra. de Génova (31S-DD 465-4379).
  9. *Centaurea cyanus* L.: Atàlix, campo de cultivo en Menorca (31S-EE 590-4418)
  10. *Chasmanthe floribunda* (Salisb.) N.E.Br.: Rara en un camino ante
  11. s de llegar a la Cala San Vicenç (31S-EE 504-4418) y en las afueras de Palma (31S-DD 46-438) y (31S-DD 47-438). De forma ocasional en el torrente de Esporles (31S-DD 464-4391) y en el interior del matorral de la urbanización del Cap Regana (31S-DD 478-4363).
  12. \**Colocasia esculenta* (L.) Schoott: Rara como subespontánea en el torrente de Esporles (31S-DD 464-4391).
  13. \**Cortaderia selloana* (Schult.) Ach. et Gr.: Planta de distribución ocasional y de pocos individuos en los márgenes de caminos y carreteras. La podemos encontrar de forma localmente abundante en el centro de la isla de Mallorca (cuneta) (31S-ED (500000-4380000)). Dos localidades en zonas húmedas: Alcúdia (31S-EE 511-4410) y en la desembocadura del torrente d'en Boqueres en Porto Petro (31S-ED 518-4357). También es frecuente verla de forma aislada en varios torrentes de la isla de Mallorca: (31S-ED 51-439), (31S-ED 52-439), (31S-DD 45-437), (31S-DD 46-439), (31S-ED 52-436), (31S-ED 52-437) y en el margen de zonas con matorral (31S-DD 46-437). Cunetas de la carretera des Grau (Menorca) (31S-FE 606-4419)
  14. \**Cyperus alternifolius* L. subsp. *flabelliformis* Kük.: Únicamente la hemos encontrado asociada a cursos de agua muy humanizados: (31S-DD 464-4391) y (31S-DE 475-4402).

15. *Datura ferox* L. Un individuo en un campo degradado en la ctra del Cabo Blanco frente a Ca's Buso (31S-DD 485-4361) y en el torrent Gros del pont d'Inca (31S-DD 473-4384).
16. *Datura innoxia* Miller: En campo de cultivo a las afueras de Felanitx (31S-ED 514-4369) y en la carretera del Cabo Blanco en Ca's Buso (31S-DD 485-4361).
17. *Echinochloa oryzoides* (Ard.) Frith: 1: Localmente abundante en una acequia en la Puebla (31S-EE 504-4404) y (31S-EE 505-4403).
18. \**Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.: Normalmente encontramos siempre individuos aislados subespontáneos en márgenes de caminos (31S-ED 52-437) y torrents (31S-ED 50-437), (31S-ED 52-437).
19. \**Eschscholzia californica* Cham.: Zonas degradadas cerca de Valldemossa (31S-DD 465-4390) y (31S-DD 463-4394).
20. *Gomphocarpus physocarpus* E. Mey.: Cuneta (31S-ED 515-4359).
21. \**Gossypium hirsutum* L.: Cuneta a la salida del puerto comercial de Pollença (31S-EE 513-4411).
22. \**Helianthus tuberosus* L.: Rara en la cuneta de la carretera de Esporles (31S-DD 46-439) y localmente abundante en el torrente de Muro antes de llegar a Llubí (31S-DD 499-4394).
23. \**Kalanchoe daigremontiana* R Hamet & H Perrier: En Sant Tem costa rocosa (31S-DD 444-4381), Bahía de Palma (31S-DD 46-437), Camp de Mar (31S-DD 449-4376), torrente (31S-DE 47-440) y cuneta (31S-DD 44-438), Son Termes (31S-DD 470-4390. Puerto de Ciutadella (Menorca) (31S-EE 570-4428). Sa Canal en Ibiza (31S-CD 359-4300).
24. *Kleinia neriifolia* Cav.: En cuneta a la entrada de Cala Llamp (31S-DD 447-4376).

25. *Opuntia dillenii* (Ker-Gawter) Haw.: Puerto de Cabrera (31S-DD 494-4334). Coves d'Artà (31S-ED 538-4389)
26. *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer.: Localmente abundante en garriga, cerca del Cap regana (31D-DD 478-4362).
27. *Oxalis articulata* Savigny: En un campo de cultivo en el parque natural de Mondragó (31S-ED 516-4356) y en la cuneta de la carretera de Puigpuyent (31S-DD 467-4385),
28. *Parkinsonia aculeata* L.: La mayoría de individuos se encuentran aislados en márgenes de carreteras: (31S-DD 45-437), (31S-DD 45-438), (31S-DD 48-437), (31S-DD 47-438), (31S-DD 45-439), (31S-ED 52-437), (31S-ED 53-437), (31S-ED 51-437), (31S-ED 51-438) y en algunas ocasiones en el margen de zonas de matorral (31S-ED 52-437). Son Oleo en Ciutadella (Menorca) (31S-EE570-4427). Cala Llonga en Ibiza (31S-CD 372-4313).
29. *Paspalum dilatatum* Poiret: Planta rara en torrente (31S-EE 50-440).
30. *Pennisetum cladestinum* Chiov.: Localizada en diferentes ambientes muy humanizados. Torrentes: (31S-ED 50-438), (31S-ED 52-437), costa rocosa (31S-DD 49-435) (31S-ED 52-437), sistema dunar (31S-ED 52-437), márgenes de caminos (31S-ED 52-438), y zonas asociadas a jardines como a la entrada de la urbanización Mayoris en la carretera del Cabo Blanco (31S-DD 479-4367), en una cuneta cercana a la clínica Planas (31S-DD 469-4383) o a la entrada de la urbanización Nova Valldemossa (31S-DD 463-4393).
31. *Pennisetum setaceum* (Forsk.) Chiov.: Cuneta (31S-DD 471-4382). Carretera de Sa Mesquida en Maó (Menorca) (31S-FE 607-4417).
32. *Phytolaca polyandra* Batalin: 21: Planta asociada a torrentes. Frecuente en el torrente de Bunyola en la carretera de Sóller (31S-DD

- 471-4387) y (31S-DD 473-4391) y rara en cultivo cerca de Raixa (31S-DD 472-4391).
33. *Podranea ricasoliana* (Tanfani) Sprague: 21: Planta subespontánea. Localmente abundante en torrentes (31S-DD 464-4392), (31S-DD 462-4376) y en matorral (31S-DD 44-437). De forma más puntual en márgenes de caminos (31S-DD 45-439), (31S-ED 51-435), (31S-ED 51-436), (31S-ED 52-435), (31S-DD 48-439), (31S-ED 50-437) y cultivo (31S-ED 53-439). En S'Esgleieta (31S-DD 469-4389).
34. *Senecio angulatus* L. f.: Ocasional en cunetas (31S-EE 50-441), (31S-ED 51-435), (31S-DD 476-4370). En márgenes de garrigas (31S-EE 50-441), (31S-DE 49-440) y localmente abundante en (31S-DD 44-437). También asociada a márgenes de torrentes humanizados (31S-ED 52-439), carretera de Esporles (31S-DD 46-439), (31S-DE 48-441)... y rara en ambientes de costa rocosa (31S-ED 53-439) y (31S-DD 49-435). Cala Llonga, Menorca (31S-FE 610-4416).
35. *Setaria parviflora* (Poir.) Kerguelén: Cuneta (31S-ED 51-436), (31S-ED 51-439), (31S-DD 49-439), (31S-DD 46-438), (31S-ED 50-436), (31S-ED 52-437) y torrentes (31S-DD 47-437) y en San Llorenç des Cardassar (31S-ED 524-4384).
36. *Washingtonia* sp.: Individuos aislados en margen de camino en el port dels anglesos (31S-EE 510-4405) y en la acequia de la Font de la Vila (31S-DD 470-4388).





### **2.3 Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands**

F Lloret, F Médail, G Brundu, I Camarda, E Moragues, J Rita, P Lambdon and  
PE Hulme



AGAVE SISALANA



ASTER SQUAMATUS



NICOTIANA GLAUCA

*Journal of Ecology* (2005) 93, 512- 520

## **Resumen de la parte realizada en Mallorca**

En el artículo completo (ver página 134) se aborda la importancia de los atributos biológicos implicados en el éxito de la invasión de las plantas invasoras en cinco islas de Mediterráneo (Cerdeña, Córcega, Creta, Malta y Mallorca). A continuación se resume la parte correspondiente a Mallorca en la que hemos trabajado.

La finalidad de este trabajo es contestar a las siguientes preguntas: (1) ¿tienen las plantas exóticas algún tipo de atributo que se pueda relacionar con el éxito de la invasión en el Mediterráneo?, (2) ¿puede la covariación entre estos atributos permitir establecer de forma definida el síndrome de invasión?, y (3) ¿cambia la relevancia de los atributos “invasores” en función de la habilidad de las especies para establecerse en diferentes tipos de hábitats?.

### ***Material y métodos***

El listado de plantas exóticas utilizado en este trabajo es el resultado de las observaciones de campo que realizamos durante el otoño-invierno de 2002. De las 185 plantas actualmente naturalizadas en nuestros ecosistemas naturales de Mallorca, sólo se consideraron 162 especies exóticas conocidas en esa fecha. No se incluyen las plantas exóticas cultivadas o casuales, híbridos, subespecies y táxones de origen desconocido.

De todas las especies exóticas, foco de estudio, se seleccionaron 15 categorías y atributos potencialmente relacionados con el éxito de las

invasiones: 8 de ellas corresponden a características vegetativas (longevidad, propagación vegetativa, tamaño de la hoja, espinescencia, pubescencia, succulencia, forma vital y altura) y 7 a rasgos reproductivos (tipo de reproducción, polinización, época de floración, duración de la floración, tipo de fruto, tamaño de la semilla y modo de dispersión). El ambiente donde vive cada exótica (ruderal, cultivos y áreas naturales) y su abundancia (índice DAFOR de Tansley) fueron otras características también utilizadas en los análisis.

Las relaciones entre la abundancia de plantas exóticas introducidas y sus atributos fueron analizadas mediante modelos lineales generalizados (GLM). También se realizaron modelos de multivariantes que incluyeron el grupo taxonómico y los atributos de las especies. Estos análisis fueron realizados para el promedio de la abundancia y para la abundancia de plantas exóticas introducidas estimada en cada isla. Se fueron desarrollando diferentes modelos para el conjunto de las especies y para los subgrupos en función del hábitat. Para testar la hipótesis de que un conjunto de caracteres comunes puede representar un ‘síndrome de invasión’, se realizaron análisis cluster considerando sólo los atributos que producen efectos significativos en los modelos construidos. Después de situar cada especie en un cluster determinado, se comparó la abundancia media de las especies entre clusters mediante un ANOVA. Diferencias significativas en la abundancia media entre la especies apoyaría la idea de síndromes particulares ligados al éxito en la invasión mientras que su ausencia sugeriría que dicho éxito debería explicarse más para cada atributo o para combinaciones simples de atributos.

## **Resultados**

Considerando el listado de plantas exóticas de las 5 islas del mediterráneo estudiadas, se encontró que de los 15 atributos estudiados, tan solo 5 explicaban significativamente la discrepancia en la abundancia de especies: Propagación vegetativa, tamaño de la hoja, época de floración, duración del período de floración y tipo de dispersión (Figura 1 del artículo general). Al estudiar las especies en función del hábitat que colonizan, se observó una pauta diferente en los atributos que explican la abundancia de las mismas: la abundancia de las especies ruderales se explica por la propagación vegetativa, tamaño de la hoja, succulencia y época de floración; las especies exóticas de cultivo por solo la época de floración; y las especies exóticas de zonas naturales por la propagación vegetativa, el tamaño de la hoja, la época de floración, el tipo de dispersión y el tipo de fruto.

Cuando analizamos los datos exclusivamente para Mallorca, se observa que la succulencia tanto para el conjunto de las especies como solo para aquellas que viven en hábitats naturales tiene un efecto significativo en la abundancia de exóticas. Del conjunto global de especies exóticas invasoras, la succulencia y la espinescencia en hábitats naturales son caracteres poco manifiestos (Figura 2 del artículo general).

Para cada isla por separado no se encontraron órdenes taxonómicos que tuvieran más éxito en la invasión. Sin embargo, al considerar el listado total de plantas exóticas para todas las islas sí se detectaron diferencias entre dichos órdenes (Tabla 4 del artículo general).

## **Conclusión**

*Objetivo 1: ¿Tienen las plantas exóticas algún tipo de atributo que se pueda relacionar con el éxito de la invasión en el Mediterráneo?, y (2) ¿puede la covariación entre estos atributos permitir establecer de forma definida el síndrome de invasión?*

Diversos atributos biológicos, tales como: la suculencia en zonas rurales, las hojas grandes mayores de 50 cm<sup>2</sup>, los largos períodos de floración estival, los frutos carnosos en zonas naturales, la dispersión por el viento y vertebrados, y en especial la propagación vegetativa, explican la abundancia de plantas exóticas en islas del Mediterráneo. A pesar de este conjunto de características que tipifican las especies invasoras más abundantes, no se ha podido establecer una categoría ecológica relevante que fuera consistente en los tres clusters de plantas exóticas que se diferenciaron en función de sus atributos. Es decir, no existe una pauta universal de atributos que expliquen el éxito de las invasiones.

*Objetivo 3: ¿cambia la relevancia de los atributos “invasores” en función de la habilidad de las especies para establecerse en diferentes tipos de hábitats?*

El estudio con un número tan amplio de especies exóticas entre islas permite minimizar las idiosincrasias locales; los atributos biológicos pueden cambiar entre gradientes ambientales y en función del tipo de hábitats. Prácticamente no se han encontrado pautas relevantes a nivel local (isla) tal vez debido al bajo número de especies estudiadas así como también a efectos estocásticos asociados con un área regional.

## **Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands**

F Lloret<sup>1</sup>, F Médail<sup>2</sup>, G Brundu<sup>3</sup>, I Camarda<sup>3</sup>, E Moragues<sup>4</sup>, J Rita<sup>5</sup>, P  
Lambdon<sup>6</sup> and P.E. Hulme<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Center for Ecological Research and Forestry Applications (CREAF) and U. Ecologia, Department Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia, Fac. Ciències, Universitat Autònoma Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, Spain, <sup>2</sup>Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP, CNRS UMR 6116), Université Paul Cézanne/Aix-Marseille III, Europôle Méditerranéen de l'Arbois, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France, <sup>3</sup>Dipartimento di Botanica ed Ecologia vegetale, Università degli Studi di Sassari, Via F. Muroli 25, 07100 Sassari, Italy. <sup>4</sup>Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), c. Miquel Marqués 21, 07190 Esporles, Majorca, Spain, <sup>5</sup>Departamento de Biología, Universidad de las Islas Baleares, Ctra Valldemossa km 7, 5. 07071 Palma de Mallorca, Majorca, Spain, and <sup>6</sup>NERC Centre for Ecology and Hydrology, Banchory, Aberdeenshire AB31 4BW, Great Britain.

### **Abstract**

Species attributes have been used to explain invasion patterns assuming the prevalence of biological mechanisms, although this approach often suffers several methodological and conceptual limitations, such as local idiosyncrasies, differences among habitats, phylogenetic constraints and insufficient sample size. The relative importance of 15 species traits for explaining the abundance over 350 naturalized alien plant species was assessed across five Mediterranean islands (Corsica, Crete, Majorca, Malta and Sardinia). A comparative analysis accounting for phylogeny was used to examine variation in semi-quantitative estimates of species abundance in comparable habitats across the five island floras. Species were divided into

those with affinity for semi-natural, agricultural and ruderal habitats. Both vegetative and reproductive attributes were evaluated for individual islands and averaged across all islands. Vegetative propagation, large leaf size, summer flowering, long flowering period and dispersal by wind or vertebrates were positively associated with average alien abundance across all five islands. Fewer significant trends were found in island-specific patterns. The relative importance of a few reproductive traits is reflected in over-representation of Caryophyllales, Asterales and Poales (late flowering, large seed size and anemochory). Although significant covariation in traits was found there was no evidence for well-defined invasive syndromes. Succulence was important in ruderal habitats, long flowering period in agricultural habitats and vertebrate seed dispersal in semi-natural habitats, suggesting that empty niches, avoidance of competitors and exploitation of mutualists, respectively, are important. The study highlights the importance of estimating invasion success across a wide region, but analyses of specific invasion stages are also needed. Reproductive traits, which may be more relevant for long-distance colonization, and vegetative traits, which determine local dominance and persistence, were, nevertheless, both related to abundance within islands.

**Key-words:** alien plant species, biogeography, biological invasions, invasion syndrome, island ecology, Mediterranean Basin, naturalized species, species traits.

## **Introduction**

The invasion of terrestrial ecosystems by non-native plants is a major component of global change, with considerable potential for significant impacts on the species composition and ecosystem function of native communities (Mack *et al.* 2000; Pimentel *et al.* 2001). A major goal in the study of biological invasions is the identification of potentially invasive species before they impact upon ecosystems (Hulme 2003), either by finding an ‘invasive species syndrome’ or by constructing decision trees that might screen species in terms of their potential invasion risk (Scott & Panetta 1993; Reichard & Hamilton 1997; Goodwin *et al.* 1999; Bennett 2001). Both approaches have used comparative analyses of species attributes in order to identify key traits associated with species invasiveness (Roy 1990; Thompson *et al.* 1995; Crawley *et al.* 1996; Williamson & Fitter 1996; Rejmánek 2000; Sutherland 2004), on the assumption that invasion primarily reflects species attributes rather than characteristics of the environment.

However, the analysis of the relationship between invasiveness and species attributes suffers from methodological and conceptual limitations. Analyses that compare native and alien species within a flora are questionable: native species do not actually constitute a reliable control group because the attributes of alien species may have been selected by human criteria, such as horticultural desirability (Thompson *et al.* 1995; Crawley *et al.* 1996). Historical and stochastic events, as well as geographical particularities, may determine idiosyncratic species responses in different geographical areas (Lloret *et al.* 2004) and analyses from a single flora may therefore be unable to distinguish between traits of generic rather than locally specific importance.



Attributes often covary due to phylogenetic constraints, and, while comparison of closely related species reduces this problem (Rejmánek & Richardson 1996), resulting generalizations are limited in scope. The relationship between attributes and invasion success may also differ among habitats (Pysek *et al.* 1995) to the extent that traits important in the invasion of one habitat are unimportant in another. Finally, the sample size (number of species) and the availability of data on species traits may be insufficient to detect significant differences (Kolar & Lodge 2001).

This study attempts a comprehensive analysis of the relative importance of 15 species traits on the abundance of over 350 naturalized alien plant species invading five Mediterranean islands (Corsica, Crete, Majorca, Malta and Sardinia) in which these limitations are addressed. Mediterranean islands are particularly appropriate model systems for studying invasions due to the diversity of alien taxa, long history of species introductions and detailed floristic records (Hulme 2004). A comparative analysis accounting for phylogeny was used to examine variation in semi-quantitative estimates of species abundance in comparable habitats across the five island floras. This approach enabled the following questions to be addressed. (i) Are certain species traits related to the success of alien plant species in the invasion of Mediterranean islands? (ii) Do covarying suites of traits facilitate the identification of well-defined invasive syndromes? (iii) How specific are these relationships to the type of habitat invaded?

Although we examined the relationship between species abundance and individual traits, different traits are unlikely to be independent of each other, and we also investigated the success with which clustering into syndromes accounted for differences in species abundance.

## **Materials and methods**

Data on the species composition, habitat affinities, status and species attributes of the naturalized alien flora of the five Mediterranean islands were drawn from the literature for the whole Mediterranean basin (Tutin *et al.* 1964–80; Tutin *et al.* 1993) and for each island (see Table 1 for a description of island characteristics): Corsica (Natali & Jeanmonod 1996; completed by Jeanmonod & Burdet 1997, 1998, 1999; Jeanmonod 2000; Jeanmonod & Schlüssel 2001), Crete (Jahn & Schönfelder 1995; Chilton & Turland 1997, 2002), Majorca (de Bolòs & Vigo 1984–2001), Malta (Haslam *et al.* 1977) and Sardinia (Pignatti 1982; Viegi 1993; Camarda 1998). These data were updated and validated by local botanists (E. Moragues and J. Rita for Majorca, I. Camarda and G. Brundu for Sardinia, and F. Médail for Corsica) based on their own field observations and collections.

Only naturalized species, that is, those sustaining populations without direct intervention by humans (Richardson *et al.* 2000a; Pysek *et al.* 2004), were included in the data base. Cultivated (but not naturalized ornamentals) and casual species (as defined by the sources) as well as hybrids, subspecies and taxa of unknown origin (overall, 500 taxa) were excluded from the data base. Cultivated taxa (even where naturalized) were excluded because they are often of uncertain origin and taxonomic assignation, and have been

deliberately spread over the territory. The final data base consisted of 354 species (162 species from Corsica, 88 species from Crete, 83 from Malta, 119 from Majorca and 105 from Sardinia).

<b>Island</b>	<b>Location</b>	<b>Distance to mainland (km)</b>	<b>Area (km<sup>2</sup>)</b>	<b>Maximum altitude (m)</b>	<b>Population density (km<sup>-2</sup>)</b>
Crete	35°10' N, 25° E	120	8 700	2456	61.1
Malta	35°50' N, 14°25' E	230	246	240	1569.1
Corsica	42°10' N, 9° E	90	8 682	2710	30.0
Sardinia	40° N, 9° E	200	24 090	1834	67.9
Majorca	39°15' N, 2°55' E	180	3 656	1346	201.5

*Table 1.* Description of the five islands where the naturalized alien flora was analysed

Fifteen attributes were assessed for each species. They integrate a wide range of traits associated with both colonization and plant performance, and are thus potentially involved in invasion success (Table 2). As species are not independent units and phylogenetic constraints may influence species abundance patterns, each species was allocated to phylogenetic groups and the relationship between abundance and phylogenetic groups analysed (Whittaker *et al.* 2000). Taxonomic order was used as the grouping level, following a recent ordinal classification for angiosperms (APG 1998). Following Pysek *et al.* (2002), three broad habitat categories were used to classify species occurrence: (i) ruderal (human-made habitats, excluding arable land) ( $n = 242$  species), (ii) agricultural (arable and traditional agricultural habitats) ( $n = 98$  species), and (iii) semi-natural (i.e. relatively low impacted plant communities, including semi-natural forested and treeless habitats) ( $n = 218$  species). Many species occurred in more than one habitat, so the sum for the three habitat categories is higher than the total number of species studied.

For each species, a semi-quantitative estimate of species abundance (ranging from 1 to 4) was derived from descriptions in the individual island floras (Table 3). Expert knowledge was used to compare these different estimates and derive a single average abundance score across all five islands.

The relationship between species abundance and attributes was analysed for univariate and multiterm effects, including their respective interactions, by generalized lineal models (GLM) using the gamma distribution for the error term, and the reciprocal link function (Crawley 1993), following the Statistica 5.1. package. In each case, models were considered adequate when the effect terms were significant at  $P = 0.05$ , and the change in explained deviance was significant in a  $\chi^2$  test with the difference in degrees of freedom between models. This approach was also used to evaluate the relationship between taxonomic group (order) and species abundance. Multivariate models including taxonomic group and species attributes were also used. In taxonomic groups where particular attribute categories were poorly represented and models could not therefore be calculated, we either merged attribute categories (e.g. dispersal, first flowering) or did not analyse the attribute (e.g. leaf size). Analyses were performed for the average abundance across all islands and for the abundance estimates for individual islands. Different models were developed for the whole set of species, and for subsets of species with affinities to ruderal, agricultural and semi-natural habitats.

To test the hypothesis that a suite of co-occurring plant attributes may represent an 'invasive syndrome', we performed a cluster analysis, considering only attributes that proved significant in the models described above. We used a k-means clustering procedure with three preestablished groups, following the criteria of using the minimal number of groups that produced significant differences for all variables ( $P < 0.01$ , after ANOVA).

After allocating each plant species to one cluster group, we performed an ANOVA with the average species abundance as the dependent variable, and cluster as the main factor. Significant differences in average species abundance between cluster groups would support particular syndromes being linked to invasion success, whereas their absence would suggest that invasion success would be better explored individually for each attribute, or for more simple combinations of attributes.

<b>Attributes</b>	<b>Categories</b>
<i>Vegetative traits</i>	
Longevity	Annual, biennial, perennial
Vegetative propagation	Yes (bulbs, rhizomes, fragmentation), No
Leaf size	Very small (< 1 cm <sup>2</sup> ), Small (1–7 cm <sup>2</sup> ), Medium (7–20 cm <sup>2</sup> ), Large (20–50 cm <sup>2</sup> ), Very large (> 50 cm <sup>2</sup> )
<u>S</u> pinescence	Yes, No
Succulence	Yes, No
Pubescence	Yes, No
Growth form (after Raunkiaer 1934)	Therophytes (annuals), geophytes (buds below ground), hydrophytes, hemicryptophytes (buds at ground level), chamaephytes (buds less than 0.5 m from the ground), nanophanerophytes (buds borne on aerial shoots, between 0.5 and 2 m from the ground), macrophanerophytes (buds borne on aerial shoots, more than 2 m from the ground)



<b>Attributes</b>	<b>Categories</b>
Height	Stem height, when a range of values was reported, we used the mid-point of the range
<b><i>Reproductive traits</i></b>	
Reproduction type	Hermaphrodite, unisexual monoicous, dioicous, mixed
Pollination type	Wind, animal, mixed (wind and animal), water
Flowering phenology	Autumn-winter, spring, summer
Flowering span	Short (1–3 months), medium (4 – 6 months), long (> 6 months)
Fruit type	Capsule, legume and folicle, Achen and nucule, fleshy
Seed size	Very small (< 1 mm $\Phi$ ), small (1–2 mm $\Phi$ ), medium (2–5 mm $\Phi$ ), large (5–10 mm $\Phi$ ), very large (> 10 mm $\Phi$ )
Dispersal mode	Unspecialized, hydrochory, anemochory, zoochory

**Table 2.** Description of the species attributes and the respective categories assessed to each species. Information for each species was obtained from the literature

<b>Island</b>	<b>Score</b>	<b>Description of classes</b>	<b>Authority</b>
Crete	1	Occurring in one out of four provinces	Jahn & Schöndelder (1995)
	2	Occurring in two out of four provinces	
	3	Occurring in three out of four provinces	
	4	Occurring in four out of four provinces	
Malta	1	Rare or rather rare	Haslam <i>et al.</i> (1977)
	2	Locally frequent	
	3	Common or frequent elsewhere	
	4	Abundant or common everywhere	
Corsica	1	Rare	Jeanmonod & Burdet (1997)
	2	Locally common	
	3	Common	
	4	Very common	

F. Médail, personal observation

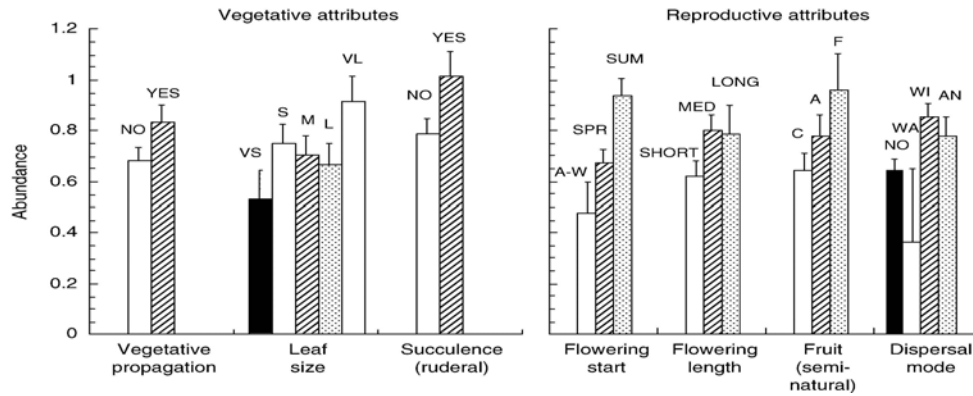
<b>Island</b>	<b>Score</b>	<b>Description of classes</b>	<b>Authority</b>
Sardinia	1	Very rare and rare	Viegi (1993), Camarda (1998)
	2	Occasional	G. Brundu & I. Camarda, personal observation
	3	Rather common	
	4	Common	
Majorca	1	Rare	E. Moragues & J. Rita, personal observation
	2	Occasional	
	3	Frequent	
	4	Abundant or dominant	

*Table 3.* Species abundance classes considered for each island, according to the different authority sources

## Results

Because multiterm models did not significantly increase the explained deviance when compared with univariate models, results are initially presented for each significant variable separately. Five attributes significantly explained variation in average species abundance: vegetative propagation ( $\chi^2 = 4.60$ ,  $P = 0.032$ ), leaf size ( $\chi^2 = 11.88$ ,  $P = 0.018$ ), flowering phenology ( $\chi^2 = 22.06$ ,  $P < 0.001$ ), length of the flowering period ( $\chi^2 = 5.11$ ,  $P = 0.024$ ) and dispersal mode ( $\chi^2 = 8.22$ ,  $P = 0.016$ ). Species that reproduced vegetatively, had large leaves, flowered in summer, had an extended flowering period or were dispersed by wind or animals had the highest average abundances across all five islands (Fig. 1).

The species attributes identified as significant varied among the three habitats. Among species occurring in ruderal habitat, vegetative propagation ( $\chi^2 = 6.25$ ,  $P = 0.012$ ), large leaf size ( $\chi^2 = 10.19$ ,  $P = 0.037$ ), succulence ( $\chi^2 = 6.48$ ,  $P = 0.011$ ) and summer flowering ( $\chi^2 = 16.18$ ,  $P < 0.001$ ) were related to higher abundance. For species in agricultural habitats, only summer flowering ( $\chi^2 = 8.89$ ,  $P = 0.012$ ) showed a significant effect. For species in semi-natural habitats, the attributes that showed significant effect (Fig. 1) were vegetative propagation ( $\chi^2 = 7.75$ ,  $P = 0.005$ ), large leaf size ( $\chi^2 = 13.45$ ,  $P = 0.009$ ), summer flowering ( $\chi^2 = 157.48$ ,  $P < 0.001$ ), wind and animal dispersal ( $\chi^2 = 7.50$ ,  $P = 0.024$ ), and presence of fleshy fruit ( $\chi^2 = 6.14$ ,  $P = 0.046$ ).

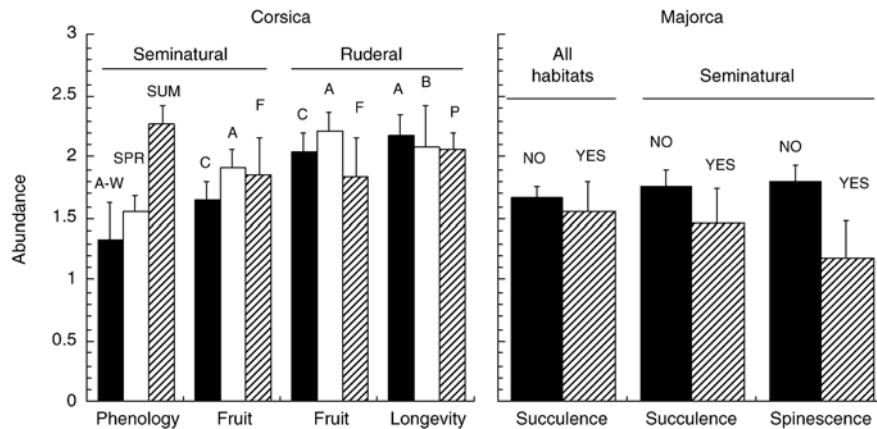


**Figure 1.** Average abundance (error bars: SE) of species with different vegetative and reproductive attributes in five islands of the Mediterranean Basin. Only attributes with a significant effect on average abundance are shown and data on succulence therefore correspond only to ruderal species, and data for fruit type to species living in semi-natural habitats. Key to leaf size categories: VS = very small (less than 1 cm<sup>2</sup>); S = small (1–7 cm<sup>2</sup>); M = medium (7–20 cm<sup>2</sup>); L = large (20–50 cm<sup>2</sup>); VL = very large (more than 50 cm<sup>2</sup>). Flowering phenology: A-W = autumn to winter; SPR = spring; SUM = summer. Flowering length: SHORT = 1–3 months; MED = 4–6 months; LONG = more than 6 months. Fruit type: C = capsule; A = achenes; F = fleshy fruits. Dispersal mode: NO = none; WA = water; WI = wind; AN = animal. Presence or absence of vegetative propagation and succulence is indicated by YES or NO, respectively.

When analysing the relationship between species attributes and abundance in each island, significant effects were only found in two islands: Corsica and Majorca (Fig. 2). In Corsica, summer flowering ( $\chi^2 = 6.15$ ,  $P = 0.046$ ) and presence of achenes ( $\chi^2 = 6.17$ ,  $P = 0.046$ ) produced significant increase in the abundance of species growing in semi-natural habitats. Among ruderal habitats, annuals were more abundant than perennials ( $\chi^2 = 6.02$ ,  $P = 0.049$ ), while species producing dry fruits (achenes, capsules, etc.) were more

successful than those having fleshy fruits ( $\chi^2 = 7.17, P = 0.028$ ).

In Majorca, succulence had a significant effect for all species ( $\chi^2 = 6.37, P = 0.012$ ) and for species found in semi-natural habitats ( $\chi^2 = 8.53, P = 0.003$ ); in both cases, succulent species were less successful. Finally, in this island, spinescence was associated with lower success in semi-natural habitats ( $\chi^2 = 4.45, P = 0.035$ ).



**Figure 2.** Mean abundance (error bars: SE) of species with different attributes in Corsica and Majorca. In Corsica, data on flowering phenology correspond to species living in semi-natural habitats, data of fruit type were obtained from ruderal species and from species living in semi-natural habitats, and data on longevity from ruderal species. Only attributes with significant effects on the species abundance on an island are shown. Key to flowering phenology categories: A-W = autumn to winter; SPR = spring; SUM = summer. Fruit type: C = capsule; A = achenes; F = fleshy fruits. Longevity: A = annual; B = biennial; P = perennial. Presence or absence of succulence and spinescence is indicated by YES or NO, respectively.

Taxon (at order rank) explained a significant amount of variation in average species abundance ( $\chi^2 = 48.49$ ,  $P = 0.008$ ), but the deviance explained did not increase in multivariate models that include both taxonomic group and species attributes. Among orders with five or more species, Oxalidales, Sapindales, Caryophyllales, Malpighiales, Asterales and Poales were the most successful (Table 4). This pattern was also observed in species likely to be found in semi-natural habitats ( $\chi^2 = 55.05$ ,  $P = 0.001$ ), but not in ruderal and agricultural habitats. There were no substantial differences in the more successful orders of species living in semi-natural habitats, except for the increasing success of Solanales. No significant effects of taxonomic group were found when analysing the five islands separately.

Cluster analysis separated three groups of species with similar suites of attributes. Cluster 1 included species with vegetative propagation, small or very large leaves, short to medium flowering period in spring, and no specialized dispersal mechanisms. Typical species with these characteristics belong to Oxalidaceae (*Oxalis pes-caprae* L.), Convolvulaceae (*Ipomoea* sp. pl), Fabaceae (*Trifolium* sp. pl) and Onagraceae (*Oenothera rosea* L'Hér.). Most succulent species, such as *Opuntia* sp. pl., were also allocated to this cluster. Cluster 2 included species with medium size leaves, flowering in summer over more than 3 months, and producing wind-dispersed achenes. Typical species of this cluster include Asteraceae (*Tagetes minuta* L., *Galinsoga paviflora* Cav., spe-*Conyza* sp. pl), and Poaceae (*Panicum capillare* L., *Pennisetum villosum* R.Br.). Cluster 3 included species with very small leaves, but also species with medium- to large-size leaves, short and spring flowering, and capsular fruits; all three dispersal syndromes were represented but wind and animal dispersal were most common. This was the most

heterogeneous cluster that included trees such as *Acacia dealbata* Link. and *Tamarix* sp. pl, hydrophytes such as *Elodea canadensis* Michaux and annuals such as *Tropaeolum majus* L.

There were significant differences in average abundance of the species belonging to each cluster (one way ANOVA,  $F_{2,351} = 5.23$ ,  $P = 0.006$ ). While no significant difference was found in the average abundance of species found in clusters 1 and 2, species in cluster 3 had significantly lower average abundances than the other two clusters (post-hoc Tukey-Kramer test,  $P < 0.05$ ).



All species		Species living in semi-natural habitats							
Order	Mean	SE	Max	N	Order	Mean	SE	Max	N
Laurales	1.50	-	1.5	1	Oxalidales	4.00	-	4.0	1
Oxalidales	1.34	0.70	4.0	5	Sapindales	1.93	1.18	3.6	2
Sapindales	1.11	0.64	3.6	5	Laurales	1.50	-	1.5	1
Proteales	1.00	-	1.0	1	Dipsacales	1.05	0.49	2.0	3
Caryophyllales	0.91	0.11	3.2	52	Proteales	1.00	-	1.0	1
Dipsacales	0.87	0.39	2.0	4	Caryophyllales	0.94	0.18	3.2	29
Malpighiales	0.85	0.22	2.6	10	Asterales	0.93	0.17	3.4	24
Asterales	0.83	0.11	3.4	40	Solanales	0.91	0.23	2.8	12
Poales	0.81	0.10	2.8	51	Poales	0.80	0.12	2.8	33
Lamiales	0.75	0.18	2.3	14	Alismatales	0.75	0.36	1.8	4
'Conifers'	0.70	0.10	1.0	6	Malpighiales	0.70	0.13	1.0	7
Alismatales	0.69	0.25	1.8	8	Liliales	0.66	0.28	2.8	9
Asparagales	0.68	0.25	2.0	7	Gentianales	0.65	0.21	1.0	4
Solanales	0.67	0.1	2.8	26	'Conifers'	0.64	0.09	1.0	5
Gentianales	0.65	0.2	1.0	4	Asparagales	0.59	0.16	1.0	4

All species		Species living in semi-natural habitats							
Order	Mean	SE	Max	N	Order	Mean	SE	Max	N
Fabales	0.63	0.12	4.0	41	Fabales	0.58	0.10	2.4	30
Myrtales	0.62	0.20	1.7	7	Apiales	0.56	0.16	1.0	5
Arecales	0.60	0.20	0.6	2	Myrtales	0.53	0.18	0.8	3
Liliales	0.55	0.18	2.8	14	Lamiales	0.51	0.15	1.3	9
Ranunculales	0.53	0.11	1.0	4	Brassicales	0.48	0.16	1.4	8
Brassicales	0.48	0.12	2.0	17	Saxifragales	0.40	0.20	1.0	4
Apiales	0.43	0.25	1.0	8	Fagales	0.40	-	0.4	1
Rosales	0.42	0.10	1.2	10	Ranunculales	0.37	0.15	0.7	3
Fagales	0.40	-	0.4	1	Rosales	0.28	0.06	0.7	7
Saxifragales	0.37	0.16	1.0	5	Malvales	0.24	0.04	0.4	5
'Boraginales'	0.27	0.07	0.3	2	Ericales	0.23	0.02	0.2	2
Malvales	0.24	0.04	0.4	5	Boraginales'	0.20	-	0.2	1
Ericales	0.23	0.02	0.2	2	Commelinales	0.20	-	0.2	1
Commelinales	0.30	0.50	0.0	2	Arecales	-	-	-	0

**Table 4.** Average abundance of the species belonging to different taxonomic orders. See Table 3 for the description of abundance values (SE: standard error; Max: Maximum value; N: number of species)

## **Discussion**

Several biological attributes were found to explain differences in the abundance of alien species across five Mediterranean islands. The regional perspective was especially important as few attributes were observed to explain abundance patterns on individual islands. The absence of significant patterns for each island may be due to the lower number of species considered at this level, as well as the stochastic effects associated with a single geographical area (Kolar & Lodge 2001; Lloret *et al.* 2004).

Among the non-reproductive attributes, vegetative propagation has previously been found to correlate with invasiveness in woody plants (Reichard & Hamilton 1997; Daehler 1998). Although vegetative propagation does not guarantee long-distance spread, this trait may ensure an optimal establishment, and then a rapid expansion and maintenance within suitable habitats, enhancing competitive ability and more efficient use of resources (Pysek *et al.* 1995; Jakobs *et al.* 2004; Suehs *et al.* 2004). Some species, e.g. *Melia azedarach* L., an ornamental weedy tree that typically reproduces by seeds, may exhibit clonal growth following disturbance such as fire, herbivory or animal injury (Tourn *et al.* 1999). The relationship between leaf size and species abundance reflects extreme size classes: aliens with very large leaves are more likely to become abundant, while the opposite trend is observed for species with very small leaves. Crawley *et al.* (1996) proposed that aliens could colonize more easily at ‘both ends’ of any niche axis defined by native species, enhancing the existence of extreme values for some traits in alien floras. Large leaf size is often associated with higher competitive ability, particularly in nutrient-rich moderately disturbed habitats (Grime 1979), and

has previously been found to differ between alien and native species in Australia (Lake & Leishman 2004). Other attributes related to plant size (e.g. growth form, height) or life cycle (e.g. longevity) failed to explain significant variation in species abundance. Thus long-lived trees and shrubs were neither more nor less likely to be successful invaders than short-lived herbaceous species. This contrasts with findings for the British Isles in which introduced species tended to be larger than native plants (Crawley *et al.* 1996). There was no evidence for morphological attributes related to herbivore defence, such as pubescence or spinescence, as important determinants of species abundance.

Among the reproductive traits, time of flowering (e.g. phenology, length of flowering period), remained a significant attribute for all types of species. Although flowering period has not been identified as important in the alien invasion of temperate floras (Thompson *et al.* 1995; Reichard & Hamilton 1997) this may not be the case in Mediterranean biomes (e.g. Lake & Leishman 2004). Flowering in these regions is often bimodal, with peaks in spring and autumn (Santandreu & Lloret 1999), rather than the single summer peak seen in many temperate floras. Longer flowering periods may increase the likelihood of cross-pollination and reproductive success in circumstances where pollination is seasonal and /or competition for pollinators is high. Although mutualists may be important in invasion success (Richardson *et al.* 2000b), seed dispersal was a more significant correlate of species abundance than pollination mutualisms in this study. Both vertebrate and wind dispersal have been previously identified as important attributes of plant invaders (Rejmánek 1996; Lake & Leishman 2004). These reproductive traits explain the taxonomic heterogeneity in invasion success with an over-representation of Caryophyllales, Asterales and Poales, which tended to show late flowering, large seed size and anemochory.

These taxa are often over-represented in alien floras (Binggeli 1996; Weber 1997; Daehler 1998; Vilà *et al.* 2001).

Overall, these findings support the hypothesis that different ecological strategies can trigger invasion success as a result of interactions with the native community. Competitive performance may be enhanced by the existence of some vegetative traits, such as vegetative propagation or large leaves. Niche differentiation may be favoured by characters that are rare or extreme in the native community (small or large leaves, summer flowering) and the associated avoidance of competitors may be reinforced by the exploitation of mutualists, such as pollinators. As expected, the importance of particular biological attributes for these interactions is often habitat dependent (Thompson *et al.* 1995; Pysek *et al.* 1995; Rejmánek 1999). For example, succulence was found to correlate with invasion success in ruderal habitats, largely due to the occurrence of *Opuntia* sp. pl and *Agave americana* L. near villages and farms. Succulence constitutes an efficient way to resist the seasonal water deficit of the Mediterranean climate; this trait is rare among native species from the Mediterranean Basin, but it is fairly common in other Mediterranean-type regions, such as California (with several species of *Opuntia* and *Agave*) and South Africa (where Mesembryanthemaceae are common).

Thus, our results support the hypothesis that invasion success may be triggered by functional traits qualitatively different from those occurring in the native flora, in which some life-forms may be more saturated than others (Crawley *et al.* 1996). Succulents appear to regenerate poorly in established vegetation where microsites may be limited (Vilà *et al.* 2003) and thus this

trait appears not to be important in the invasion of semi-natural habitats. In agricultural habitats, summer flowering was the only significant trait related to invasion. In native grasslands, most species flower in spring or early summer (Bosch *et al.* 1997), and later flowering may allow release from pollinator competition. Alien species in Mediterranean Italy have also been shown to differ in the timing of flowering relative to natives (Celesti-Grapow *et al.* 2003). For species invading semi-natural habitats, dispersal mode was significant, especially the presence of fleshy fruit. Native fleshy-fruited species are also more common in undisturbed, late successional communities (e.g. Debussche & Isenmann 1994), where vertebrates could also be efficient vectors for alien shrubs or trees (e.g. *Pittosporum tobira* (Thunb.) W.T. Aiton, *Phytolacca dioica* L.). Animal dispersal may be particularly relevant for the colonization of semi-natural habitats, where propagule pressure is often lower than in anthropogenic habitats (Vilà *et al.* 2003). The finding that certain traits were significant across all habitats but not within a single habitat probably reflects the lower sample sizes when single habitats were examined.

Ecological trade-offs determine the covariation of species traits and, accordingly, some set of well-correlated attributes could explain successful invasion. Crawley *et al.* (1996) identified the existence of at least two groups of aliens, according to the classical r- and K-strategies, but with more contrasted characters than the native flora. While our study certainly identified species that could be grouped in relation to a suite of traits, these groups did not reflect successful invasive species syndromes. These results lend further support to the hypothesis that a universal pattern of attributes is unlikely to explain invasion success (Thompson *et al.* 1995; Pysek 1998; Rejmánek 2000). As the relevance of biological attributes may change during the

processes of dispersal, colonization and invasion, analyses should also focus on specific invasion stages. For example, reproductive traits may be expected to be more relevant for long-distance colonization, while vegetative traits would prevail in achieving local dominance. Both types of traits were related to abundance within the studied Mediterranean islands, but more research is needed to test this hypothesis.

### **Acknowledgements**

This study is part of EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems), a research project supported by the European Commission under the 5th Framework, contributing to the implementation of Key Action 2.2.1 (Ecosystem Vulnerability) within the Energy, Environment and Sustainable Development thematic programme (Contract no. EVK2-CT-2000–00074). Details of the project can be found at [www.ceh.ac.uk/epidemie](http://www.ceh.ac.uk/epidemie). R. Jahn and P. Schönfelder are acknowledged for kindly providing their data for Crete. Maurici Mus, Sandra Saura and Luisa Carta generously helped in the literature search and field surveys. M. Vilà provided helpful comments on an early draft.

## References

- APG (Angiosperm Phylogeny Group) (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531–553.
- Bennett, J.P. (2001) Type characters of non-native plant species in Great Lakes National Parks (USA). *Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystems Management* (eds G. Brundu, J.H. Brock, I. Camarda, L.E. Child & P.M. Wade), pp. 199–206. Backhuys Publisher, Leiden.
- Binggeli, P. (1996) A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody species. *Journal of Vegetation Science*, 7, 121–124.
- de Bolòs, O. & Vigo, J. (1984–2001) *Flora Dels Països Catalans, Volumes 1–4*. Barcino, Barcelona.
- Bosch, J., Retana, J. & Cerdà, X. (1997) Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, 109, 583–591.
- Camarda, I. (1998) Considerazioni su alcune specie di antica e recente introduzione in Sardegna e la loro dinamica di diffusione. *Biocosme Mésogéen*, 15, 89–108.
- Celesti-Grapow, L., Di Marzio, P. & Blasi, C. (2003) Temporal niche separation of the alien flora of Rome. *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions* (eds L.E. Child, J.H. Brock, G. Brundu, K. Prack, P. Pysek, P.M. Wade & M. Williamson), pp. 101–111. Backhuys, Leiden.
- Chilton, L. & Turland, N.J. (1997) *Flora of Crete: a Supplement*. Marengo, Retford.
- Chilton, L. & Turland, N.J. (2002) *Flora of Crete: Supplement II, Additions*



- 1997–2002. <http://www.marengo.supanet.com/text/fcs.htm>.
- Crawley, M.J. (1993) *GLIM for Ecologists*. Blackwell Science, Oxford.
- Crawley, M.J., Harvey, P.H. & Purvis, A. (1996) Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 351, 1251–1259.
- Daehler, C.C. (1998) The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation*, 84, 167–180.
- Debussche, M. & Isenmann, P. (1994) Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos*, 69, 414–426.
- Goodwin, B.J., McAllister, A.J. & Fähring, L. (1999) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology*, 13, 422–426.
- Grime, J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Haslam, S.M., Sell, P.D. & Wolseley, P.A. (1977) *A Flora of the Maltese Islands*. Malta University Press, Malta.
- Hulme, P.E. (2003) Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx*, 37, 178–193.
- Hulme, P.E. (2004) Invasions, islands and impacts: a Mediterranean perspective. *Island Ecology* (ed. J.M. Fernandez Palacios), pp. 337–361. Asociación Española de Ecología Terrestre, La Laguna, Spain.
- Jahn, R. & Schönfelder, P. (1995) *Exkursionsflora für Kreta*. Ulmer, Stuttgart.
- Jakobs, G., Weber, E. & Edwards, P.J. (2004) Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distribution*, 10, 11–19.
- Jeanmonod, D. (2000) Notes et contributions à la flore de Corse, XVI.

- Candollea*, 55, 41–74.
- Jeanmonod, D. & Burdet, H.M. (1997) Notes et contributions à la flore de Corse, XIII. *Candollea*, 52, 239–279.
- Jeanmonod, D. & Burdet, H.M. (1998) Notes et contributions à la flore de Corse, XIV. *Candollea*, 53, 171–210.
- Jeanmonod, D. & Burdet, H.M. (1999) Notes et contributions à la flore de Corse, XV. *Candollea*, 54, 385–416.
- Jeanmonod, D. & Schlüssel, A. (2001) Notes et contributions à la flore de Corse, XVII. *Candollea*, 56, 139–170.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 199–204.
- Lake, J.C. & Leishman, M.R. (2004) Invasion success of exotic in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117, 215–226.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G. & Hulme, P.E. (2004) Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important? *Global Ecology and Biogeography*, 13, 37–45.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689–710.
- Natali, A. & Jeanmonod, D. (1996) Flore analytique des plantes introduites en Corse. *Compléments Au Prodrôme de la Flore Corse* (eds D. Jeanmonod & H.M. Burdet), pp. 1–211. Conservatoire et Jardin botaniques de Genève, Genève.
- Pignatti, S. (1982) *Flora D'Italia, Volumes 1–3*. Edagricole, Bologna.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C. *et al.* (2001) Economic and environmental threats of alien

- plant, animal, and microbe invasions. *Agroecosystems and Environment*, 84, 1–20.
- Pysek, P. (1998) Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos*, 82, 282–294.
- Pysek, P., Prach, K. & Smilauer, P. (1995) Relating invasion success to plant traits: an analysis of the czech alien flora. In: P. Pysek, K. Prach, M. Rejmánek & M. Wadw (eds) *Plant Invasions – General Aspects and Social Problems*, pp. 39–60. SPB Academic, Amsterdam.
- Pysek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M. & Kirschner, J. (2004) Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53, 131–143.
- Pysek, P., Sadlo, J. & Mandak, B. (2002) Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia*, 74, 97–186.
- Reichard, S.H. & Hamilton, C.W. (1997) Predicting invasions of woody plants introduced in North America. *Conservation Biology*, 11, 193–203.
- Rejmánek, M. (1996) A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, 78, 171–181.
- Rejmánek, M. (1999) Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In: O. T. Sandlund & P. Schei *et al.* (eds) *Invasive Species and Biodiversity Management*. pp. 79–102. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Rejmánek, M. (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 25, 497–506.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655–1661.
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D’Antonio, C.M., Milton, S.J. & Rejmánek, M. (2000b) Plant invasions – the role of mutualisms. *Biology Reviews*, 75, 65–93.

- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000a) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*, 6, 93–107.
- Roy, J. (1990) In search of the characteristics of plant invaders. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds F. Di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche), pp. 335–352. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Santandreu, M. & Lloret, F. (1999) Effect of flowering phenology and habitat on pollen limitation in *Erica multiflora*. *Canadian Journal of Botany*, 77, 734–743.
- Scott, J.K. & Panetta, F.D. (1993) Predicting the Australian weed status of southern African plants. *Journal of Biogeography*, 20, 87–93.
- Suehs, C.M., Affre, L. & Médail, F. (2004) Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island. I. Taxonomy, clonality and introgression. *Heredity*, 92, 31–40.
- Sutherland, S. (2004) What makes a weed a weed? Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24–39.
- Thompson, K., Hodgson, J.G. & Rich, T.C.G. (1995) Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 18, 390–402.
- Tourn, G.M., Menvielle, M.F., Scopel, A.L. & Pidal, L. (1999) Clonal strategies of a woody weed: *Melia azedarach*. *Plant and Soil*, 217, 111–117.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. *et al.* (1964–80) *Flora Europaea, Volumes 1–5*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. *et al.* (1993) *Flora Europaea, Volume 1*, 2nd edn. Cambridge

- University Press, Cambridge.
- Viegi, L. (1993) Contributo alla conoscenza della biologia delle infestanti delle colture della Sardegna nord-occidentale. I. Censimento delle specie esotiche della Sardegna. *Bolletino Della Societa Sarda Di Scienze Naturale*, 29, 131–234.
- Vilà, M., Burriel, J.A., Pino, J., Chamizo, J., Llach, E., Porterias, M. *et al.* (2003) Association between *Opuntia* species invasion and changes in land-cover in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 9, 1234–1239.
- Vilà, M., García-Berthou, E., Sol, D. & Pino, J. (2001) Survey of the naturalised plants and vertebrates in peninsular Spain. *Ecologia Mediterranea*, 27, 55–67.
- Weber, E.F. (1997) The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *Journal of Vegetation Science*, 8, 565–572.
- Whittaker, R.J., Field, R. & Partomihardjo, T. (2000) How to go extinct: lessons from the lost plants of Krakatau. *Journal of Biogeography*, 27, 1049–1064.
- Williamson, M.H. & Fitter, A. (1996) The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78, 163–170.



**2.4 How to determine the more dangerous exotic invasive plants and their habitat distribution**

E Moragues and J Rita



RICINUS COMMUNIS



IPOMOEA INDICA



AMARANTHUS RETROFLEXUS



TROPAEOLUM MAJUS

*Submitted to Weed Research*

## **Abstract**

One of the crucial steps in the management and conservation of the natural environment is to recognize the exotic flora as one of the most important threats to our natural ecosystems. For the elaboration of control plans, it is essential to know its distribution and abundance, as well as its degree of impact on the more vulnerable environments. Bearing this in mind, we have elaborated a distribution study of the naturalized and casual exotic species in the distinct natural ecosystems of the island of Mallorca (Spain). Additionally, some semi-quantitative indicators were elaborated to typify, on the one hand, the ecosystems according to their degree of invasion (Habitat Alien Richness and Habitat Alien Infestation indexes) and, on the other hand, the exotic species according to their abundance (Alien Abundance Index), coverage (Alien Expansion Index) and the degree of threat they imply (Alien Invasion Index). These indicators provided results in a simple objective manner and are reproducible for other survey areas, thus, homogenizing the criteria used for the elaboration of lists of invasive species in relation to their actual state of invasiveness in the natural environment.

In this case of study, roadside ditches and torrents were found to be the environments most affected by exotic plants invasion, and that these exotic species have, by large, an invasive behaviour in cultivated fields and torrents. The remaining island's ecosystems (rocky coasts, dune systems, wetlands, forests and rock dry-wall) are less rich in exotic species and are usually either casual or only slightly invasive species, with the exception of *Carpobrotus* spp., *Arundo donax*, *Opuntia* spp. and *Agave* spp., among others.



These indexes also reveal which of the exotic species present on the island are the most invasive (colonizing the most rich and protected environments), common and extensive.

**Key words:** alien impact indexes, cartography, exotic plants, invasive status, plant invasions, susceptible habitats.

## **Introduction**

The constant arrival of exotic plants into areas outside their original distribution range and further settlement in natural ecosystems is one of the most important environmental problems affecting biodiversity conservation (Mack et al. 2000). Due to the current trade globalization and the excessive growth of tourism in recent years, the number of introduced species is rapidly increasing, posing a threat to the preservation of our biological diversity and in some cases causing real epidemics of great economic impact (McNeely et al. 2001).

One of the first steps in the elaboration of a plan for the control of exotic species is to determine which of these plants may be considered an invasive species for a determined region and to what degree these plants threaten the natural ecosystems. The availability of objective criteria to discriminate these species and identify the most affected environments is one of the recommendations usually given by regional strategies for dealing with invasive species (Genovesi and Shine 2004). Although there are numerous inventories on the local and national scales in which the species considered (by the authors) as the more dangerous have been cited, (Pyšek et al. 2002; Kühn et al. 2004; Muller 2004; Sanz et al. 2004; Moragues and Rita 2005), however, rarely have uniform criteria been used to define the concept of an invasive species (Richardson et al. 2000; Lockwood et al. 2001, Pyšek et al. 2004), nor is there a replicable method to discriminate the most dangerous species according to the environment vulnerability of the area they occupy (Prieur-Richard and Lavorel 2000; Pyšek et al. 2004). It seems there is a lack of a methodology to permit rapid and objective evaluations of large expanses

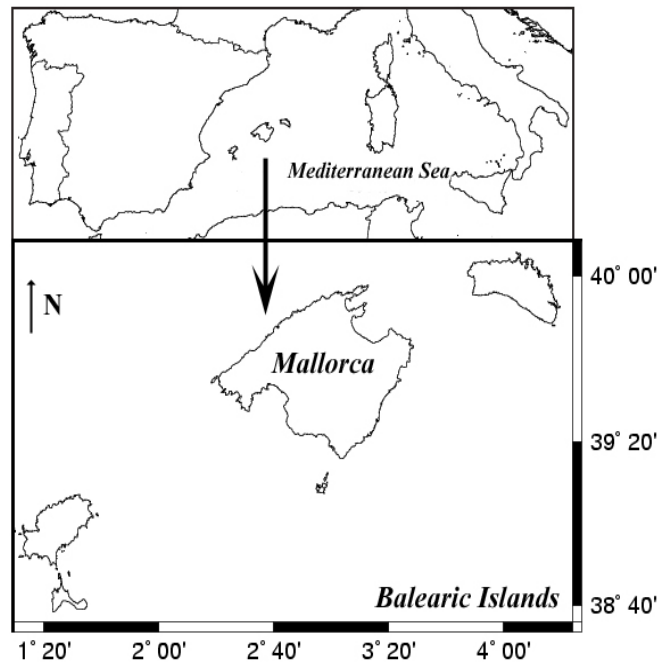
of territory. Such methods would allow the identification of the most extensive and endangering species according to the sensitivity of the varying environments.

Given the importance of this subject, it is not unusual that different groups are developing indicators to objectify the elaboration of dangerous plant species inventories. However, these lists have either yet to be published or have not been generally accepted (Schutzki et al. 2004, Di Tomaso 2005, Vladimirov 2005, Brunel and Tison 2005).

The aim of this work is to determine the actual degree of invasion or occupation by the exotic species present in the natural ecosystems of Mallorca (Balearic Islands, Spain). For this purpose, we have studied the distribution of these species throughout the island and have developed several semi-quantitative indicators which enabled the evaluation of the degree of impact on the main types of ecosystems, as well as the classification of the species as a function of the danger they pose and their abundance. Specifically, this work intends to answer the following questions: which environments have more exotic species and what is the extent of their invasion, and which are the more frequently occurring exotic species in this territory and which of these behave as invaders in sensitive ecosystems?

## **Material and methods**

The work has been carried out on the island of Mallorca, located in the western Mediterranean basin off the east coast of the Iberian Peninsula (Figure 1). The island has a surface area of 3,620.42 km<sup>2</sup> and a population of 677,000 inhabitants (2001 census). Of the 305 exotic species reported in the Balearic Islands (Moragues and Rita 2005), 189 casual and naturalized species (according to the definition by Pyšek et al. 2004) were found in the natural environment. The remaining 116 exotic plant species correspond to either older citations or are related to other islands of the archipelago.



**Figure 1.** This study took place on the island of Mallorca, the largest island of the Balearic Archipelago, located in the western Mediterranean Sea.

1. *Field work*

A catalogue of exotic species was worked up for each of the 10 x10 km UTM squares, dividing the island into 57 of these squares, during the period of time from summer 2001 to autumn 2002. From each square we have monitored the main habitats (rocky coast, dune systems, croplands, roadsides, torrents, wetlands, forests and stone-wall), and for each of these habitats, the exotic species were recorded, noting their abundance according to the DAFOR scale created by Tansley where: D = Dominant, A = Abundant, F = Frequent, O = Occasional and R = Rare. In order to adjust these recordings to the actual aspect of the terrain, two more values were added in addition to those recorded using the DAFOR criterion: LA (Locally abundant) and LD (locally dominant). These values were used when the presence of exotic species was very much localized and clustered within the same habitat and the same square. To assure a minimum sampling density, for each habitat and for each UTM cell, three localities were surveyed. These localities were selected according to the presence of at least one exotic plant. In this way, we worked only in areas affected by exotic plants.

## *2. Assessment of alien impact indexes*

To perform the calculations using the DAFOR index, each semi-quantitative scale was transformed into numerical values, where: D = 7; LD = 6; A = 5; LA = 4; F = 3; O = 2 and R = 1.

### *2.1. Evaluating the habitats more vulnerable to exotic species invasion*

To determine the impact suffered by the studied ecosystems, two indexes were developed to evaluate the degree these invaders affect our natural ecosystems.

Habitat Alien Richness index (HAR): The mean number of exotic species in each habitat. This index measures the degree of invasion of each habitat as a function of the number of species present.

This is calculated using the equation: For each habitat:  $\sum$  number of species observed in each UTM square/ total number of UTM squares where this habitat is present.

Habitat Alien Infestation index (HAI): The degree of occupation by the most abundant exotic species in each habitat.

This is calculated using the equation: For each habitat:  $\sum$  (number of observed species x DAFOR value)/ total number of UTM squares where the habitat is present. Non-native plants with values of low abundance (Occasional and Rare) were not considered.

HAR provides an estimate of the degree of invasion of a habitat, independent of the abundance value (DAFOR) of each non-native species, by only taking into consideration if the exotic species is present or not in the

natural environment; whereas, HAI gives an estimate of which habitats are more affected by the presence of exotic species as a function of their abundance in the considered habitat.

Differences in HAR and HAI between ecosystems were tested using the GENMOD Procedure (SAS v. 9.0). In the former, the ecosystem was included as a fixed factor and the indexes (HAR and HAI) as random factors (subject). The gamma distribution was used with the Log as link function. This analysis was followed by *a posteriori* comparisons and corrected using a sequential Bonferroni test (Rice 1989). A Wilcoxon-signed rank-test was performed to compare HAR with HAI between ecosystems.

## *2.2. Evaluation of the more abundant and dangerous exotic species*

To determine which exotic species are the most frequently occurring and dangerous to our ecosystems, three different types of indicators were developed:

Alien Invasion index (AI): The invasion degree of each species according to the vulnerability of the habitats it colonizes.

This is calculated using the equation: For each observation of a species with abundance values of D, LA or A:  $\sum$  the value of each habitat where exotic species are present. The values for these habitats are the following: Rocky coasts and cliffs = 10; Forests = 8; Dunes and wetlands = 6; Torrents = 4 and crop plants, roadside ditches and stonewall = 1. Each one of these values was assigned in relation to the importance of each habitat, taking into account its degree of conservation, biodiversity and the presence of endemics. The

Michigan Invasive Plant Council has elaborated a similar methodology to evaluate the degree of impact of exotic plants on their natural ecosystems (Schutzki et al. 2004).

Alien Abundance index (AA): The mean of the abundance values (DAFOR) of each species for each UTM square.

Alien Expansion index (AE): Percentage of the UTM square where each species is present.

AI gives an estimate of the *more* concerning exotic species invading, in an abundant or very abundant manner, the *more* sensitive ecosystems; species with larger values correspond to invasive species in a stricter sense (Pyšek et al. 2004). AA and AE, respectively, are indexes which give an estimate of which species have a greater degree of abundance (DAFOR) and distribution throughout the territory, independent of the environment they occupy. The relationship between AE and AA was examined by means of a Pearson's correlation.

*Oxalis pes-caprae* was not included in this analysis as its vegetative period is hibernal and was not visible during our sampling period.

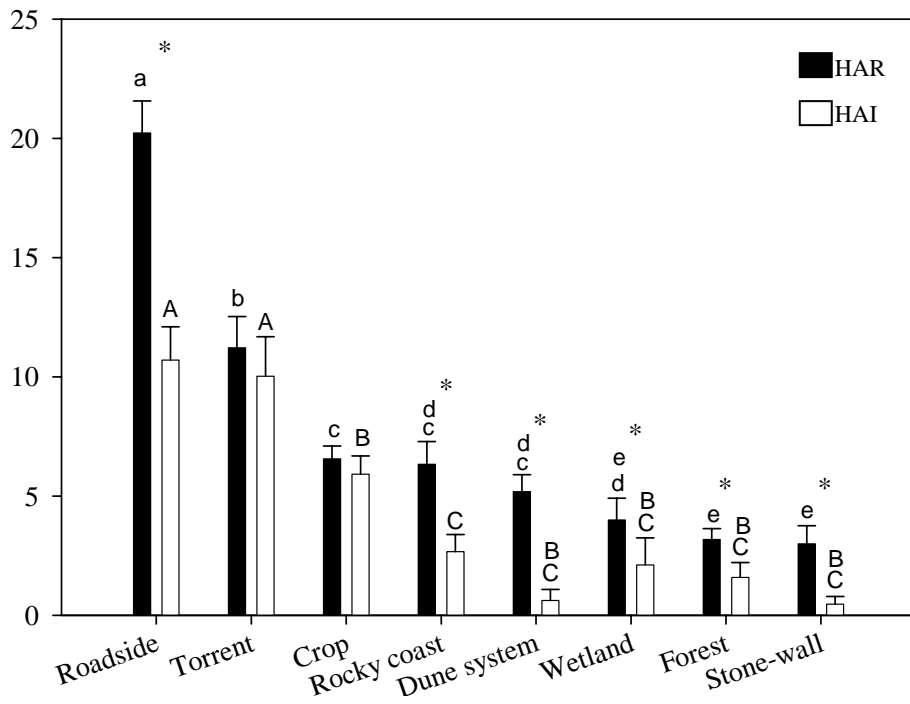


## **Results**

### *1. Assessment of the more vulnerable habitats to exotic species invasion.*

#### Habitat Alien Richness index and Habitat Alien Infestation index:

Significant differences between ecosystems were found according to the Habitat Alien Richness index, (HAR) ( $\chi^2_7 = 209.92$ ;  $P < 0.001$ ). The habitats most affected (in terms of the number of species) by the invasion of exotic species are, in order of importance: roadsides, torrents, and to a lesser extent, croplands, rocky coasts, dune systems, wetlands, forests and stonewall (Figure 2). The number of exotic species found along roadsides and in torrents is significantly greater than that in the remaining habitats (Table 1). In contrast, the number of exotic species found in croplands, rocky coasts and dune systems is significantly similar, and a lesser number than average was found in wetlands (only marginally with croplands), forests and stonewall; the latter two mentioned ecosystems presented the same number of species (Table 1).



**Figure 2.** Means (+ standard error) for Habitat Alien Richness (HAR) and Habitat Alien Infestation (HAI) indexes on each ecosystem. Asterisks indicate significant differences between both indexes (Wilcoxon-signed rank-test. (\*)  $P < 0.01$ ). Different letters on bars indicate significant differences between ecosystems for each index (small letter compares HAR and capital letter compares HAI) (GENMOD procedure:  $P < 0.02$  corrected by a sequential Bonferroni test (Rice 1989).

ECOSYSTEM	HAR		HAI	
	$\chi^2$	<i>P</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
Rocky coast – Croplands	0.04	0.83	3.30	0.069
Rocky coast – Roadside	50.11	< 0.001	22.42	< 0.001
Rocky coast – Dune systems	0.84	0.36	0.02	0.896
Rocky coast – Forests	11.97	< 0.001	0.04	0.834
Rocky coast – Stone-wall	11.34	< 0.001	0.73	0.394
Rocky coast – Torrents	10.89	< 0.001	16.13	< 0.001
Rocky coast – Wetlands	3.04	0.081	0.17	0.680
Croplands - Roadside	72.65	< 0.001	17.28	< 0.001
Croplands - Dune systems	1.46	0.23	0.94	0.332
Croplands - Forests	17.39	< 0.001	2.92	0.088
Croplands – Stone-wall	15.41	< 0.001	3.00	0.084
Croplands – Torrents	13.99	< 0.001	9.63	0.002
Croplands – Wetlands	4.09	0.043	0.32	0.572
Roadside - Dune systems	50.90	< 0.001	5.20	0.023
Roadside - Forests	119.47	< 0.001	16.33	< 0.001
Roadside – Stone-wall	95.16	< 0.001	9.25	0.002
Roadside – Torrents	18.23	< 0.001	0.66	0.418
Roadside – Wetlands	44.92	< 0.001	4.62	0.032
Dune systems - Forests	4.87	0.027	0.00	1.00
Dune systems - Stone-wall	5.11	0.024	0.30	0.581
Dune systems - Torrents	15.07	< 0.001	4.01	0.045
Dune systems – Wetlands	0.86	0.355	0.16	0.689
Forests - Stone-wall	0.07	0.794	0.47	0.491
Forests - Torrents	50.02	< 0.001	12.23	< 0.001
Forests – Wetlands	0.74	0.391	0.28	0.596
Stone-wall - Torrents	42.04	< 0.001	7.61	0.006
Stone-wall – Wetlands	1.02	0.312	1.01	0.315
Torrents – Wetlands	17.27	< 0.001	3.28	0.070

**Table 1.** GENMON procedure for parameter differences between ecosystems with an *a posteriori* comparison, corrected by a sequential Bonferroni test (Rice 1989). Only differences with a *P* < 0.002 were considered to be significant.

Significant differences were also found between ecosystems according to the Habitat Alien Infestation index (HAI) ( $\chi^2_7 = 47.29$ ;  $P < 0.001$ ). Roadside ditches and torrents are the habitats with the greatest coverage number by exotic species, with significant equal indexes, followed by croplands (Table 1). The smaller infestation values correspond to the rest of the ecosystems (Table 1), dune systems and stonewall being the habitats least invaded by exotic species (Figure 2).

HAR gives an evaluation of the degree of habitat invasion as a function of the number of exotic species present in each habitat (quantity index) and HAI reflects which habitats were invaded by rapidly expanding and colonizing exotic species (quality index). In our case, torrent and cropland environments have similar HAR and HAI: ( $Z = -0.843$ ,  $P = 0.399$ ;  $Z = -0.896$ ,  $P = 0.370$ , respectively); suggesting that the exotic plants which colonize these habitats behave as a whole as invasive species, covering great expanses when established. However, the indexes for the remaining environments are significantly different ( $P < 0.05$ ) indicating that many of the exotic species do not colonize these environments as invaders, but behave more as casual species (Figure 2).

## *2. Evaluation of the most abundant and dangerous exotic species.*

### Alien Invasion index:

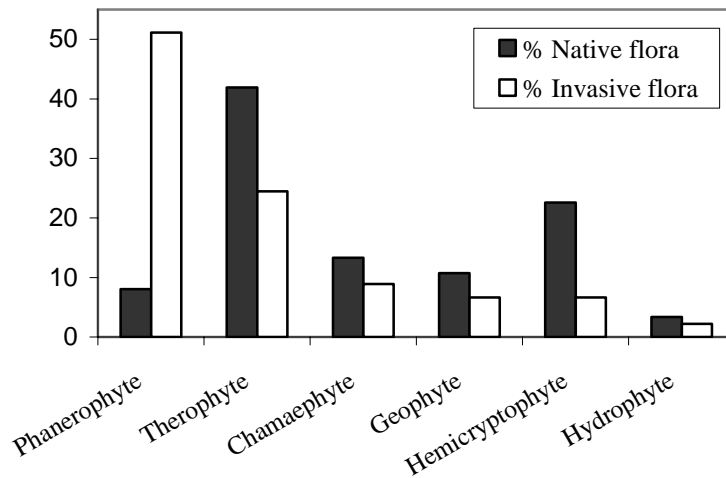
Plants with a greater AI prove to be the most invasive species in ecosystems which are more vulnerable and of greater ecological interest (Table 2). Of the 189 species studied, only 45 have shown an invasive

behaviour (AI value  $\geq 1$ ). Phanerophytes, in contrast to the native flora, are the most common life form within this group of invasive species (Figure 3); however, on the contrary, therophytes are the second most frequent life form; as occurring in a considerable number of examples of the native flora.

	<b>A.I.</b>	<b>LF</b>		<b>A.A.</b>	<b>A.E.</b>	<b>LF</b>
<i>Arundo donax</i>	96	P	<i>Conyza bonariensis</i>	3.07	100.00	Th
<i>Agave americana</i>	75	P	<i>Amaranthus retroflexus</i>	2.53	91.23	Th
<i>Paspalum paspalodes</i>	63	G	<i>Arundo donax</i>	2.40	75.44	P
<i>Opuntia maxima</i>	45	P	<i>Aster squamatus</i>	2.11	84.21	Th
<i>Ipomoea indica</i>	35	P	<i>Chamaesyce postrata</i>	2.09	80.70	Th
<i>Conyza bonariensis</i>	33	Th	<i>Amaranthus blitoides</i>	1.86	82.46	Th
<i>Carpobrotus</i> spp.	26	Ch	<i>Conyza sumatrensis</i>	1.67	80.70	Th
<i>Ailanthus altissima</i>	24	P	<i>Agave americana</i>	1.56	78.95	P
<i>Aster squamatus</i>	24	Th	<i>Paspalum paspalodes</i>	1.51	38.60	G
<i>Amaranthus retroflexus</i>	21	Th	<i>Ceratonia siliqua</i>	1.49	73.68	P
<i>Platanus hybrida</i>	21	P	<i>Opuntia maxima</i>	1.46	77.19	P
<i>Senecio cineraria</i>	20	Ch	<i>Ficus carica</i>	1.39	82.46	P
<i>Ricinus communis</i>	16	P	<i>Ipomea indica</i>	1.12	42.11	P
<i>Amaranthus blitoides</i>	15	Th	<i>Solanum bonariense</i>	0.96	47.37	P
<i>Solanum bonariense</i>	13	P	<i>Sorghum halepense</i>	0.96	63.16	G
<i>Amaranthus hybridus</i>	11	Th	<i>Prunus dulcis</i>	0.93	63.16	P
<i>Chamaesyce postrata</i>	11	Th	<i>Ailanthus altissima</i>	0.91	38.60	P
<i>Aeonium arboreum</i>	10	P	<i>Carpobrotus</i> spp.	0.91	49.12	Ch
<i>Conyza sumatrensis</i>	10	Th	<i>Ricinus communis</i>	0.82	43.86	P
<i>Disphyma crassifolium</i>	10	Ch	<i>Nicotiana glauca</i>	0.70	45.61	P
<i>Nicotiana glauca</i>	10	P	<i>Amaranthus hybridus</i>	0.68	38.60	Th
<i>Ulmus minor</i>	10	P	<i>Populus alba</i>	0.68	43.86	P
<i>Senecio angulatus</i>	9	P	<i>Mirabilis jalapa</i>	0.67	56.14	H
<i>Anredera cordifolia</i>	8	P	<i>Platanus hybrida</i>	0.67	31.58	P
<i>Opuntia microdasys</i>	8	P	<i>Echinochloa colonum</i>	0.61	35.09	Th
<i>Populus x canadensis</i>	8	P	<i>Celtis australis</i>	0.53	43.86	P
<i>Tropaeolus majus</i>	8	Th	<i>Senecio angulatus</i>	0.51	36.84	P
<i>Spartium junceum</i>	6	P	<i>Vitis vinifera</i>	0.47	43.86	P

	<b>A.I.</b>	<b>LF</b>		<b>A.A.</b>	<b>A.E.</b>	<b>LF</b>
<i>Cyperus alternifolius</i>	4	Hy	<i>Amaranthus viridis</i>	0.46	40.35	Th
<i>Fraxinus angustifolia</i>	4	P	<i>Ulmus minor</i>	0.46	22.81	P
<i>Helianthus tuberosus</i>	4	G	<i>Cortaderia selloana</i>	0.42	36.84	P
<i>Morus alba</i>	4	P	<i>Populus x canadensis</i>	0.42	22.81	P
<i>Pennisetum clandestinum</i>	4	H	<i>Chamaesyce serpens</i>	0.40	29.82	Th
<i>Podranea ricasoliana</i>	4	P	<i>Solanum lycopersicum</i>	0.40	31.58	Th
<i>Populus alba</i>	4	P	<i>Anredera cordifolia</i>	0.37	22.81	P
<i>Solanum lycopersicum</i>	4	Th	<i>Xanthium spinosum</i>	0.37	29.82	Th
<i>Xanthium echinatum</i>	4	Th	<i>Aptenia cordifolia</i>	0.35	29.82	Ch
<i>Echinochloa colonum</i>	3	Th	<i>Podranea ricasoliana</i>	0.33	17.54	P
<i>Sorghum halepense</i>	3	G	<i>Senecio cineraria</i>	0.33	22.81	Ch
<i>Aptenia cordifolia</i>	1	Ch	<i>Punica granatum</i>	0.32	28.07	P
<i>Ceratonía siliqua</i>	1	P	<i>Phoenix canariensis</i>	0.30	29.82	P
<i>Cortaderia selloana</i>	1	P	<i>Tropaeolus majus</i>	0.28	15.79	Th
<i>Kochia scoparia</i>	1	Th	<i>Acacia</i> sp.	0.26	24.56	P
<i>Opuntia</i> sp.	1	P	<i>Spartium junceum</i>	0.26	10.53	P
<i>Xanthium spinosum</i>	1	Th	<i>Myoporum tenuifolium</i>	0.25	24.56	P

**Table 2.** Semi-quantitative indices determining which exotic species are the most dangerous (Alien Invasion Index: AI), abundant (Alien Abundance Index: AA) and with a frequent habitat coverage (Alien Expansion Index: AE). Only the first 45 exotic species with larger values are given. LF: Life Form. Th: Therophyte; Ch: Chamaephyte; H: Hemicryptophyte; P: Phanerophyte; Hy: Hydrophyte; G: Geophyte.



**Figure 3.** Percentages of native flora (Payeras and Rita 2005) and invasive flora (AI) life forms in Mallorca.

In the study, the more dangerous species for torrent environments were found to be: *Arundo donax*, *Ipomoea indica* and *Ailanthus altissima*; whereas *Agave americana* and *Opuntia maxima* proved to be more invader to rocky coasts and to a smaller extent to the rest of the island's ecosystems; all of the former being phanerophytes. The annual plants (therophytes) of greater relevance are: *Conyza bonariensis*, *Aster squamatus* and *Amaranthus retroflexus*, species very common to roadside ditches and croplands, but which can also appear in a sporadic form in other more vulnerable habitats such as littoral zones and torrents. The remaining life forms are only represented by less than 10% of the invasive species (Figure 3). Amongst them, two species which should be outlined are *Carpobrotus* spp. (chamaephyte) -one of the most invasive to the littoral zone, and *Paspalum paspalodes* (geophyte) -a prominent invader of torrents.

Alien Abundance index and Alien Expansion index:

The main exotic plant species with larger AA and AE values were more commonly found to cover and occupy the greatest number of UTM squares (Table 2). According to these indexes, the majority of these principal plant species have an annual or biannual life cycle, in contrast with the group of the principal invasive species which are predominantly perennials.

*Conyza bonariensis* and *C. sumatrensis*, *Amaranthus retroflexus* and *A. blitoides*, *Aster squamatus* and *Chamaesyce postrata* are the major annual species of this group. Also worthwhile mentioning are *Arundo donax*, *Agave americana*, *Paspalum paspalodes* and *Ceratonia siliqua* as perennial plants, very common in our territory.

Two indexes were used to evaluate the behaviour of the species independent of the type of habitat occupied. However, for the area of study, both indexes revealed a very high positive correlation (following a polynomial distribution:  $= -12,635x^2 + 66,581x + 1,6546 R^2 = 0,9485$ ) and, therefore, the information provided by these indexes, except for some certain species, is redundant to a greater extent: the most abundant non-native species, according to their coverage, are also the species most extended throughout the territory and are present in the greatest number of UTM squares.



## **Discussion**

The sampling and index elaboration methodologies proved to be fast and efficient for the evaluation of extensive and heterogeneous areas of territory.

Both the richness (HAR) and the infestation (HAI) indexes show that the more disturbed or anthropic environments (roadside ditches and croplands), correspond to habitats with larger values, i.e., they are more affected by exotic species. Roadside ditches and croplands are highly disturbed areas, facilitating the entry of exotic species and the formation of empty niches which new invasive species can occupy. The disturbed nature of these habitats is usually a prerequisite for the establishment of exotic species (Stohlgren et al. 1999; Rose and Hermanutz 2004) and is related to the proportion of introduced species. (D'Antonio 1993; Alpert et al. 2000; Thompson et al. 2001; Lake and Leishman 2004; Zerbe et al. 2004). Many of the species colonizing these environments are of American origin and present an annual cycle (therophytes), developing their life cycle during the summer and the beginning of autumn, a time in which the Mediterranean flora is in a latent stage (bulbs, seeds, etc.) (Lloret et al. 2005). Amongst these “weeds” some outstanding examples worthwhile pointing out are those of the *Asteraceae* family (*Aster squamatus*, *Conyza bonariensis*, *C. sumatrensis*), the *Amaranthaceae* (*Amaranthus blitoides*, *A. retroflexus*) and the *Euphorbiaceae* (*Chamaesyce postrata*, *Ch. serpens*, etc.); all being species with a wide range of distribution on the island with very little capability to colonize the only slightly perturbed areas; however, they can be found along the periphery of more natural ecosystems. The exotic species of the roadside ditches and

croplands cannot be considered invasive species in the strictest sense (according to the definition by Pyšek et al. 2004). Nevertheless, we have also found, especially along the roadside ditches, several perennial species which manifest themselves as invaders in natural ecosystems (i.e. *Opuntia maxima*, *Ailanthus altissima*, *Agave americana*), demonstrating how these anthropic environments can act as a “stepping stone” for the colonization and invasion of more natural adjacent ecosystems. The roadside ditches have a richness index (HAR) almost double than that of the second richest habitat in exotic species, thus, suggesting that these environments are “reservoirs” of potentially invasive species.

Alien species richness is also considerably high in torrents, even more than in croplands, with infestation values (HAI) very similar to those of exotic species found in the roadside ditches. This unexpected situation can be attributed to (1) the proximity of these ditches to urban areas, which facilitate the arrival and latter settlement of these species, (2) the greater soil moisture content during the summer months, (3) the spasmodic water regime of the prevalent Mediterranean climate, which generates constant perturbations and instils the idea that these types of environments are synonymous with human alteration, and (4) the weed removal strategies used to keep torrents clean can actually favour the spread of invasive species. No uniform life form pattern of exotic species was found; they can either be woody plants such as (*Ailanthus altissima*, *Platanus hispanica*, *Ricinus communis*), lianes (*Ipomoea indica*) or herbaceous plants (*Paspalum paspalodes*, *Aster squamatus*). Aguilar et al. (2001) found a similar species group in Portugal.

The most predominant, dominating species in torrent colonization is *Arundo donax*. This plant behaves like a “transformer” in the sense of Pyšek et al. (2004), as it radically modifies the ecosystem and expels most of the native species.

The environments where the invasion of allochthonous species poses a greater risk to the biodiversity of the island of Mallorca are the rocky coast and, with lesser number, dune systems and wetlands, not just because of the species richness, but due to their invasive behaviour in vulnerable areas. In fact, these environments are rich in endemic and threatened species and at the same time, have open structures in which exotic species may install themselves. The rocky coasts and the dune systems are mainly invaded by perennial species with succulent leaves and stems, especially adapted to semi-arid climates (*Agave americana*, *Carpobrotus* spp., *Opuntia maxima*, *Disphyma crassifolium*). The wetlands of Mallorca are only slightly invaded at this point, quite the contrary to that occurring in other territories of Portugal (Aguiar et al. 2001) and USA (Renz and DiTomaso 2005).

In contrast to other insular environments such as the Galapagos archipelago, Hawaii, and the Canary Islands, very small infestation values were found in woody plant communities. Mediterranean woody plant communities are considerably resistant to penetration by these species, surely because ecological niches in these environments are occupied (Lloret et al. 2005). Some species such as *Opuntia maxima*, *Agave americana*, *Nicotiana glauca*, *Senecio angulatus*, *Anredera cordifolia*, among others, can occupy the peripheral zones, often at the borders of urban developments and roads, occasionally penetrating into their interior. For the biotic and abiotic characteristics of an ecosystem, factors such as a high diversity, ecosystem

maturity, the lack of disturbance by humans, a more dense vegetative covering (Rejmánek 1989) and the availability of resources (Stohlgren et al. 1999) are all thought to be the factors responsible for an ecosystems resistance to invasion. As an example, Lake and Leishman (2004) found that in Australia non-disturbed environments had not been penetrated, whereas disturbed environments had been penetrated by exotic species.

The results presented in this work show that there are large quantitative differences in the invasion of the differing habitats. Habitats of a more natural character appear to be affected the least, however, rocky coasts and the dune systems have large HAR values, reflecting the influence of gardening activities taking place in the multitude of urban developments situated along the littoral of the island. Besides, it cannot be discarded that these HAI values may increase substantially in the future (e.g., as occurring in the case of the *Carpobrotus* spp.).

Most of the environments analyzed presented significant differences between HAR and HAI values, due to the presence of many casual species. However, for torrents and cultivated fields this is not the case, suggesting that the majority of the species which colonize these environments behave as invaders. Surely, the practice of crop rotation in cultivated fields has hindered the establishment of casual perennial species, which does not take place in roadside ditches. In the case of torrents, the large infestation index values (HAI) are caused by two species (*Arundo donax* and *Paspalum paspalodes*), very common in this environment, which show an invasive behaviour in most occasions.

The most dangerous species (AI) are, as a majority, the large perennial plants; whereas, the most common and abundant exotic plants (AA and AE) are mainly annual plants which do not behave as invaders in non-disturbed areas. The importance of perennial plants, specifically the phanerophytes, as the most dangerous life forms has been repeatedly described in the literature (Crawley *et al.* 1997; Mack *et al.* 2000; Krítics *et al.* 2003). The life form spectrum of invasive plants is in disharmony with respect to native species, indicating that the present exotic flora is the result of selective forces which have favoured some life forms over others rather than a group of plants selected by chance from an ample floral source (similar conclusions have been found for UK: Crawley *et al.* 1997). Trees and other large-sized species have been selected for a specific use (ornamental, medicinal, forestry), whereas, annual species have arrived at the present state, especially in an involuntary manner, with the exception of cultivated species.

### **Acknowledgements**

The work was partially funded by grant from the European Investigation Program EPIDEMIE (EVK2-CT-2000-00074). We thank Amparo Lázaro and Nuria Riera for their statistical advice and Mauricio Mus and Biel Bibiloni for providing very useful comments.

## References

- Aguilar FC, Ferreira MT and Moreira I (2001) Exotic and native vegetation establishment following channelization of a western Iberian river. *Regulated Rivers: Research & Management* 17(4-5) 509-526
- Alpert P, Bone E and Holzzapfel C (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
- Brunel S and Tison JM (2005) A proposed method of selection and prioritization of invasive plants in the French Mediterranean area. *Proceedings of the International Workshop on Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World*, pp 4. Mèze (Hérault). France
- Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A (1997) Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. In: Silvertown J, Franco M, Harper JL (eds) *Plant Life Histories*, pp. 36-53. Cambridge University Press
- D'Antonio CM (1993) Mechanisms controlling invasions of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74:83-95
- Di Tomaso J (2005) Development of a ranked inventory of invasive plants that threaten wild lands in the Western US. *Proceedings of the International Workshop on Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World*, pp 4. Mèze (Hérault). France
- Genovesi P and Shine C (2004) European strategy on invasive alien species. *Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention)*. *Nature and environment* 137: 68p
- Kríticos DJ, Sutherst RW, Brown JR, Adkins SW, Maywald GF (2003) Climate change and the potential distribution of an invasive alien plant:

- Acacia nilotica* ssp. *indica* in Australia. *Journal of Applied Ecology* 40: 111-124
- Kühn I, Durka W and Klotz S (2004) BiolFlor – a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10: 363-365
- Lake CJ and Leishman MR (2004) Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117: 215-226
- Lloret F, Medial F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P and Hulme PE (2005) Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology* 93: 512-520
- Lockwood JL, Simberloff D, McKinney ML and Von Holle B (2001) How many, and which, plants will invade natural areas?. *Biological Invasions* 3:1-8
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*: 10: 689-710
- McNeely JA, Mooney HA, Neville LE, Schei PJ and Waage JK (eds) (2001) Una Estrategia Mundial sobre Especies Exóticas Invasoras. UICN Gland (Suiza) y Cambridge (UK), en colaboración con el Programa Mundial sobre Especies Invasoras (GISP)
- Moragues E and Rita J (2005) Els vegetals introduïts a les illes Balears. Documents Tècnics de Conservació. II<sup>a</sup> època, núm. 11. Conselleria de Medi Ambient. Govern de les Illes Balears. Palma de Mallorca. Spain
- Muller (coord.) (2004) Plantes invasives en France. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 168p
- Payeras A and Rita J (2005) Biodiversitat de les plantes vasculars de les Illes Balears. Projecte d'investigació. UIB, Palma de Mallorca

- Prieur-Richard AH and Lavorel S (2000) Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* 25: 1-7
- Pyšek P, Richardson DM, Rejmánek M, Webster GL, Williamson M and Kirschner J (2004) Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53: 131-143
- Pyšek P, Sádlo J and Mandák B (2002) Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia* 74: 97-189
- Rejmánek M (1989) Invasibility of plant communities. In: Drake JA, Mooney HJ, Di castri F, groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M and Williamson M (eds) *Biological Invasions: a Global Perspective*, pp369-388. John Wiley and Sons, Chichester, UK
- Renz MJ and DiTomaso JM (2005). Developing management strategies for *Lepidium latifolium* in sensitive areas near water. New Mexico and California, USA. *Proceedings of the International Workshop on Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World*, pp 4. Mèze (Hérault). France
- Rice WR (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43(1): 223 - 225
- Richardson D, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD and West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution* 6: 93-107
- Rose M and Hermanutz L (2004) Are boreal ecosystems susceptible to alien plant invasion? Evidence from protected areas. *Oecologia* 139: 467-477
- Sanz M, Dana ED and Sobrino E (eds) (2004) *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España*, 384 pp. Dirección General para la Biodiversidad. Madrid



- Schutzki RE, Pearsall D, Cleveland A, Schultz J, Herman K, MacKenzie D, MacDonald S, Wood T and Myers T (2004) Michigan Invasive Plant Assessment System. Michigan Invasive Plant Council, Newago, MI. Retrieved from (<http://forestry.msu.edu/mipc/Assessm.pdf>) on 28 July 2005
- Stohlgren TJ, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA, Schell LD, Bull KA, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M and Son Y (1999) Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46
- Thompson K, Hodgson JG, Grime JP and Burke MJW (2001) Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* 89: 1054-1060
- Vladimirov V, Petrova A and Georgiev V (2005) Alien and invasive species in the Bulgarian flora – current state and challenges. Proceedings of the International Workshop on Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World, pp 8. Mèze (Hérault). France
- Zerbe S, Choi IK and Kowarik I (2004) Characteristics and habitats of non-native plant species in the city of Chonju, southern Korea. *Ecological Research* 19: 91-98.



## **2.5 How to explain exotic richness distribution? Large-scale observational studies in Mallorca Island (Spain)**

E Moragues, J Rita, M Ruiz and A Traveset



CHAMAESYCE POSTRATA



EXÓTICAS COLONIZANDO LA COSTA



AMARANTHUS

*Submitted to Biological Invasions*

**Abstract**

Given the increasing problem of biological invasions which result in important losses of native biodiversity, especially in islands, it is important to identify the main correlates of the invasive process for an adequate alien species management. By means of GIS techniques and stepwise regression model, we explore here the main physical, territorial and anthropic factors that may be associated with alien plant species density in the island of Mallorca, the largest of the Balearic Islands (Western Mediterranean Sea). The number and density of alien species was obtained from our floristic data in UTM 10 x 10 km cells. A principal component analysis reduced the initial nine variables to three principal components which explained 86 % of the cumulative variance. Density of aliens was mostly determined by two anthropogenic variables: urban settlement and road length and secondarily with other also important variables, such as mean rainfall and territorial characteristics (maximum altitude, surface occupied by natural areas, total length of temporary streams, and surface of areas with some conservation planning). By contrast, cultivated areas and distance to coast were not associated with density of exotic plants. From a management perspective, we need to consider that such urban areas connected by roads are the main focus of introduction of alien plants in Mallorca island, and probably in all the Balearic Islands.

**Keywords:** Alien species flora, Cartography, Geographical Information System techniques, Balearic Islands, Mediterranean Basin.

## **Introduction**

Biological invasions have been pointed out as the second cause of species extinction at global scale after habitat loss (McNeely et al., 2001; Levine et al., 2003), particularly affecting the biological diversity of islands and evolutionary-isolated ecosystems (Sax et al., 2002; Genovesi and Shine, 2004). Islands are especially vulnerable to alien species due mainly to their isolation from continental landmasses, which has favored the evolution of unique species and ecosystems (Wagner and Funk, 1995). As a consequence, islands and other isolated areas usually have a high proportion of endemic species and are centers of significant biological diversity, especially vulnerable to competitors, predators, pathogens and parasites from other areas (ISSG, 2000). In a regional context, introductions in Mediterranean basin began in ancient times and at present are rising sharply, being mostly deliberate (mainly through gardening, crops and human traffic) and sometimes accidental (Hodkinson and Thompson, 1997; Richardson et al., 2000).

Mechanisms of biological invasions are explained by the characteristics of invading species, those of the ecosystem invaded and their interaction (Heger and Trepl, 2003). Regarding the second mechanism, exotics species richness is frequently positively correlated with human population density (Vilà and Pujadas, 2001; Pyšek et al., 2002; McKinney, 2002; Silva and Smith, 2004) because of increased introduction effort, habitat modification and disturbance (Evans et al., 2005). Fragmentation and changes in land use also provide opportunities for exotic species to invade and spread (Hobbs, 2000; Vilà and Pujadas, 2001; Luken and Spaeth, 2002). Moreover, the potential distribution of some exotic plants is sensitive to changes in climate (Schwartz,

1992), particularly those that result in increased temperature and water use efficiency (Kriticos et al., 2003).

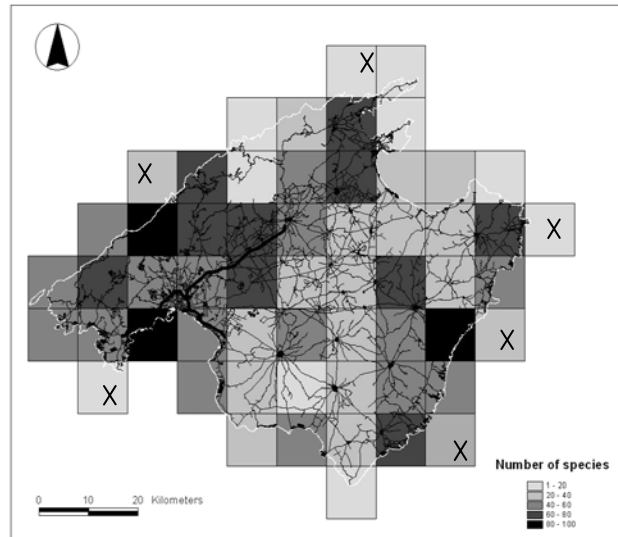
The goals of the present study were (1) to know the current distribution of alien plants in Mallorca island (Balearic Islands) and (2) to understand which anthropogenic (urban settlement, road length), physical (rainfall, altitude, distance to coast) and related to landscape (protected areas, land cover and length of temporary streams) are most associated with alien species richness.

## **Methods**

### *1. Study site*

Mallorca is the largest of the Balearic Islands (Spain) located at the Western Mediterranean basin, with a land surface of 3.620 Km<sup>2</sup> and a population of 677 000 inhabitants. The island is divided into 57 UTM cells (10 x 10 Km) (Fig. 1) which encompass a variable number of ecosystems, like rocky coast and dunes along a perimeter of c. 671,4 km, mountains with forest systems (holm-oaks, pines and shrublands) with a maximum altitude of 1.492 m, crops throughout Mallorca's plain, some riparian, temporary streams and more anthropogenic habitats like roadsides and stone walls. The climate is typical Mediterranean characterized by a long dry summer period and spasmodic rain the rest of the year, mainly in winter. The island has much tourist influence all year round, but basically in summer, with almost 48

millions of overnight pass/year (2004) in the Balearic Islands (Marquès, 2005).



**Figura 1.** Mallorca Island with the main road net and the number of observed exotic invasive plants in 10 x 10 UTM cells. Crosses marked UTM cells with a land proportion smaller than 5%.

## 2. Study species

We obtained the number of alien (exotic) species per each 100 Km<sup>2</sup> UTM cells from the alien vascular flora dataset provided by Moragues and Rita (2005). A total of 308 plant species (which represent c. 16 % of the total flora of the Balearics) were recorded, excluding crop and garden species. We used density of aliens as the dependent variable instead of species richness to avoid confounding effects with area (Lonsdale, 1999).

### 3. Independent predictors

We worked with nine independent variables (datasets) which we considered might be associated with density of aliens. Three of them were *physical*: (1) mean rainfall; we did not consider temperature because this varies little across Mallorca ( $15.33 \pm 0.13$ . Mean  $\pm$  SE), (2) maximum altitude and (3) mean distance to coast; four described the *landscape*: (4) surface occupied by natural areas (pine and holm-oak forest, areas with *Ampelodesmos mauritanica* and *Olea europaea* var. *silvestris*, shrub lands and riparian), (5) crop areas (irrigated and unirrigated land), (6) total length of temporary streams, (7) surface of areas with some conservation planning (that is, natural areas with special interest and specially-protected areas); and the last two were associated to *urban settlement*: (8) surface of urban and urbanized areas, and (9) road length. All nine layers of information were obtained from the cartography corresponding to the Territorial Plan of Majorca carried out by the GIS and Remote Sensing Service of the Balearic Islands University. It was carried out a transformation from the original vectorial format to the raster (10 x 10 Km) of each one of the selected maps. The GIS software used was ArcGIS vers 9.1. (© ESRI Inc.)

### 4. Statistical analysis

We used a regional regression analysis (stepwise) to model the value of a dependent scale variable (density of aliens) based on its linear relationship to one or more predictors. In order to reduce the number of variables in the regression analysis and the colinearity among them, a principal component analysis (PCA hereafter) with varimax rotation was performed to obtain



orthogonal axes from the initial variables, following Pino et al. (2005). The resulting principal components (PC) were used as explicative variables for the regression analysis. We performed a backward stepwise regression analysis, using the standardized beta coefficient as the ordination criteria of the importance of PC on the dependent variable.

Only the UTM cells with a land proportion greater than 5% ( $n = 51$ ) were included in the analysis (Fig. 1). The variables urban areas, maximum altitude and protected areas were normalized by means of the square-root transformation whereas natural areas and mean distance to coast were logarithmically transformed.

We also carried out a spatial autocorrelation analysis (Moran's  $I$ ) to estimate the relationship between number of exotic species at any UTM cell and its neighbours on a map, and we tested the hypothesis that the relationship, as estimated by the autocorrelation statistic, was due to chance alone. Spatial autocorrelation is based on distance classes, so our data was divided into a certain number of classes following Yule's rules (Casgrain and Legendre, 2001). Bonferroni's correction was applied to all probabilities. The statistical R package for multivariate and spatial analysis (v. 4.0) was used for this analysis.

## **Results**

From a total of 51 UTM (10 x 10 km – cells) monitored, we obtained three cells (5.9 %) with 80 - 100 exotic plant species; 10 cells (19.6 %) with 60 – 80; 16 cells (31.4 %) with 40 – 60; 15 cells (29.4 %) with 20 – 40 and 7 cells (13.7 %) with 1 – 20 (Fig. 1). We can observe two principal territorial axes where cells with highest density of exotic species are concentrated. (1) *Northeast axe* along the principal urban road net connecting villages since the capital (Palma) in the southeast to the north extreme of the island finishing in an important tourist point (Alcúdia); this territorial axe have a divergence to the north connecting the main mountain villages. (2) *Southeast axe* along the coast concentrating a big tourist area. In general, these two territorial axes have UTMs with highest number of exotic invasive plants while the center of the island, where the main rural landscape can be found, has the lowest. At first glance, the map suggests that urban areas (industrial and residential) are more invaded than cultivated ones in the center of the island.

The extracted PC explained nearly 86 % of the variability in the original nine variables (Table 1), so we could considerably reduce the complexity of the data set by using three PC, with only a 14 % loss of information. PC1 was a combination of physical and landscape variables both related with the natural environment (protected areas, maximum altitude, natural areas and mean rainfall, both with main factor positive loadings, followed by length of temporary streams). PC2 was related by the mean distance to coast and crops area –also with main factor positive loadings–, followed by length of temporary streams. This last variable was equally related to PC1 than to PC2.

Finally, PC3 was highly correlated with human settlement variables (urban areas and road length).

	<b>Principal Components</b>		
	1	2	3
Mean rain	.218	- .017	- .077
Maximum altitude	.258	- .034	.013
Mean distance to coast	- .018	.458	- .140
Natural areas	.233	.041	- .010
Crop areas	- .066	.441	- .055
Length of temporary streams	.192	.186	.108
Protected areas	.270	- .132	.082
Urban areas	.000	- .182	.566
Road length	.045	.036	.469

**Table 1.** Scores of the main three principal components obtained from PCA with varimax rotation on the nine initial variables.

The stepwise linear regression performed captured two models, both with significant but low proportion of the total variance (model 1:  $r^2 = 0.3$ ,  $p < 0.001$  and model 2:  $r^2 = 0.3$ ,  $p < 0.031$ ). Model 1 included only the PC3 ( $\beta = 0.516$ ,  $t = 4.215$ ,  $p < 0.001$ ) as a predictor variable, whereas model 2 included PC3 ( $\beta = 0.516$ ,  $t = 4.381$ ,  $p < 0.001$ ) and PC1 ( $\beta = 0.261$ ,  $t = 2.219$ ,  $p = 0.031$ ) as predictor variables. Model 1 excluded PC1 ( $\beta = 0.261$ ,  $t = 2.219$ ,  $p = 0.031$ ) and PC2 ( $\beta = 0.027$ ,  $t = - 0.222$ , n.s.) variables whereas model 2 excluded PC2 ( $\beta = - 0.027$ ,  $t = - 0.230$ , n.s.) variable.

Moran's  $I$  index was computed for each distance class; we worked with seven equidistant distance classes according to Yule's rules. When spatial autocorrelation structure was analyzed, we found that each value of the  $I$  coefficient was almost equal to zero, all of them with non-significant values (Table 2), implying that there was no spatial autocorrelation in the density of aliens among UTM cells. According to Legendre et al. (2002), analyzing the spatial autocorrelation in a single variable (in our case the dependent variable) is enough to not affect the tests of significance of the regression model.

Class	Moran's $I$	p
1	0.042	0.07
2	-0.010	0.57
3	-0.018	0.52
4	-0.098	0.09
5	-0.067	0.35
6	-0.092	0.32
7	-0.047	0.44

**Table 2.** Significance of the Moran's  $I$  index for each distance class. The setting of the distance classes defines different distance intervals. Autocorrelation indices are computed for each class, by comparing all pairs of sequences separated by arbitrarily chosen geographic distance.

## **Discussion**

The cells with the largest number of exotic species correspond to the most urbanized sites of the island, that is, the largest city and its surrounding areas, and to the most tourist coastal zones. On the other hand, the centre of the island with large cultivated areas and small towns has a lower, although not negligible, number of naturalized exotic species. Such correspondence between the urbanized areas with the density of exotic species has been confirmed with the results of our stepwise regression analysis.

The autocorrelation analysis showed no relation in density of exotic species among adjacent 10 x 10 UTM monitored cells. The UTM cells are sufficiently heterogeneous in diversity of habitats so that density of exotics in each is independent among adjacent cells. Moreover, the majority of the most abundant exotic species in Mallorca are mainly found in anthropogenic ecosystems, such as road sides and temporary streams near urbanized areas, present in all UTM cells.

Overall, the examined variables could be simplified into three main groups of factors related to physical and landscape characteristics (PC 1 and 2) and human activities (PC3), the last one usually having a direct relationship with exotic plant richness (Pino et al., 2005; Vilà and Pujadas, 2001).

Non-native plants appeared to be closely related with one main variable describing anthropogenic habitats (urban areas and road length), and secondarily with other also important variables, such as mean rainfall and territorial characteristics (maximum altitude, surface occupied by natural

areas, total length of temporary streams, and surface of areas with some conservation planning).

Large-scale observational studies have shown a positive correlation between invasibility and anthropogenic ecosystems, with more disturbed communities being more heavily invaded (Sax and Brown, 2000; Pyšek et al., 2002; Silva and Smith, 2004; Chown et al., 2005). In Mallorca, temporary streams near urbanized areas are particular habitats with important amounts of exotic plant species. This is probably due to the increased level of nutrients in the sediments (King and Buckney, 2005) and/or because exotics have access to space in the introduced community that no local species utilize (Mack et al., 2000; Levine and D'Antonio, 1999). Moreover, such habitats are intrinsically disturbed due to the strong-rains regime, receiving a high frequency of propagules which in turn have a high probability of becoming established.

Not only these anthropogenic habitats seemed to be related with a major exotic plant density. Other abiotic characteristics are also important for the establishment of exotic plants (Kriticos et al., 2003; Pino et al., 2005) like physical (rainfall and altitude) and landscape (natural areas and areas with some conservation planning) variables. One possible reason for the relation between density of exotics and landscape variables might be that some urban areas are close to mountain zones so that within a single cell both types of habitats might occur (i.e., in a same 10 x 10 cell we can find mountain zones, lowland crops or even urban zones).

The great boom of tourism visiting the island, considerably in the past decades, and the economic and communications growth seem to be the causes of this hard relationship between anthropogenic habitats and non-native species richness. Urban areas and roads are hot spots in the exotic plant establishment. Our results suggest that garden flora associated with those disturbed areas is the primary vector in the increase of exotic species; whereas alien flora arrived from crops have less contribution to this alien richness increase.

In short, urban areas appear as the main source of exotic plants. Increased awareness of the problem in the society is one of the major challenges to prevent the introduction and spread of new exotic plant invasions. The elaboration of a black checklist of ornamental plants would be required to avoid future introductions of dangerous plants. Once established, it is during the initial dispersal stage that management efforts can prevent the establishment and subsequent, often detrimental, impacts of invasive species (Puth and Post, 2005 and references therein).

### **Acknowledgments**

We wish to thank Miquel Palmer for his statistical advice. This paper is framed within project EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) a research project supported by the European Commission under the V Framework Program. Further details on the project and the databases can be found at [www.ceh.ac.uk/epidemie](http://www.ceh.ac.uk/epidemie).

## References

- Casgrain, P., Legendre, P., 2001. The R Package for Multivariate and Spatial Analysis, version 4.0 d6 – User's Manual. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal. Available on the WWW site <http://www.fas.umontreal.ca/BIOL/legendre/>.
- Chown, S.L., Hull, B., Gaston, K.J., 2005. Human impacts, energy availability and invasion across Southern Ocean Islands. *Global Ecology and Biogeography* 14, 521-528.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534.
- Marquès, M. (ed.), 2005. Las Illes Balears en cifras 2005. Govern de les Illes Balears. Conselleria d'Economia, Hisenda i Innovació. Direcció General d'Economia.
- Evans, K.L., Warren, P.H., Gaston, K.J., 2005. Does energy availability influence classical patterns of spatial variation in exotic species richness? *Global Ecology and Biogeography* 14, 57-65.
- Genovesi, P., Shine, C., 2004. European strategy on invasive alien species. Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention). *Nature and environment* 137, 68p.
- Heger, T., Trepl, L., 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5, 313-321.
- Hierro, J.L., Maron, J.L., Callaway, R.M., 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93, 5-15.



- Hobbs, R.J., 2000. Land-use changes and invasions. Pages 55-64 in Money HA and Hobbs RJ (eds). *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington DC.
- Hodkinson, D.J., Thompson, K., 1997. Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology* 34, 1484-1496.
- ISSG (Invasive Species Specialist Group), 2000. IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. New Zealand. Retrieved from <http://www.iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm> on 28 June 2005.
- King, S.A., Buckney, R.T., 2005. Urbanization and exotic plants in northern Sydney streams. *Austral Ecology* 25, 455-461.
- Kriticos, D.J., Sutherst, R.W., Brown, J.R., Adkins, S.W., Maywald, G.F., 2003. Climate change and biotic invasions: a case history of a tropical woody vine. *Biological Invasions* 5, 145-165.
- Legendre, P., Dale, M.R.T., Fortin, M.J., Gurevitch, J., Hohn, M., Myers, D., 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25, 601-615.
- Levine, J., D'Antonio, C.M., 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility. *Oikos* 87, 15-26.
- Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, L., Lavorel, S., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270, 775-781.
- Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- Luken, J.O., Spaeth, J., 2002. Comparison of riparian forest within and beyond the boundaries of land between the Lakes National Recreation Area, Kentucky, USA. *Natural Areas Journal* 22, 283-289.

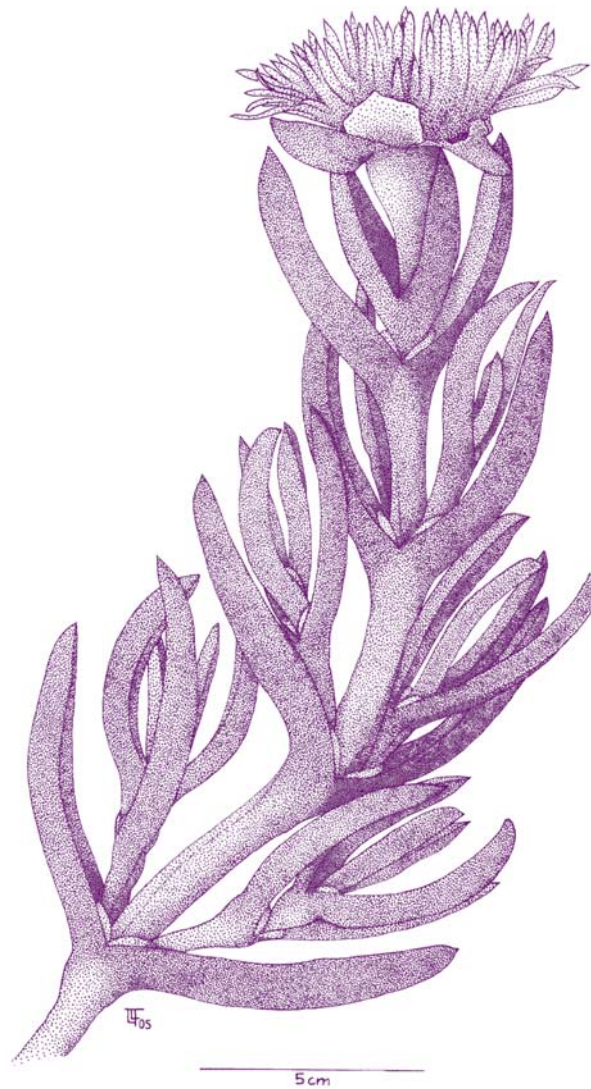
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*: 10, 689-710.
- McKinney, M.L., 2002. Influence of settlement time, human population, park shape and age, visitation and roads on the number of alien plant species in protected areas in the USA. *Diversity and Distributions* 8, 311-318.
- McNeely, J.A., Mooney, H.A., Neville, L.E., Schei, P.J., Waage, J.K. (ed.), 2001. *Una Estrategia Mundial sobre Especies Exóticas Invasoras*. UICN Gland (Suiza) y Cambridge (UK), en colaboración con el Programa Mundial sobre Especies Invasoras (GISP).
- Moragues, E., Rita, J., 2005. Els vegetals introduïts a les illes Balears. *Documents Tècnics de Conservació*. II<sup>a</sup> època, núm. 11. Conselleria de Medi Ambient. Govern de les Illes Balears. Palma de Mallorca. España.
- Pino, J., Font, X., Carbó, J., Jové, M., Pallarès, L., 2005. Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). *Biological Conservation* 122, 339-350.
- Puth, L.M., Post, D.M., 2005. Studying invasions: have we missed the boat? *Ecology letters* 8, 715-721.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Kučera, T., 2002. Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation* 104, 13-24.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6,93-107.
- Sax, D.F., Brown, J.H., 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* 9, 363-372.

- Sax, D.F., Gaines, S.D., Brown, J.H., 2002. Species Invasions exceed extinctions on islands worldwide: A comparative study of plants and birds. *The American Naturalist* 160, 766-783.
- Silva, L., Smith, C.W., 2004. A characterization of the non-indigenous flora of the Azores Archipelago. *Biological Invasions* 6, 193-204.
- Schwartz, M.W., 1992. Modelling effects of habitat fragmentation on the ability of trees to respond to climatic warming. *Biodiversity and Conservation* 2, 51-61.
- Vilà, M., Pujadas, J., 2001. Land-use and socio-economic correlates of plant invasions in European and North African countries. *Biological Conservation* 100, 397-401.
- Wagner, W.L., Funk, V.A., 1995. *Hawaiian Biogeography. Evolution on a hot spot archipelago.* Wagner WL and Funk VA (eds). Smithsonian institution press. Washington.



## **Bloque III**

---



***Carpobrotus edulis* &  
*Carpobrotus affine acinaciformis***



### **3.1 Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species on the Balearic Islands**

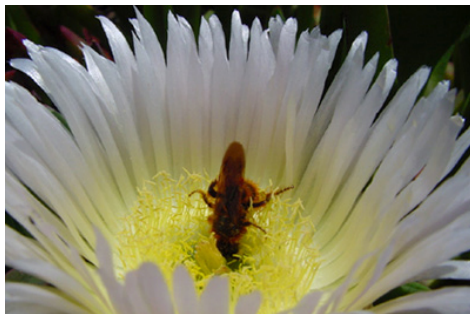
E Moragues and A Traveset



POLISTES OMISUS ON CISTUS MONSPELIENSIS



DASYSCOLIA CILIATA ON CISTUS SALVIFOLIUS



DASYSCOLIA CILIATA ON CARPOBROTUS EDULIS



APIS MELLIFERA ON CARPOBROTUS EDULIS

*Biological Conservation* (2005) 122, 611–619

## **Abstract**

Invasive plant species are often considered as potential competitors of native species due to their usually greater capacity for colonization and expansion, but we still have scarce information on whether invasives can also compete for pollination services with natives. In the present study, we hypothesized that the showy flowers of the highly invasive *Carpobrotus* spp. can compete with native species (*Cistus monspeliensis*, *Cistus salviifolius*, *Anthyllis cytisoides* and *Lotus cytisoides*) with which it shares habitat and flowering time, influencing pollinator visitation. To test this, we censused insects visiting the flowers of native species in the field and recorded the number of flowers visited in adjacent areas with and without the presence of *Carpobrotus*. We also assessed the presence of exotic pollen on stigmas of native species and evaluated its effect on reproduction. We detected potential competition for pollinators only in one native species (*L. cytisoides*), a facilitative effect in two other species (*C. salviifolius* and *A. cytisoides*), and a neutral effect in a fourth one (*C. monspeliensis*). Moreover, such effects appear not to be consistent in time. The presence of *Carpobrotus* pollen on native stigmas was almost negligible, and hand-pollination experiments showed that such exotic pollen does not interfere significantly with native pollen, not affecting seed set. Our results indicate that the role of the invasive *Carpobrotus* in promoting or constraining the natural pollination dynamics is likely to have species specific effects on the native flora.

**Keywords:** Invasive species; Competition for pollinators; Facilitation; Pollen interference; Balearic Islands



## **Introduction**

An increasing number of studies have demonstrated that invasive alien species are important competitors with native species for resources such as nutrients, water or light (e.g. Wardle et al., 1994; Weihe and Neely, 1997; Mack and D'Antonio, 1998) or simply for space (Newsom and Noble, 1986). Such competition often negatively affects the population growth of native species (e.g. Huenneke and Thomson, 1995; Randall, 1996; Williamson, 1996; Mack and D'Antonio, 1998; Gordon, 1998; Zavaleta et al., 2001). In contrast, little information exists on the extent to which invasives compete for pollinator services with the native flora, with likely harmful consequences for the latter. The only three systems studied so far consist of the invasive *Lythrum salicaria* and the native congener *L. alatum* (Grabas and Laverty, 1999; Brown and Mitchell, 2001; Brown et al., 2002), the invasive *Impatiens glandulifera* inducing pollinators from native species such as *Stachys palustris* in central Europe (Chittka and Schürkens, 2001) and the invasives *Cakile maritima* and *Carprobrotus* spp. that coexist with the native *Dithyrea maritima* in southern California (Aigner, 2004). Many flowering plants depend upon pollinators for successful reproduction, and consequently the abundance and behaviour of pollen vectors may be an important ecological factor influencing seed production (reviewed in Burd, 1994).

Invaders, especially those with showy flowers, can potentially influence either the quantity or the quality, or both, aspects of pollination. Many surveys of pollination systems reveal an inherent pollinator preference for large flowers and for long floral periods (Campbell, 1989; Ohara and Higashi, 1994; Schemske and Agren, 1995; Connor and Rush, 1996). The

*quantitative component* of pollination is a function of the number of insect visits, the number of flowers visited, and the amount of pollen deposited on the stigmas. By having ‘more attractive’ (larger or more rewarding) flowers, an invader may significantly reduce the number of pollinator visits to natives (Brown et al., 2002; Parker and Haubensak, 2002). Alternatively, although pollination facilitation between species appears to be rare (or has been rarely documented; Feldman et al., 2004 and references therein), an invasive species might facilitate the arrival of pollinators to native flowers, increasing visitation rates and, ultimately, reproductive success. The *qualitative component* of pollination, on the other hand, depends upon traits such as pollen source (e.g., distance from male donors to female targets), pollinator efficiency (the capacity of pollinators to deposit pollen in the adequate place) and ‘purity’ of the pollen (i.e., whether it is conspecific or it is mixed with pollen grains from other species). Interspecific pollen transfer, in particular, can lead to strong competitive effects when pollen availability, stigma receptivity, or pollinator movements are limited (Waser, 1978; Campbell and Motten, 1985; Caruso and Alfaro, 2000; Brown et al., 2002).

The genus *Carpobrotus* is especially invasive along the coast of the western Mediterranean Sea (Suehs et al., 2004a,b). In this study, we examined the impact of two species, *Carpobrotus acinaciformis* (L.) L. Bol. (which is actually a dubious taxon due to the high capacity to hybridize with other *Carpobrotus* species and that is why it is also cited as *C. affine acinaciformis*; Suehs et al., 2001) and *Carpobrotus edulis* (L.) N. E. Br., on quantitative and qualitative components of pollination success of four native species. Specifically, we compared pollinator services between invaded and adjacent non-invaded stands. The questions we addressed were: (1) do native species

and the exotic share pollinators? (2) is there a potential competitive or facilitative effect between the invasive and the native plants for pollinator services? (3) how commonly does heterospecific pollen transfer occur and does it affect seed set in native species?

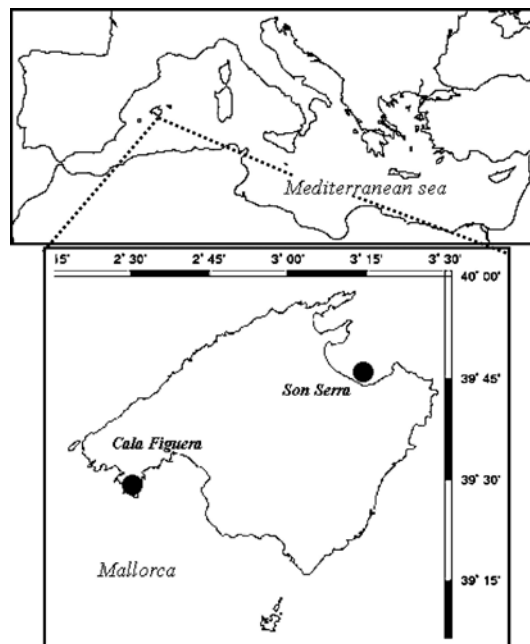
## **Materials and methods**

### *1. The species and study sites*

The *Carpobrotus* taxa (*Aizoaceae*) are immediately recognizable in the field by their trailing habit and long, robust internodes. Flowers are solitary, actinomorphic and up to 120 mm in diameter. Stamens and petals are numerous (400–600 and 120–130, respectively), and the 8–18 pistils are centrally arranged and spread to a star shape at maturity (Wisura and Glen, 1993). *C. edulis* is the only member of its genus that has distinctly yellow flowers, while *C. affine acinaciformis* typically has magenta flowers. Both taxa are considered a serious threat to several protected plant species in the Balearic Islands (e.g. Vilà and Muñoz, 1999; García, 1999) as well as to others in other Mediterranean islands (Suehs et al., 2001).

Two of the native species studied belong to the *Cistaceae* family (*Cistus monspeliensis* L. and *Cistus salviifolius* L.), having actinomorphic white flowers with numerous yellow stamens, while the other two are in the *Fabaceae* (*Anthyllis cytisoides* L. and *Lotus cytisoides* L.), bearing typical zygomorphic yellow flowers that require pollinator tripping. The study took place on Mallorca, the largest island in the Spanish Balearic archipelago

(Western Mediterranean). We selected two localities with calcareous substrate where *Carpobrotus* was present: Cala Figuera, a rocky coast habitat at the southwest, and Son Serra de Marina (Son Serra, hereafter), a dune environment at the north (Fig. 1).



**Figure 1.** Map of the Mediterranean Sea and of Mallorca Island with the experimental localities shown.

## 2. Experimental procedures and statistical analyses

### 2.1. Selfing rates of native species

Before assessing if native species share pollinators with *Carpobrotus* species, our concern was to determine if they are autogamous or whether they need pollinators in order to produce seeds. Before flower anthesis, we bagged flowering branches with white cloth bags that did not allow the passage of pollen, counting the number of floral buds within each bag. After flower senescence, we removed the bags and counted the number of developing fruits in them. On the same individuals, we marked branches that were used as control (open pollination). We used a total of 14 individuals of *A. cytisoides* (1106 control vs. 767 selfed flowers), 14 individuals of *C. monspeliensis* (115 control vs. 221 selfed flowers), 10 individuals of *C. salviifolius* (93 control vs. 96 selfed flowers) and 10 individuals of *L. cytisoides* (100 control vs. 100 selfed flower), although samples sizes were somewhat reduced due to vandalism. The experiment was carried out during the spring of 2001.

*A. cytisoides* and *C. monspeliensis* were studied at Cala Figuera (where *C. acinaciformis* is present) whereas *C. salviifolius* and *L. cytisoides* were studied at Son Serra, where they coexist with *C. edulis*.

We compared seed set between control and bagged flowers for each species by means of a paired t test. In the case of *A. cytisoides*, no analyses was performed as seed set for the selfing treatment was nil in all individuals. The software employed was STATISTICA v. 6.0 (Statsoft 2001).

2.2. *Quantitative component of pollination: censuses of flower visitors*

Observations on insect flower visitors were made during the springs of 2002 and 2003, on stands of native species sympatric with a *Carpobrotus* population (“mixed” stands) and on adjacent stands with no *Carpobrotus* present (“pure” stands).

During the flowering peak of each year, censuses of 15 min were made on a minimum of 15 individuals of each species (native and invasive) in each stand and locality. Observations took place between 9 am and 6 pm, on sunny and calm days, and were randomly performed in each stand. Pure and mixed stands were separated by at least 50 m from each other, depending upon locality. A total of 11.5 h of observations in the pure stands, and a total of 30 h in the mixed stands were made. In each census we recorded: (1) the number of insects visiting flowers; (2) the insect species identity (at least to the family level, when species or genus was unknown); (3) the number of open flowers in each censused individual.

As data could not be normalized with any transformation, we performed a generalized linear model (GENMOD), using a Poisson error distribution and a power link function. A separate analysis was done with each dependent variable: (1) number of insect visits; (2) number of flowers visited per census, using type of stand and year as fixed factors and number of open flowers at each census as a covariate.

### 2.3 Qualitative component of pollination

#### Pollinator efficiency

We examined stigmas of native flowers on mixed stands to assess the presence of *Carpobrotus* pollen on them. We collected a total of 90 flowers from each native species (10/individ., 9 indiv.) at three different distances from a *Carpobrotus* patch (close: <10 m; intermediate: 10–30 m and far: >30 m; 30 flowers/distance). Flowers were collected a short time before sunset, when pollinators' activity was practically finished, and inserted into small vials with alcohol (70%) to fix pollen grains settled on stigmas. In the laboratory, stigmas were extracted and placed in distilled water, and pollen grains were counted on them by means of a haemocytometer under a binocular microscope.

The low levels of exotic pollen found on native stigmas did not allow to perform a statistical analysis of the data.

#### Effect of heterospecific pollen on native seed set

We examined this only on the two native species of *Cistus* because of the difficulty of working with the leguminous flowers. In each of five individuals of the two *Cistus*, we applied three different treatments: (1) hand-pollination with exotic *Carpobrotus* pollen (named hereafter aliengamy); (2) mixture of *Carpobrotus* and species' own pollen (always from other individuals) (hereafter, mixgamy); (3) legitimate native pollen also from conspecific individuals (xenogamy). A fourth group of flowers was used as a control (open pollination).

Ten flowers per individual were used for each treatment and control. The experiments were performed during the 2003 spring. For the mixture treatment, we gathered fresh pollen from various *Carpobrotus* and *Cistus* individuals and we mixed them with a thin paintbrush in a small Petri dish before hand-pollinated targets. Exotic and native pollen of each *Cistus* species was also collected in separate Petri dishes. Pollen was added at anthesis time, when stigmas were fully receptive.

After hand-pollination, we marked the persistent floral stem of each pollinated flower with a different coloured label for each treatment. At the end of the experiment, all fruits were collected and weighted. The tiny (1.0–1.5 mm) seeds within each fruit were counted and weighted. For *C. monspeliensis*, the final number of flowers from which we could obtain seed set data for each treatment was:  $n = 38$  (aliengamy),  $n = 46$  (xenogamy),  $n = 44$  (mixgamy) and  $n = 37$  (control). For *C. salviifolius*, many fruits aborted and fell down at an early stage, and in this case we could gather data from only two individuals:  $n = 6$  (aliengamy),  $n = 11$  (xenogamy),  $n = 3$  (mixgamy) and  $n = 12$  (control); thus, results on this species need to be taken with caution.

Variation in both number of seeds per fruit and fruit weight among treatments was tested by performing a General Linear Model with a normal distribution for each species and for each dependent variable, using treatment and individual as the independent variables. As all treatments were applied to each individual, we considered a repeated measures design with individual as subjects and treatment as a fixed factor.



## Results

### 1. Dependency of native plant species upon pollination vectors

The bagging experiments revealed very low selfing rates in the native species; they were even nil in the case of *A. cytisoides*. Fruit set in bagged flowers was consistently lower than in control ones (Table 1), implying that the four native species do need pollination vectors for their reproductive success.

Native Species	Control flowers	Selfed flowers	<i>n</i>	df	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>A.C.</i>	0.65 ± 0.05	0.00 ± 0.00	14	–	–	–
<i>C.M.</i>	0.31 ± 0.04	0.17 ± 0.07	9	8	2.650	=0.029
<i>C.S.</i>	0.65 ± 0.06	0.14 ± 0.05	9	8	7.065	<0.001
<i>L.C.</i>	0.53 ± 0.11	0.08 ± 0.06	10	9	4.302	<0.001

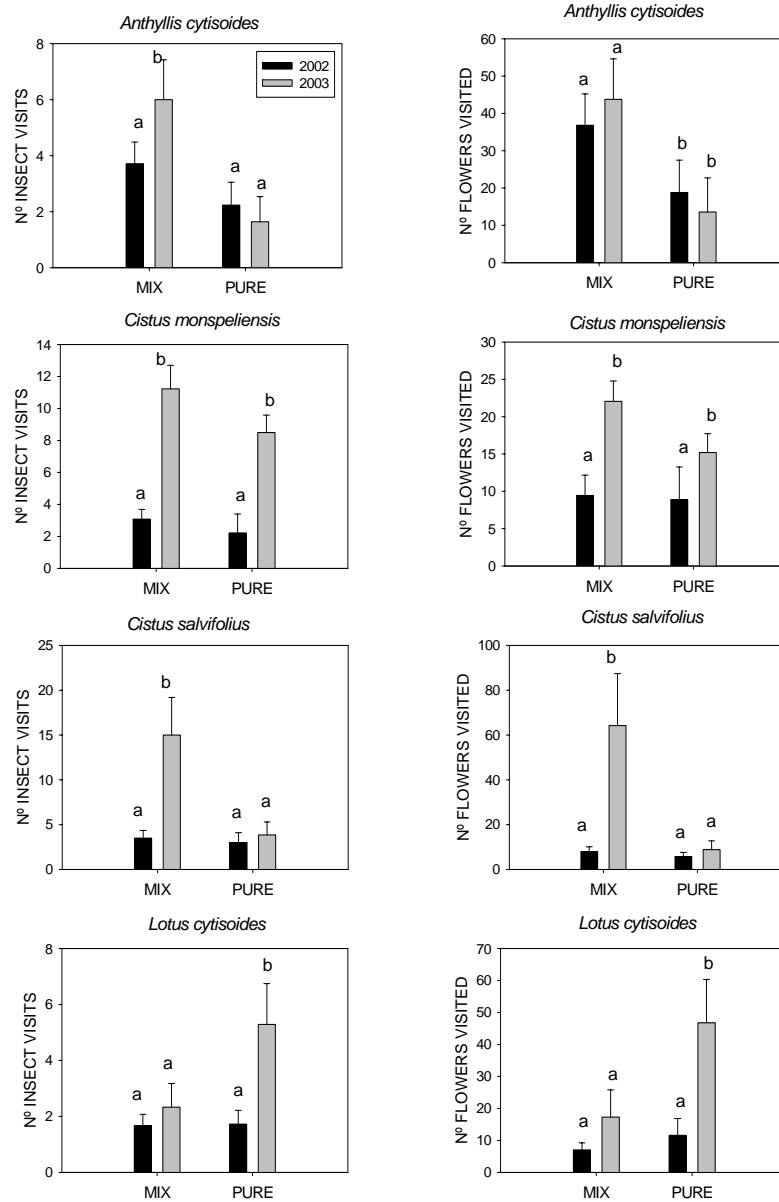
**Table 1.** Percentage (mean ± SE) of flowers of each native species that set fruit in the control (open pollination) and in the autogamy treatment. AC: *A. cytisoides*; CM: *C. monspeliensis*; CS: *C. salviifolius* and LC: *L. cytisoides*.

### 2. Effect of *Carpobrotus* flowers on insect flower visitation to native species

In Cala Figuera, both insect and flower visitation rate to *A. cytisoides* were higher in the mixed than in the pure stand (0.004 for insect visitation and  $\chi^2 = 8.75$ ,  $P = 0.008$  for flower visitation), and this was consistent between years ( $\chi^2 = 0.34$ ,  $P = 0.56$  and  $\chi^2 = 0.03$ ,  $P = 0.87$ , respectively; interaction not significant; Fig. 2). In contrast, non-significant differences were observed in *C.*

*monspeliensis* between stands ( $\chi^2 = 1.70$ ,  $P = 0.19$  for insect visitation, and  $\chi^2 = 0.58$ ,  $P = 0.45$  for flower visitation, respectively), although differences existed between years ( $\chi^2 = 59.93$ ,  $P < 0.001$  and  $\chi^2 = 15.80$ ,  $P < 0.001$ , respectively) (Fig. 2). In Son Serra, both variables differed significantly between stands for *C. salviifolius* ( $\chi^2 = 8.80$ ,  $P = 0.003$  for insect visitation and  $\chi^2 = 6.00$ ,  $P = 0.005$  for flower visitation), being greater in the mixed than in the pure stand (Fig. 2) and between years ( $\chi^2 = 10.94$  and  $11.203$ , respectively,  $P < 0.002$ ). Such differences were only significant in 2003, and that is why the interaction stand x year was significant ( $P < 0.01$ ).

The other species at Son Serra, *L. cytisoides*, showed also inconsistent results: considering both years, stands were not found to differ significantly ( $\chi^2 = 0.42$ ,  $P = 0.52$ ), but years did differ ( $\chi^2 = 5.43$ ,  $P = 0.02$ ) and there was a significant interaction ( $\chi^2 = 4.02$ ,  $P = 0.04$ ) because both variables were much higher for the pure than for the mixed stand only in 2003. This year, thus, a potential competitive effect between the exotic and this native plant was detected (Fig. 2).



**Figure 2.** Mean insect and flower visitation rates (number of insect visits and number of flowers visited per census of 15 min, respectively) in the mixed and pure stands for each native species. Standard error bars are shown. Different letters on bars indicate significant differences ( $P < 0.001$  or  $P < 0.05$ ).

### 2.1. *Insect guilds visiting the flowers of native species*

The main insect orders that visited native species were *Hymenopterae*, *Dipterae* and *Coleopterae* (Table 2). Ants (the family *Formicidae*) were also observed on the flowers of three of the species. Hymenopterans (mainly bees) were dominant in all native species, although beetles were also quantitatively important. A high fraction of insect species were shared between native plants and *Carpobrotus* (over 50%; Table 3).

### 3. *Presence of Carpobrotus pollen on stigmas of native species*

We recorded exotic pollen on native stigmas only in the two species studied at Son Serra (*C. salviifolius* and *L. cytisoides*). For *C. salviifolius*, heterospecific pollen was found only occasionally: in 3 out of 90 flowers examined (and in all cases at a distance <10 m from any flowering *Carpobrotus*). The levels of heterospecific pollen were very low (only  $0.59 \pm 0.39\%$  of all pollen grains recorded corresponded to *Carpobrotus*). For *L. cytisoides*, heterospecific pollen was also found occasionally in 2 out of 90 flowers observed (in this case at a distance >30 m), and again the proportion of *Carpobrotus* pollen grains was negligible ( $1.14 \pm 0.86\%$ ).

Hymenoptera		Diptera		Coleoptera	Formicidae <sup>a</sup>
CF	CA	AC	<i>Apis mellifera</i> <i>Lasioglossum</i> sp.	<i>Sarcophagidae</i> <i>Cantharidae</i>	-
	CM		<i>Apis mellifera</i> <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Polistes omisus</i>	<i>Lucilia sericata</i> <i>Psilothrix</i> sp. <i>Melioidae</i> <i>Oedemeridae</i>	<i>Crematogaster scutellaris</i> unidentified sp.
SS	CE	LC	<i>Dasycolia ciliate</i> <i>Halictus</i> sp.	-	<i>Plagiolepis pygmaea</i> unidentified sp.
	CS		<i>Dasycolia ciliate</i> <i>Polistes omisus</i> <i>Lasioglossum</i> sp. <i>Halictus</i> sp.	- <i>Oedemera flavipes</i> <i>Psilothrix</i> sp. <i>Melioidae</i> <i>Cantharidae</i> <i>Cetoniidae</i>	unidentified sp. unidentified sp.

**Table 2.** Species of each insect order observed visiting the flowers of the study native plants. CA, *Carpobrotus acinaciformis*; CE, *Carpobrotus edulis*; AC, *Anthyllis cytisoides*; CM, *Cistus monspeliensis*; LC, *Lotus cytisoides*; CS, *Cistus salviifolius*; CF, Cala Figuera; SS, Son Serra. <sup>a</sup>The family *Formicidae* is considered separately because of the special behavior of ants on flowers.

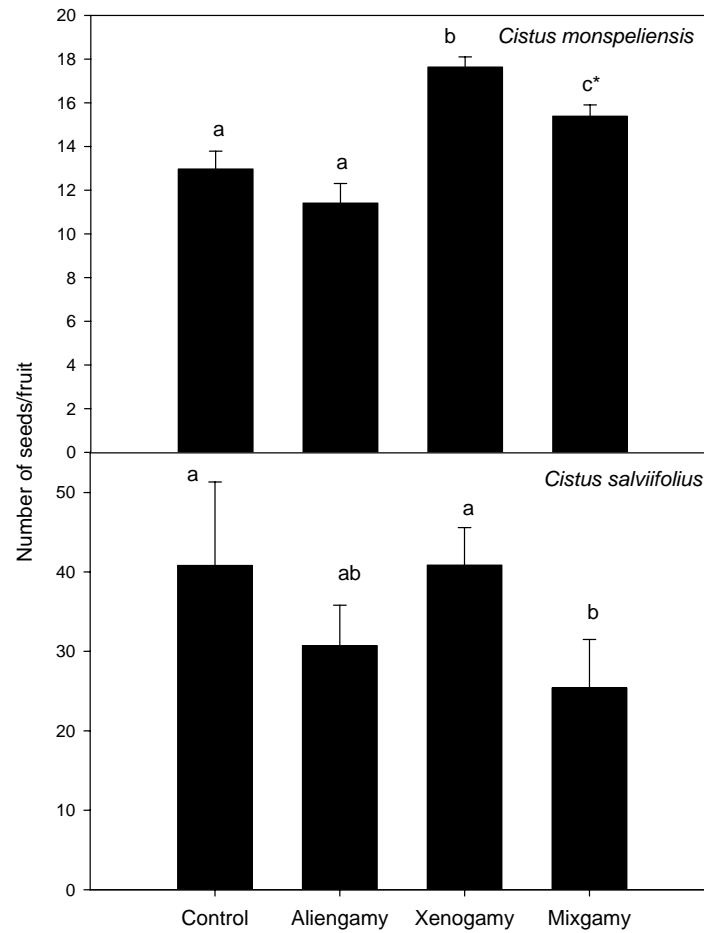
Locality	Native plant species	Type of stand	Number of species visiting flowers	Insects shared between native and invasive
Son Serra	<i>C. salvifolius</i>	Mixed	10	8 (80%)
		Pure	12	9 (75%)
	<i>L. cytisooides</i>	Mixed	9	5 (55.6%)
		Pure	7	3 (42.9%)
Cala Figuera	<i>A. cytisooides</i>	Mixed	9	4 (44.4%)
		Pure	7	5 (71.4%)
	<i>C. monspeliensis</i>	Mixed	14	10 (71.4%)
		Pure	15	10 (66.7%)

**Table 3.** Number of insect species observed on each native species at each locality and at each stand (Mixed, with presence of *Carpobrotus*, Pure, with *Carpobrotus* absent) and absolute and relative numbers of species that are shared between each native plant and the invasive.

#### 4. *Effect of heterospecific pollen on seed set of Cistus*

In the case of *C. monspeliensis*, results revealed significant differences ( $F_{3,105} = 18.24$ ,  $P < 0.0001$ ) among treatments in the number of seeds/fruit (which was highly correlated with weight of seeds/fruit:  $r = 0.89$ ,  $P < 0.0001$ ), being higher for xenogamy than for the rest of treatments, lowest for aliengamy and controls, and intermediate between these two groups for mixgamy (Tukeys' HSD test) (Fig. 3). Such results suggested, thus, the possibility of pollen limitation. Unexpectedly, aliengamy ('pure' *Carpobrotus* pollen) resulted in a similar number of seeds per fruit as the controls, which indicates no interference of exotic pollen on seed set. The correlation between number of seeds and fruit weight was rather low ( $r = 0.30$ ,  $P < 0.0001$ ). Fruit weight was similar among treatments ( $F_{3,111} = 0.59$ ,  $P = 0.62$ ).

In the case of *C. salviifolius*, we found no significant differences among treatments, either in the number of seeds per fruit ( $F_{3,9} = 1.73$ ,  $P = 0.23$ ) or in fruit weight ( $F_{3,12} = 1.82$ ,  $P = 0.20$ ). As in *C. monspeliensis*, these two variables were significantly correlated ( $r = 0.70$ ,  $P < 0.0001$ ). In contrast to that species, though, *C. salviifolius* showed no pollen limitation as the addition of xenogamous pollen did not increase the number of seeds produced per fruit. The mixgamy treatment tended to decrease that parameter, although the addition of *Carpobrotus* pollen alone had no effect on it (Fig. 3).



**Figure 3.** Mean number of seeds per fruit for *Cistus monspeliensis* and *Cistus salviifolius* produced in the applied treatments (see text for details) and the control. Standard error bars are shown. Different letters on bars indicate significant differences ( $P < 0.001$ ) (Tukey's HSD test). The \* indicates a significant difference at  $P < 0.05$  between c and b.



## **Discussion**

All native species examined in this study strongly depended on pollinator vectors, as indicated by their low levels of selfing. Hence, any change in the frequency of insect visits or in the insects' foraging behaviour due to the presence of an exotic plant species in their 'environment' is likely to alter their reproductive success.

The consequences of competition for pollination services on seed set have been studied in a wide variety of systems and different outcomes have been found to vary from negative (reduced seed set; e.g. Brown et al., 2002 and references therein) to positive (increase seed set; e.g., Rathcke, 1988; Gross, 1996), or even neutral effects (e.g. Kunin, 1997; Caruso, 1999). All these possibilities were observed in our study system. Despite the greater nectar and pollen rewards of *Carpobrotus* flowers, a negative (competitive) effect on both insect and flower visitation rates was found only in *L. cytisoides*. On the contrary, the presence of *Carpobrotus* flowers appeared to facilitate insect visitation to flowers of two species: *C. salviifolius* and *A. cytisoides*. With such result, thus, we argue that pollination facilitation among plants may not be as rare as previously thought (Feldman et al., 2004). What is certainly more difficult, and was not the goal of this study, is to assess that an increased insect visitation rate translates into an increased population growth rate (e.g. Parker, 2000; Feldman et al., 2004). The possibility that *Carpobrotus* flowers had a neutral effect on pollinator attractiveness to other species was found with the other species, *C. monspeliensis*.

Such effect of *Carpobrotus* flowers on insect flower visitation to a particular native plant species may vary spatially and temporally. Preliminary observations made in southern France, specifically in Bagaud (Hyères Islands) (C. Suehs, unpublished data), suggested that *Carpobrotus* had a negative effect on *C. monspeliensis* and a neutral effect on *C. salviifolius*. On the other hand, our data from two years showed significant differences in two of the species examined; both in *L. cytisoides* and *C. salviifolius*, the effect of *Carpobrotus* was significant in 2003 but not the previous year. These results indicate, thus, that this type of study needs to consider more than one population and field season to generalize on the degree to which exotic species influence pollination success of native plants. The link between fluctuating pollination success and fluctuating reproduction may be mediated by the population dynamics of pollinators (Thompson, 2001). It is well known, for instance, that insect community composition and abundances can vary much from year to year, as well as their effect on plant reproduction (e.g. Aigner, 2004). Many factors can indeed influence reproduction, adding variability to the relationship between visitation and fruit set (Parker and Haubensak, 2002). Such temporal unpredictability, of even the most effective pollinator, is what actually appears to favour generalization in most species (Waser et al., 1996).

A large proportion of the insect visitors are shared between the native species examined and the exotic *Carpobrotus* spp. Hymenopterans were the most abundant flower visitors at both localities, although beetles were also quantitatively important. As expected from their flower morphology, the two *Cistus* species shared a higher number of insect visitors with *Carpobrotus* than the two leguminous species.

The levels of heterospecific pollen on native stigmas were rather low (and only in *C. salviifolius* and *L. cytisoides*), suggesting that *Carpobrotus* does not reduce reproductive success of native plants through this mechanism of competition. In the case of *L. cytisoides*, the only species that potentially compete with *Carpobrotus* for insect visits, the low levels of heterospecific pollen found in its stigmas indicate that reproductive success (measured as number of seeds/fruit) is almost unaffected by such pollen interference. The question remains though whether the lower frequency of insect visits in mixed stands translates into a lower seed production. The *Carpobrotus* flowering boom occurs simultaneously with that of many native species, so pollinators are not resource limited. The low levels of heterospecific pollen found on native stigmas might be due to an abundant (not limiting) nectar and/or pollen of such natives, and perhaps also to a higher quality of those resources. Assessing this would certainly require information not gathered in this study.

The addition of exotic pollen on the stigmas of both *Cistus* species was shown to be irrelevant for pollination success. In both cases, the pollen grains of *Carpobrotus* appeared not to obstruct, either partially or totally, the stigma as the number of seeds produced per fruit was unaffected. Such findings contrast with those reported by Brown et al. (2002), probably because in that case the invasive and the native species were congeneric, which makes a pollen germination interference much more likely.

In summary, our results suggest that the invasive *Carpobrotus* spp. may influence the quantitative component of pollination, either positively (in *A. cytisoides* and *C. salviifolius*) or negatively (in *L. cytisoides*), although may also have no effect on it. Regarding the qualitative component of pollination,

we found that the seed production of at least two *Cistus* species is not altered by the exotic pollen. As this invasive species has spread and is still spreading very rapidly along the Mediterranean coastal areas, it will be interesting to examine its impact on other native flora in future studies. From the conservation viewpoint, it should be kept in mind that its influence on the pollination of native plants is likely to be species specific, that it may depend upon the ecological context (i.e. the environmental conditions prevailing at a given site), and that it can vary from year to year, along with fluctuations in other factors (insect abundance, composition, flower abundance of other native plants, etc.).

### **Acknowledgements**

This study is part of EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) a research project supported by the European Commission under the V Framework Program. Further details on the project and the databases can be found at [www.ceh.ac.uk/epidemie](http://www.ceh.ac.uk/epidemie). We thank C. Suehs and collaborators for sharing results from southern France and for sending reprints, L. Santamaría for statistical advice, and two anonymous reviewers for helpful comments.

## References

- Aigner, P.A., 2004. Ecological and genetic effects on demographic processes, pollination, clonality and seed production in *Dithyrea maritime*. *Biological Conservation* 116, 27–34.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J., 2001. Competition for pollination, effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129, 43–49.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J., Graham, S.A., 2002. Competition for pollination between an invasive species (*Purple loosestrife*) and a native congener. *Ecology* 83, 2328–2336.
- Burd, M., 1994. Bateman's principle and plant reproduction, the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review* 60, 83–139.
- Campbell, D.R., Motten, A.F., 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66, 554–563.
- Campbell, D.R., 1989. Inflorescence size, test of the male function hypothesis. *American Journal of Botany*, 76, 730–738.
- Caruso, C.M., 1999. Pollination of *Ipomopsis aggregata* (*Polemoniaceae*), effects of intra vs. interspecific competition. *American Journal of Botany* 86, 663–668.
- Caruso, C.M., Alfaro, M., 2000. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition, effect of *Castilleja linariaefolia* pollen on seed set of *Ipomopsis aggregata*. *Canadian Journal of Botany* 78, 600–606.
- Connor, J.K., Rush, S., 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105, 509–516.
- Chittka, L., Schürkens, S., 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature* 411, 653.

- Feldman, T.S., Morris, W.F., Wilson, W.G., 2004. When can two plant species facilitate each others pollination?. *Oikos* 105, 197– 207.
- García, O., 1999. *Carpobrotus edulis*, una amenaza para la flora endémica de Menorca. *Quercus* 158, 50–51.
- Gordon, D.R., 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes, lessons from Florida. *Ecological Applications* 8, 975–989.
- Grabas, G., Lavery, T.M., 1999. Effect of *Lythrum salicaria* on the reproductive success of native wetland plants. *Ecoscience* 6, 230– 242.
- Gross, C.L., 1996. Is resource overlap disadvantageous to three sympatric legumes?. *Australian Journal of Ecology* 21, 133–143.
- Huenneke, L.F., Thomson, J.K., 1995. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive non-native plant. *Conservation Biology* 9, 416–425.
- Kunin, W.E., 1997. Population size and density effects in pollination, pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85, 225–234.
- Mack, R.N., D'Antonio, C.M., 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 195–198.
- Newsom, A.E., Noble, I.R., 1986. Ecological and physiological characters of invading species. In: Groves, R.H., Burdon, J.J. (Eds.), *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 1–21.
- Ohara, M., Higashi, S., 1994. Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (*Papaveraceae*). *Oecologia* 98, 25–30.

- Parker, I.M., 2000. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*, a matrix model approach. *Ecological Applications* 10, 726–743.
- Parker, I.M., Haubensak, K.A., 2002. Comparative pollinator limitation of two non-native shrubs, do mutualisms influence invasions?. *Oecologia* 130, 250–258.
- Rathcke, B., 1988. Interactions for pollination among co-flowering shrubs. *Ecology* 69, 446–457.
- Randall, J.M., 1996. Weed control for the preservation of biological diversity. *Weed Technology* 10, 370–383.
- Schemske, D.W., Ågren, J., 1995. Deceit pollination and selection on female flower size in *Begonia involucre*, an experimental approach. *Evolution* 49, 207–214.
- Statsoft, Inc., 2001. STATISTICA for Windows. Statsoft, Inc. Tulsa, OK.
- Suehs, C.M., Médail, F., Affre, L., 2001. Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats. In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, L., Child, L., Wade, M. (Eds.), *Plant Invasions, Species Ecology and Ecosystem Management*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 145–158.
- Suehs, C.M., Médail, F., Affre, L., 2004a. Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (*Aizoaceae*) taxa on a Mediterranean island: I. genetic diversity and introgression. *Heredity* 92, 31–40.
- Suehs, C.M., Affre, L., Médail, F., 2004b. The invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (*Aizoaceae*) taxa on a Mediterranean Island: II. Reproductive alternatives. *Heredity* 92, 550–556.
- Thompson, J.D., 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system. *Oecologia* 126, 386–394.

- Vilà, M., Muñoz, I., 1999. Patterns and correlates of exotic and endemic taxa in Balearic Islands. *Ecología Mediterránea* 25, 153– 161.
- Wardle, D.A., Nicholson, K.S., Ahmed, M., Rahman, A., 1994. Interference effects of the invasive plant *Carduus nutans* L. against the nitrogen fixation ability of *Trifolium repens* L. *Plant and Soil* 163, 287–297.
- Waser, N.M., 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36, 223–236.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J., 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77, 1043–1060.
- Weihe, P.E., Neely, R.K., 1997. The effects of shading on competition between purple loosestrife and broadleaved cattail. *Aquatic Botany* 59, 127–138.
- Williamson, M., 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London, UK.
- Wisura, W., Glen, H.F., 1993. The South African species of *Carpobrotus* (*Mesembryanthema* – *Aizoaceae*). *Contributions to Bolus Herbarium* 15, 76–107.
- Zavaleta, E.S., Hobbs, R.J., Mooney, H.A., 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 454–45.



### **3.2 Good performance in both sun and shade habitats leads to the spreading of invasive *Carpobrotus* spp. in Mediterranean ecosystems**

E Moragues, A Traveset and F Valladares



*CAPOBROTUS AFFINE ACINACIFORMIS. FARO DE CALA FIGUERA*



*MEDICIÓN DE LA LONGITUD DE LOS NUDOS*



*CARPOBROTUS EN SOMBRA MODERADA*

*Submitted to Plant Biology*

**Abstract**

The high floristic diversity of Mediterranean ecosystems is threatened by the harmful introduction of exotic plants. Insular coastal habitats are especially vulnerable to these introductions. In the present study we have evaluated vegetative (clonal) growth dynamics and the potential colonization rates of the invasive species *Carpobrotus* spp. For over two years (2001-2003) we evaluated branch growth rates of this creeping plant, comparing two habitats (rocky coast vs coastal dunes) and two different environmental conditions (sun vs shade) in four populations of Mallorca island (Spain). In one population of each habitat we estimated the level of plant stress by measuring chlorophyll fluorescence and the light received by each branch to determine whether these parameters were correlated with growth rate. *Carpobrotus* branches grew at similar rates in all populations, regardless of the type of habitat. However, growth rate was greater in plants in the shade than in those completely exposed to sunlight, and was also greater for main than for lateral branches. The good performance of *Carpobrotus* in the shade (more efficient occupation of space) was due not only to its phenotypic plasticity, expressed in different allocation patterns in sun and shade individuals, and to its clonal growth, which allowed for the continuous search of the best neighbour patches, but also to the relatively moderate shade of the understories where it can be found. Annual growth of main branches was c. 40cm, which explains the vigorous habitat colonization capacity of *Carpobrotus* spp., with the consequent native flora displacement. Results indicated that the clonal growth and the plastic morphological response to light of this highly invasive plant are efficient mechanisms for its rapid colonization

of space and successful establishment in the vicinities of the coastal zones in Mediterranean environments.

**Key Words:** Aizoaceae; Clonal growth; Colonization rate; Invasion patterns; Invasive species; Photochemical efficiency

## **Introduction**

The relationship between the characteristics of an invading species (such as effective vegetative reproduction) and the features of the invaded ecosystem is crucial to the success of the invasion (Heger & Trepl 2003; Vilà & Weiner 2004). These relationships can influence the evolution, adaptation, and population dynamics of introduced species and can contribute to their establishment in a new area outcompeting native species (Myers & Bazely 2003). Clonal growth together with other life history traits has been shown to increase invasion success (Mack 2003). Clonal plants are one of the most successful growing strategies in the plant world, they are found in almost all terrestrial and aquatic habitats (de Kroon & Groenendaal 1997) and they dominate in a variety of habitat types, including severely stressed (Callaghan *et al.* 1992) and disturbed habitats (Sebens & Thorne 1985). By repeatedly producing new shoots (ramets), clonal plants can efficiently occupy space, sometimes excluding other species.

An intrinsic characteristic of clonal growth that confers competitiveness is the efficient distribution of tasks among ramet modules which, coupled with phenotypic plasticity can lead to enhanced resource exploitation (Alpert & Stuefer 1997). Clonal plants build a variety of architectural forms by modifying the lengths of spacers (rhizomes or stolons), branching frequencies and branching angles (Bell 1980; Lovett Doust 1981; Hartnett & Bazzaz 1983; Salzman & Parker 1985; Slade & Hutchings 1987). These architectures differ among plant species or within a species in different environments (Bell 1980; Lovett Doust 1981; de Kroon & Knops 1990; Hutchings & de Kroon 1994). Thus, plasticity in clonal architecture may be an

adaptive plant trait (Hartnett & Bazzaz 1983). Plasticity in horizontal growth provides a clonal species with special capacity for resource capture (de Kroon & Hutchings 1995) and for producing ramets growing in numerous directions and at long distances (Oborny & Bartha 1995). Hence clonal growth is particularly well-suited for the colonization of spatially heterogeneous environments, such as forest understories (Stuefer *et al.* 1996).

Most clonal plants produce both seeds and vegetative propagules, which are alternative means for dispersal. As a general trend, vegetative reproduction is specialized for efficient local dispersal and persistence, while seeds enable the species to spread at larger distances (Silander 1985). The cost of vegetative reproduction is generally lower than the cost of producing seeds, and the establishment of the progeny is more successful in a wider range of habitat types (Oborny & Bartha 1995). In a community, the occurrence of monodominant patches of clonal species strongly determines the spatial structure and, if the patches cover a large area, may increase the resistance of the whole community to the invasion by a new species (Bartha 1992).

The genus *Carpobrotus* includes species that are very aggressive and invasive in Mediterranean ecosystems, especially in open areas such as dunes and rocky coasts in Western Mediterranean islands (Bourgeois 2002; Suehs *et al.* 2004). However, *Carpobrotus* has also been found in the understory of pine forests and shrublands near the coast (personal observations). The fast clonal growth rate and the adaptability of this genus to extreme environmental conditions has been shown to allow a high rate of space colonization, with a subsequent negative impact on native flora, making it very difficult to

eradicate (D'Antonio & Mahall 1991; D'Antonio *et al.* 1993; Weber *et al.* 1998; Moragues & Traveset 2005).

In the present study we were interested in determining (1) the seasonal growth pattern and extent of *Carpobrotus* spp. in different populations naturalized on Mallorca island, and (2) the environmental circumstances under which this invader is successful (particularly sun vs. shade environments), in order to assess the invasion risk of natural Mediterranean ecosystems in the vicinities of sand dunes and gardens where the species has been frequently introduced.

## **Materials and methods**

### *1. Study species*

Our focal species are *Carpobrotus affine acinaciformis* (L.) L. Bolus and *Carpobrotus edulis* (L.) L. Bolus (Aizoaceae) (hereafter *Carpobrotus*, since the two species hybridize and are difficult to distinguish in practice), native to South Africa and introduced in Europe around the 19th century. They are very common ornamental species because of their fast clonal growth rate, their low water requirements and their great solitary magenta flowers (Suehs *et al.* 2004). In the Balearics, as in other Mediterranean islands, *Carpobrotus* species have become one of the most invasive coastal plants, displacing some of the native flora (Delanöe *et al.* 1996; Mayol 1997; Moragues & Rita 2003). They are creeping plants with radial growth that form branches with a regular structure of nodes with rooting capacity. They have indehiscent fleshy fruits

(with many small seeds) that get eaten and dispersed by rabbits (D'Antonio 1990) and even by rats (Bourgeois 2002). These animals -which are in turn also alien to the Balearics - contribute significantly to the expansion and spreading of these plants. Species of *Carpobrotus* invade primarily coastal communities, both dunes and rocky environments, and have a great capacity for establishment regardless of the degree of disturbance, and always changing the ecological conditions.

*Carpobrotus* expands horizontally and radially in all directions. It forms dense mats that, in natural conditions, tend to trail between other elements of the vegetation (Wisura & Glen 1993). Every main branch (also named rhizome in certain studies, although it is not a rhizome in the botanical sense) has the capacity to form functional individuals (ramets) by rooting some branch nodes. Each ramet is potentially autonomous, being able to develop all the organs possessed by a whole plant.

## 2. Study sites

The study took place in four coastal localities of Mallorca island (the largest island of the Balearic Archipelago in the Western Mediterranean basin). Two of them were located on cliffs in the southwest part of the island (Cala Figuera and Cap Enderrocat), one of them was at the southeast of Mallorca in a rocky coast near the sea (Ses Salines) and the fourth one was at the north of the island, in a dune habitat (Son Serra). The vegetation of the first two localities consisted of the typical coastal open xerophytic shrubland, with predominance of *Olea europaea* L. var. *sylvestris* (Mill.) Brot., *Pistacia*

*lentiscus* L., *Cistus monspeliensis* L. and *Anthyllis cytisoides* L. The site of Ses Salines was located at sea level and was dominated by a few shrub species (mainly *Pistacia lentiscus* and *Juniperus phoenicea* L. ssp. *turbinata* (Guss.) Nyman). Finally, Son Serra was characterised by the typical West Mediterranean dune flora where species such as *Ammophila arenaria* L. (Link), *Cistus salviifolius* L., *Pistacia lentiscus* L. and *Lotus cytisoides* (L.) Arcang. predominate. *Carpobrotus* also occurred in the understory of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller) forests that were in a second line of vegetation (approximately 500 m from the coast), both in Cala Figuera and Son Serra.

### 3. Field measurements

In each population we selected three mature, healthy and isolated clones (individuals) of *Carpobrotus* of similar size. In the two localities where *Carpobrotus* (Cala Figuera and Son Serra) grew in both sun and shade sites, we selected three clones from each microsite. From each clone, we marked and measured two randomly chosen branches, one being a main branch and the other being a lateral (secondary) branch. The point on the stem where the leaves develop was referred to as a node and accordingly, the region between a pair of adjacent nodes was called an internode. New meristems, the lateral buds, develop at the nodes, each just above the point where a leaf is attached. When lateral buds develop, they produce new stem tissue forming thus new lateral branches. All main branches have lateral short branches, some of which can increase their length by means of ramifications and turn eventually into main branches.



We measured the increase in length in each type of branch in all clones bimonthly during two years (from July 2002 to July 2003). In each visit, we recorded both the number of new nodes and the distance between them.

Most individuals exhibited a varying number of reddish, apparently senescing leaves, and the relative abundance of these leaves was visually estimated in randomly chosen individuals (not necessarily those used for the other measurements) using a categorical variable from 0 to 3 (0 = < 5 %; 1 = 5-25 %; 2 = 25-60 %; 3 = >60 %). The immediate light environment of each individual plant grew was monitored during late spring (May) by two means, hemispherical photography (Percy 1989), which provided an integrated measure of annual mean availability of light, and by three different sensors, which provided quantitative although instantaneous measures of irradiance quantity and quality. Photographs were taken at a height of 0.25 m using a horizontally-levelled digital camera (CoolPix 995 digital camera, Nikon, Tokyo, Japan) and aimed at the zenith, using a fish-eye lens of 180° field of view (FCE8, Nikon). All photographs were taken under overcast conditions to ensure homogeneous illumination of the overstory canopy and a correct contrast between the canopy and the sky. Photographs were analyzed using Hemiview canopy analysis software version 2.1 (1999, Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK), and the following variables were estimated: 1) direct (DSF); 2) indirect site factors (ISF), which we defined as the proportion of direct and diffuse radiation received below the canopy as a fraction of that received above the canopy (Rich 1990); and 3) ground cover, defined as the vertically projected canopy area per unit ground area. Red - to - far red ratio (660/730 nm) was measured with a SKR 110 sensor attached to a SKR 100 meter (Skye Instruments Ltd., Powys, United Kingdom). Photon flux density ( $\mu\text{mol}$

photons  $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ ) of photosynthetically active radiation (PAR, 400-700 nm) and ultraviolet a, b and c (UV, 250-400 nm) were measured with a PAR quantum meter and a UV meter (BQM- SUN and UVM, respectively, both from Apogee-Instruments Inc., Logan, UT, USA).

The photochemical efficiency of photosystem II ( $F_v/F_m$ ) of fully expanded, representative leaves of both short and long branches of sun and shade individuals of *Carpobrotus* was determined at each site with a pulse-modulated fluorometer (FMS2, Hansatech Instruments, Norfolk, UK.). Leaves were first darkened for 30 minutes with leaf clips containing a shutter that could be opened when the fluorometer probe was attached and  $F_v/F_m$  measurements made. Relative quantum yield of PSII photochemistry ( $\ddot{O}_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t)/F_m'$ ) was also measured under moderate light ( $350 \pm 20 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ , leaf temperature  $24 \pm 1^\circ\text{C}$ ) to estimate apparent rate of electron transport ( $\text{ETR} = \ddot{O}_{\text{PSII}} * \text{PAR} * 0.5$ ) of green and reddish leaves of sun and shade individuals.

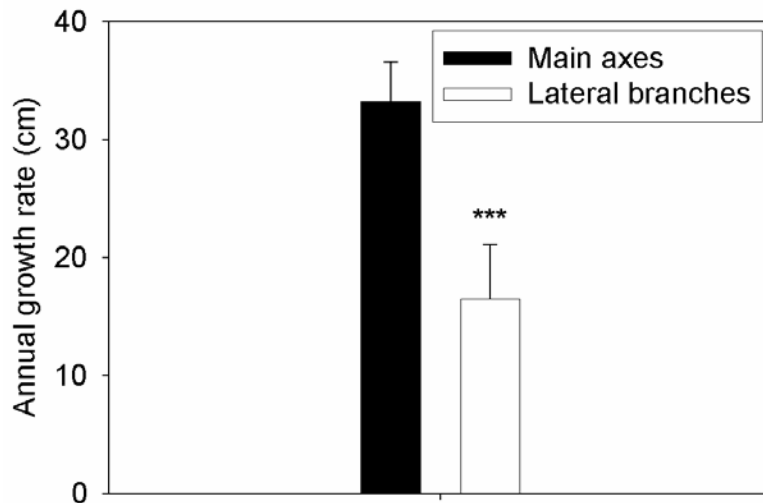
One long and one short branch were collected from each *Carpobrotus* plant to determine dry mass allocation to leaves and stems (internodes), and their water content. Branches were placed in plastic bags and transported immediately to the laboratory for fresh mass determinations after measurement of branch length. Then, all plant material was placed in an oven at  $70^\circ\text{C}$  for determination of the dry mass of all leaves and stems separately for each branch unit. Dry mass per unit of branch length was thus obtained, which allowed us to transform the field, non-destructive, measurements of growth estimated in branch length into units of biomass increase over time.

#### *4. Statistical analyses*

To analyze the variance in annual growth rate among the four populations and between main and lateral branches we performed two general linear models (Proc GENMOD in SAS v. 9.0). In the former we included population as a fixed factor, type of branch as a within-subject factor (i.e. repeated measures) and individual clone as a random factor (subject). In the second one, we added microhabitat (sun vs. shade) as a fixed factor and considered only the two populations in which this effect was tested (Cala Figuera and Son Serra); after checking (by means of a paired sample *t*-test) that the two years of the study did not differ in annual growth rate, this parameter was averaged and transformed by means of the square root to be normalized. The procedure GENMOD was also used to test for differences in (1) Fv/Fm, (2) dry stem biomass, (3) dry leaf biomass, (4) number of leaves/cm and (5) water content. For all those models, we used the normal error distribution and the identity as link function. Differences in variables that quantified the incident light (ISF, % PAR, and UV) were tested using the gamma distributions and the power (-1) link function. Seasonal differences in growth rate were examined by means of an ANOVA, after pooling data from all populations. A Mann-Whitney U test was performed to test for differences in the physiological parameters (red leaves, apparent electron transport rate and quantum yield). Finally, the relationship between annual growth rate, number of nodes, and length between them was examined by means of a Pearson's correlation.

## Results

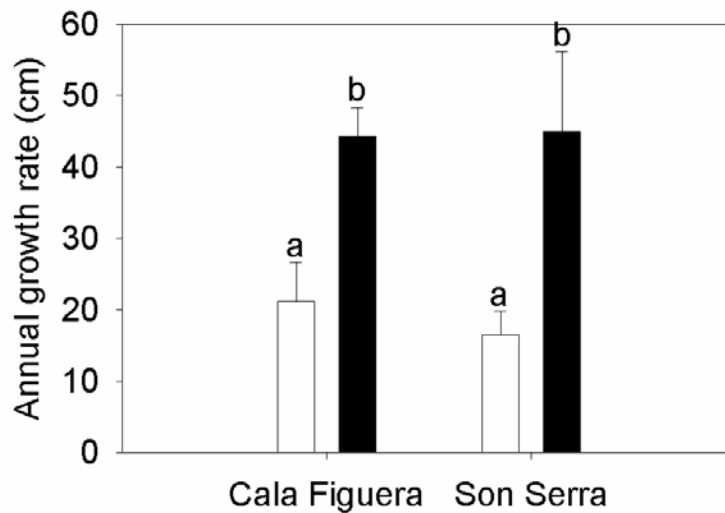
Considering the sun habitats in the four study localities, we found no differences in annual growth rate (cm year<sup>-1</sup>) among populations ( $\chi^2_3 = 3.88$ ;  $p = 0.28$ ). However, we detected a significant effect of type of branch on growth rate; main branches grew at a higher rate than lateral ones ( $\chi^2 = 5.16$ ;  $p = 0.02$ ), and there was no interaction between population and type of branch ( $\chi^2_3 = 5.16$ ;  $p = 0.16$ ) (Fig. 1).



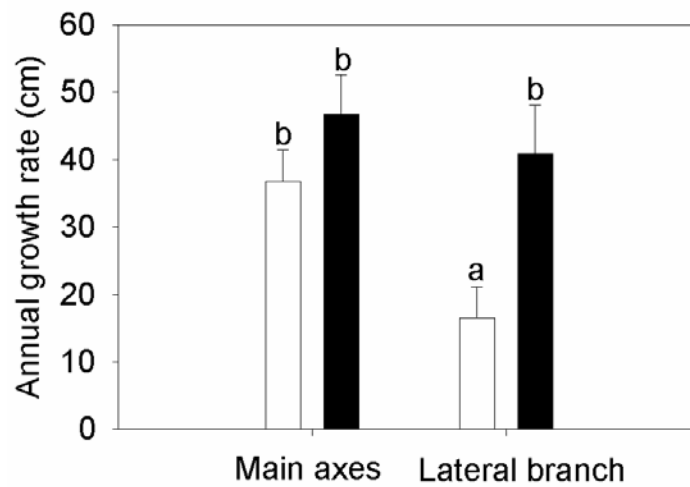
**Figure 1.** Annual growth rate in the different type of branches for the entire monitored period. \*\*\*  $P < 0.001$ .

A significant effect of microhabitat on growth rate was found in the second model, clones in the sun growing more slowly than those clones in the shade ( $\chi^2 = 4.09$ ;  $p = 0.04$ ; Fig. 2). We again found no differences between the two populations compared ( $\chi^2 = 0.07$ ;  $p = 0.79$ ) while type of branch had a

marginally significant effect, main branches growing more rapidly than lateral ones (cm/y;  $\chi^2 = 3.29$ ;  $p = 0.07$ ). The effect of microhabitat was consistent in the two populations (interaction not significant:  $\chi^2 = 0.37$ ;  $p = 0.55$ ); however, it was not consistent for the two types of branches ( $\chi^2 = 5.41$ ;  $p = 0.02$ ), i.e. lateral branches grew more in the shade than in the sun (Fig. 3). There was also a significant interaction between population and type of branch ( $\chi^2 = 4.86$ ;  $p = 0.03$ ), as the two types of branches differed more in growth in Cala Figuera than in Son Serra. Finally, the interaction of the three factors was not significant ( $\chi^2 = 0.07$ ;  $p = 0.80$ ). Results did not change when biomass growth rate was used as the dependent variable (data not presented).



**Figure 2.** Annual growth rate in the two microhabitats examined. White bars correspond to sun conditions and black bars to shade conditions. Bars with the same letter above are not significantly different from each other.



**Figure 3.** Annual growth rate for each type of branch in the two different environmental conditions. White bars correspond to sun conditions and black bars to shade conditions. Bars with the same letter above are not significantly different from each other.

The Aleppo pine forests studied at Son Serra and Cala Figuera had rather open canopies (cover ca. 67%), which led to relatively bright understories (20-30% of full sunlight, with both sensors and hemispherical photographs giving similar values, Table 1). Shade microhabitats had significantly lower red-far red ratios ( $\chi^2 = 14.83$ ;  $p < 0.01$ ), PAR ( $\chi^2 = 14.25$ ;  $p < 0.01$ ), ISF ( $\chi^2 = 15.09$ ;  $p < 0.01$ ), DSF ( $\chi^2 = 12.97$ ;  $p < 0.01$ ) and UV ( $\chi^2 = 13.85$ ;  $p < 0.01$ ) than open microhabitats, although the differences were smaller in Son Serra for the factors: red-far red ratios ( $\chi^2 = 8.81$ ;  $p < 0.01$ ), PAR ( $\chi^2 = 9.79$ ;  $p < 0.01$ ) and UV ( $\chi^2 = 8.25$ ;  $p < 0.01$ ).

<b>Locality</b>	<b>Habitat</b>	<b>RFR</b>	<b>PAR</b>	<b>UV</b>	<b>ISF</b>	<b>DSF</b>	<b>Cover</b>
Cala Figuera	Sun	1.11±0.03	91.91±7.72	90.30±6.96	92.83±5.45	91.64±11.0	0.01±0.00
	Shade	0.82±0.05	21.22±6.75	20.30±10.2	25.68±3.74	27.41±7.19	66.05±9.7
Son Serra	Sun	1.13±0.02	65.90±19.7	66.05±19.3	74.36±10.7	64.24±14.6	5.58±9.48
	Shade	0.97±0.08	25.15±7.71	21.67±6.59	26.37±2.76	29.65±12.2	66.97±3.9

**Table 1.** Sun and shade light environments in Cala Figuera and Son Serra. Values are the mean and the standard deviation (s.d., n = 7-15) of red-far red ratio (RFR), photon flux density of photosynthetically active radiation (PAR) and ultraviolet (UV), indirect and direct site factors (ISF and DSF, respectively, both obtained with hemispherical photography), and ground cover by vegetation. All values except RFR are expressed as percentage, and were significantly different between sun and shade microhabitats at both sites, except for DSF (see text for details).

*Carpobrotus* showed no sign of high light stress in any of the two localities, as values of photochemical efficiency (Fv/Fm) were in general above 0.8 (Table 2). However, Fv/Fm was lower in the sun than in the shade individuals in Cala Figuera ( $\chi^2 = 7.06$ ;  $p < 0.01$ ), the locality where the contrast of available radiation between sun and shade was highest, indicating a minor but chronic photoinhibition under full sunlight.

		Fv/Fm	ETR gl	ETR rl
Locality	Habitat			
Cala Figuera	Sun	0.819 ± 0.021	126.4 ± 3.2	96.2 ± 29.5
	Shade	0.841 ± 0.019	133.4 ± 2.7	116.0 ± 14.4
Son Serra	Sun	0.871 ± 0.012	136.3 ± 8.2	80.5 ± 32.7
	Shade	0.863 ± 0.011	137.7 ± 6.5	115.5 ± 19.4

**Table 2.** Chlorophyll fluorescence variables (maximum photochemical efficiency of dark-adapted leaves, Fv/Fm, and apparent electron transport rate under moderate light, ETR) determined in sun and shade *Carpobrotus* from Cala Figuera and Son Serra. Values are the mean and the standard deviation (s.d.) for measurements on 7-15 individuals (clones) at each habitat and locality. ETR was measured in both green (ETRgl) and reddish (ETRrl) leaves. All values exhibited significant differences between sun and shade habitats (see text for details).

Most studied plants had reddish leaves that had lower electron transport rates than their green counterparts (Table 2), which confirmed the senescing nature of the former. In both localities, clones in the sun had a greater number of red leaves than clones in the shade (Cala Figuera:  $Z = 3.32$   $p < 0.001$ ; Son Serra:  $Z = 3.14$   $p < 0.002$ ), such red leaves showed values of electron transport rate lower in the sun than in the shade ( $Z = -1.746$   $p = 0.081$ ).

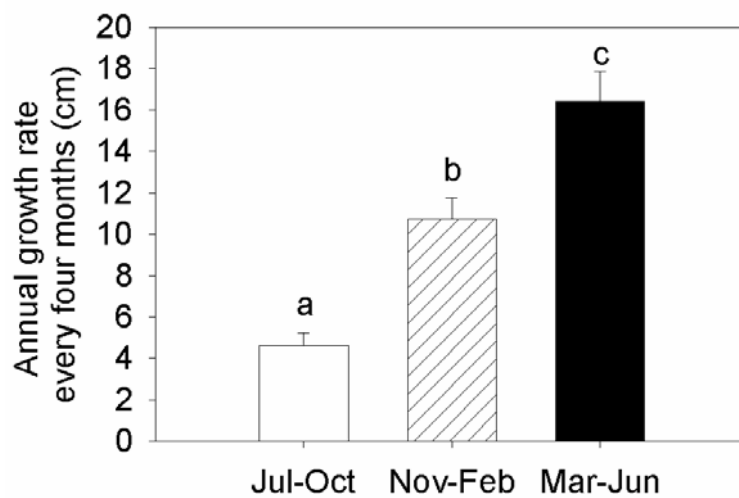


Consistent with a greater growth length in the shade, significant differences in plant water content were also found between sun and shade ( $\chi^2 = 9.99$ ;  $p < 0.01$ ). Clones growing in the shade had greater water content than those in the sun, and this was consistent in the two populations ( $\chi^2 = 1.13$ ;  $p = 0.29$ ). Such water content was greater in Son Serra than in Cala Figuera ( $\chi^2 = 4.02$ ;  $p = 0.04$ ). In contrast, neither dry biomass/cm of leaves or stems differed between populations ( $\chi^2 = 0.18$ ;  $p = 0.67$ , and  $\chi^2 = 1.58$ ;  $p = 0.21$ , respectively), although the number of leaves/cm was higher in Son Serra than in Cala Figuera (Table 3). These three variables were consistently greater in sunny than in shady conditions (Table 3).

<b>Dry stem biomass</b>					
		<i>n</i>	Mean ± SE		
Habitat	Sun	32	0.15 ± 0.008	$\chi^2 = 6.36;$ p = 0.01	
	Shade	32	0.11 ± 0.010		
Branch	Short	32	0.12 ± 0.008	$\chi^2 = 8.80;$ p < 0.01	
	Long	32	0.15 ± 0.010		
Habitat x Branch	Cala	Short	16	0.12 ± 0.012	$\chi^2 = 5.07;$ p = 0.02
	Figuera	Long	16	0.13 ± 0.014	
	Son	Short	16	0.11 ± 0.010	
	Serra	Long	16	0.17 ± 0.013	
<b>Dry leaf biomass</b>					
Habitat	Sun	32	0.58 ± 0.040	$\chi^2 = 7.49;$ p < 0.01	
	Shade	32	0.36 ± 0.035		
Branch	Short	32	0.42 ± 0.033	$\chi^2 = 4.96;$ p = 0.03	
	Long	32	0.52 ± 0.049		
Habitat x Branch	Cala	Short	16	0.44 ± 0.048	$\chi^2 = 4.94;$ p = 0.03
	Figuera	Long	16	0.48 ± 0.070	
	Son	Short	16	0.40 ± 0.045	
	Serra	Long	16	0.57 ± 0.068	
<b>Number of leaves / branch long. (cm)</b>					
Locality	Cala Figuera	32	1.80 ± 0.123	$\chi^2 = 4.51;$ p = 0.03	
	Son Serra	32	2.01 ± 0.126		
Habitat	Sun	32	2.26 ± 0.117	$\chi^2 = 8.78;$ p < 0.01	
	Shade	32	1.55 ± 0.099		
Branch	Short	32	1.66 ± 0.115	$\chi^2 = 7.40;$ p < 0.01	
	Long	32	2.16 ± 0.120		
Habitat x Branch	Cala	Short	16	1.60 ± 0.183	$\chi^2 = 3.40;$ p = 0.07
	Figuera	Long	16	1.20 ± 0.155	
	Son	Short	16	1.71 ± 0.582	
	Serra	Long	16	2.31 ± 0.180	
<b>Water content</b>					
Locality	Cala Figuera	32	7.49 ± 0.405	$\chi^2 = 4.02;$ p = 0.05	
	Son Serra	32	8.63 ± 0.554		
Habitat	Sun	32	6.55 ± 0.297	$\chi^2 = 9.99;$ p < 0.01	
	Shade	32	9.58 ± 0.506		

**Table 3.** Allometric values and water content determined in sun and shade *Carpobrotus* from two localities and for both types of branches. Values are the mean and the standard error (s.e.) for measurements on 7-15 independent individuals at each habitat and locality. Likewise, main branches had consistently greater dry leaf and stem biomass and a higher number of leaves per unit length than lateral branches.

We further tested for differences in growth rate among seasons (every four months), finding that there were significant differences among them ( $F_{2,198} = 29.36$ ;  $p < 0.0001$ ). The period comprising spring (from March to June) showed the highest growth rate, whereas growth was minimal from late summer to early autumn (from July to October). From November to February, growth was intermediate between those two periods (Fig. 4).



**Figure 4.** Seasonal growth rate (cm/ 4 months). All four populations pooled. The different letters above the bars indicate significant differences among periods ( $p < 0.001$ ) (Tukey's test).

The number of new nodes produced by a given branch per year was highly correlated with its annual growth rate ( $r^2 = 0.6406$ ,  $p < 0.001$ ). Main branches formed an average of 8.28 nodes by year, and the laterals ones only 5.42 nodes (Table 4). Likewise, the length between nodes was also highly correlated with growth rate ( $r^2 = 0.8479$ ,  $p < 0.001$ ). Average horizontal growth of the main axes of *Carpobrotus* was approximately 40 cm/year.

	No. Nodes / year <sup>-1</sup>	Internodal annual growth rate (cm)	n
Main axes	8.28 ± 0.49	4.53±0.17	36
Lateral branches	5.42 ± 0.68	3.45±0.28	31

**Table 4.** Mean (± s.e.) number of nodes and annual growth rate for both types of branches.

## **Discussion**

*Carpobrotus* showed a remarkably constant performance despite the various nature of the habitat where it was found. The type of soil (compact in rocky coast and rather loose in dunes) does not appear to influence the growth rate of the clones. Even though it usually inhabits open areas near the sea, it performs rather well in the forest understory, which certainly contributes to the invasion success of this genus. A wide ecological amplitude had already been described for *C. edulis* (D'Antonio 1993), which occurs in coastal habitats and also in a number of non-saline environments such as road edges, grass slopes and forest edges.

Long (main) branches showed to have a greater dry biomass, a greater number of leaves and a higher photochemical efficiency than short branches. The function of such long branches, with an annual growth rate higher than that of lateral ones, appears to be mainly substrate colonization and occupation of new space (Moragues *et al.* in prep.), similarly to what has been observed in other clonal plants (Marbà & Duarte 1998). Lateral branches, in contrast, serve mainly to increase leaf surface, i.e., plant thickness. Such branches were found to be shorter in the sun than in the shade, suggesting a lower photochemical efficiency. However, this did not occur with the main branches.

*Carpobrotus* exhibited a remarkable capacity to cope with both high and low light, which was in part due to a plastic phenotypic response to light. However, those plants in full sunlight exhibited slightly, but significantly lower photochemical efficiency, an indication of minor but chronic photoinhibition in this species and other (Werner *et al.* 2002), and a larger proportion of reddish, senescing leaves. Clones grew at a higher speed in the shade than in the sun. Such difference can be attributed to the search of light by the branches in the shade. Studying plant morphological plasticity to various light regimes in seedlings, Kuo *et al.* (1999) showed that as light intensity decreased, plant height of *Leea guineensis* and *Maba buxifolia* increased significantly. An increase of leaf area in shady conditions has also been reported for *Echinochloa oryzoides* (Gibson & Fischer 2001).

Lower foliage density, lower dry leaf and stem biomass and longer stem elongation in the shade are usual plant responses to low light conditions, particularly when not only the intensity but also the spectrum (red-far red ratio) is modified. In fact, shade tolerant grasses often increase yield under moderate

light levels (Wong *et al.* 1985; Samarakoon *et al.* 1990). Lower evaporative demand and different tissue properties led to higher water content in shade than in sun leaves, a pattern that has been often observed (Niinemets and Valladares, 2004). The good performance of *Carpobrotus* in the shade was due not only to its phenotypic plasticity, expressed in different allocation patterns in sun and shade individuals, and to its clonal growth, which allowed for the continuous search of the best neighbour patches, but also to the relatively moderate shade of the particular understories studied. Shade was thus not very intense, but enough for a remarkable elimination of the high light stress as revealed by the optimal photochemical efficiency (Fv/Fm) values and the reduced UV radiation reaching shade *Carpobrotus* individuals (UV was significantly more reduced in the shade than PAR, Table 1). Such high phenotypic plasticity shown by *Carpobrotus* does allow it a more efficient occupation of space, which is one of the common traits conferring invasiveness (Mooney and Hobbs 2000).

The greatest branch growth of *Carpobrotus* takes place in spring (from March to June), when temperatures are moderate (average from 12.8 to 23°C) and the first rains fall. The lowest growth rate occurs in summer and early autumn (from July to October), during the most extreme drought periods.

Clonal plants can be distinguished in two functional strategies: *phalanx* plants, which produce frequently-branched ramets with short spacers and occupy local resource patches with dense populations, and *guerrilla* plants, which produce fewer branched ramets, with longer spacers growing out of a patch to explore adjacent patches (Lovett Doust 1981). The extensive intergrowth of individual plants (genets) and the larger growth of long vs.

short branches indicate that *Carpobrotus* exhibits a guerrilla-type clonal morphology, such as that reported for an invasive fern (Parks & Werth 1993). However, *Carpobrotus* is capable of switching to a phalanx strategy under optimal environmental conditions (in our case, enough light).

In short, *Carpobrotus* performs similarly in rocky coast environments as well as in dune systems. Its common habitat is open areas near the sea, as it is able to successfully cope with excessive light. However, the moderate shade of Mediterranean forests dominated by Aleppo pine facilitates the spreading of *Carpobrotus* by reducing high light stress without exerting strong limitations for growth. The clonal growth and the plastic morphological response to light of this highly invasive plant are efficient mechanisms for its rapid colonization of space and successful establishment in the vicinities of the coastal zones in Mediterranean environments.

### **Acknowledgements**

This study is part of EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) a research project supported by the European Commission under the V Framework, contributing to the implementation of Key Action 2.2.1 (Ecosystem Vulnerability) within the Energy, Environment and Sustainable Development thematic program (Contract no. EVK2-CT-2000-00074). Further details of the project and the data bank can be found at [www.ceh.ac.uk/epidemie](http://www.ceh.ac.uk/epidemie).

## References

- Alpert P. and Stuefer J.F. 1997. Division of labour in clonal plants. In: de Kroon H. and Groenendaal van J. (eds), *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, The Hague.
- Bartha S. 1992. Preliminary scaling for multi-species coalitions in primary succession. *Abstracta Botanica* 16: 31-41.
- Bell A.D. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Botanical Journal of Linnean Society* 80: 125-160.
- Bourgeois K. 2002. Analyse du rôle des Vertébrés dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen. Diplôme d'Etudes Approfondies «Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé» Option «Milieux Continentaux». Université d'Aix-Marseille III. Faculté des sciences et Techniques de St Jérôme. Marseille.
- Callaghan T.V., Svensson B.M., Jónsdóttir I.S. and Carlsson B.A. 1992. Clonal plants and environmental change. *Oikos* 63: 339-453.
- D'Antonio C.M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74: 83-95.
- D'Antonio C.M., Odion D.C. and Tyler C.M. 1993. Invasion of maritime chaparral by the introduced succulent *Carpobrotus edulis*. *Oecologia* 95: 14-21.
- D'Antonio C.M. and Mahall B.E. 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* 78: 885-894.



- D'Antonio C.M. 1990. Seed production and dispersal in the non native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of central California. *Journal of Applied Ecology* 27: 693-702.
- de Kroon H. and Groenendael van J. 1997. The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, The Hague.
- de Kroon H. and Hutchings M.J. 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 113-122.
- de Kroon H. and Knops J. 1990. Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* 59: 39-49.
- Delanöe O., Montmollin B. de and Olivier L. 1996. Conservation de la Flore des Illes Méditerranéennes. Stratégie d'Action. In: UICN (eds), Gland, pp. 106.
- Gibson K.D. and Fischer A.J. 2001. Relative growth and photosynthetic response of water- seeded rice and *Echinochloa oryzoides* (Ard.) Fritsch to shade. *International Journal of Pest Management* 47: 305-309.
- Hartnett D.C. and Bazzaz F.A. 1983. Physiological integration among intracloonal ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779-788.
- Heger T. and Trepl L. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321.
- Hutchings M.J. and Kroon de H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159-238.
- Kuo Y.L., Yang Y.L. and Wu S.M. 1999. Effects of light on the growth and morphology of four tree seedlings of a monsoon rain forest. *Bulletin of the Taiwan Forestry Research Institute* 14: 255-273.

- Lovett Doust L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- Mack R.N. 2003. Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions. *International Journal of Plant Sciences*. 164: 183-196.
- Marbà N. and Duarte C.M. 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series* 174: 269-280.
- Mayol J. 1997. Iniciativas para la Conservación de las plantas en las islas Baleares. *Conservación Vegetal* 2: 8-9.
- Mooney H.A. and Hobbs R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- Moragues E. and Rita J. 2003. Distribución por hábitats de plantas invasoras en ambientes insulares mediterráneos. Índice de Abundancia y Peligrosidad. Contribuciones al conocimiento de las especies exóticas invasoras en España. I Congreso Nacional sobre especies exóticas invasoras. EEI ed. León.
- Moragues E. and Traveset A. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*. 122: 611-619.
- Myers J.H. and Bazely D.R. 2003. Predicting invasiveness from life history characteristics. In: Usher M., Saunders D., Peet R., Dobson A. (eds), *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge University Press, U.K.
- Niinemets, U. and Valladares, F. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology* 6: 254-268.

- Oborny B. and Bartha S. 1995. Clonality in plant communities – an overview. *Abstracta Botanica* 19: 115-127.
- Parks J.C. and Werth C.R. 1993. A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum*. *American Journal of Botany* 80: 537-544.
- Pearcy R.W. 1989. Radiation and light measurements. In: Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rundel P.W. (eds), *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, NY, pp. 353-359.
- Rich P.M. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews* 5:13-29.
- Salzman A.G. and Parker M.A. 1985. Neighbours ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia* 65: 273-277.
- Samarakoon S.P., Wilson J.R. and Shelton H.M. 1990. Growth, morphology and nutritive value of shaded *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus compressus* and *Pennisetum clandestinum*. *Journal of Agricultural Science* 114: 161-169.
- Sebens K.P. and Thorne B.L. 1985. Coexistence of clones, clonal diversity, and the effects of disturbance. In: Jackson J.B.C., Buss L.W., Cook R.E. (eds), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, USA, pp. 357-396.
- Silander J.A. 1985. Microevolution in clonal plants. In: Jackson J.B.C., Buss L.W., Cook R.E. (eds), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, USA, pp. 105-151.

- Slade A.J. and Hutchings M.J. 1987. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75: 1023-1036.
- Stuefer J.F., Kroon de H. and During H.J. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* 10: 328-334.
- Suehs C.M., Médail F. and Affre L. 2004. Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity* 92: 31-40.
- Vilà M. and Weiner J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105: 229-238.
- Weber E., Vilà M., Albert M. and D'Antonio C.M. 1998. Invasion by hybridization: *Carpobrotus* in coastal California. In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I., Williamson M. (eds), *Ecological Mechanisms and Human responses*. Leiden: Backhuys Publishers Plant Invasions. 275-281.
- Werner C., Correia O. and Beyschlag W. 2002. Characteristic patterns of chronic and dynamic photoinhibition of different functional groups in a Mediterranean ecosystem. *Functional Plant Biology* 29: 999-1011.
- Wisura W. and Glen H.F. 1993. The South African species of *Carpobrotus* (Mesembryanthema - Aizoaceae). *Contributions to the Bolus Herbarium* 15: 76-107.
- Wong C.C., Mohd. Sharudin M.A and Rahim H. 1985. Shade tolerance potential of some tropical forages for integration with plantations. I. Grasses. *MARDI Research Bulletin* 13: 225-247.

### **3.3 Clonal growth dynamics of the invasive *Carpobrotus affine acinaciformis* in Mediterranean coastal systems: a non-linear model**

T Sintes, E Moragues, A Traveset and J Rita



*CARPOBROTUS AFFINE ACINACIFORMIS*

*Submitted to Ecological Modelling*

## **Abstract**

*Carpobrotus affine acinaciformis* is one of the most harmful invasive plants in the Mediterranean basin. It invades coastal communities, both in dunes and rocky environments and even performs rather well in the forest under story, always changing the ecological conditions and promoting severe local extinctions of native plants. In this study, we built a numerical growth model for this stoloniferous species in order to better predict the risk that it represents for coastal environments. The implementation of a numerical model containing simple, and essentially linear, growth rules has provided us a tool capable to analyze the complex non-linear behavior observed in the dynamic growth of *Carpobrotus* spp. This model includes a set of ecologically relevant parameters such as: (1) the stolon elongation rate, setting the upper limit of the horizontal spreading of the clone, (2) the branching rate, closely related to the capacity of the plant to occupy the space forming a dense and complex network, (3) the branching angle, which is determinant in the efficiency of the space occupation during the growth process, the (4) node mortality, and (5) the node branching age. We found that young patches of *Carpobrotus* (< 20 years old) are characterized by a biomass production and quantity and density of nodes that grow exponentially with an exponent that depends on the branching probability and the stolon elongation rate. The expansion in the diameter is initially produced from a very ramified morphology, characterized by a fractal dimension  $D_f=1,2$  (100 nodes; < 5 years old; velocidad  $\approx 0.3$  m/yr) that later turns into a more compact plant with less occupied space in its interior (20 000 nodes; > 50 years old; speed keeps oscillating around 0.27 m/yr further on) with a dimension equal to the euclidean one ( $D_f= d=2$ ). Regarding the implications for the management of *Carpobrotus*, it is remarkable that with

few relevant parameters we have been able to reproduce the patch dynamics of this plant, which may indeed be quite useful to improve the yield prediction of *Carpobrotus* growth in coastal Mediterranean zones.

## **Introduction**

In spite of genetic variability and intrinsic capacities, one of the characteristics which increase the probability of growth successful invasion is the ability of clonal growth (Heger and Ludwig 2003). This type of asexual reproduction predominates in invasive perennial weeds (Boose and Holt 1999 and referents therein) and has been implicated as a greater liability to native flora than seed-producing species (Pyšek et al. 2003). There are several advantages associated with the reliance on clonal growth for population expansion (Lambrecht-McDowell and Radosevich 2005 and references therein): (1) increases the potential to access unevenly distributed resources, such as light and water (Stuefer 1996), (2) increases the capacity to recover from stresses such as defoliation, (3) rapidly captures and dominates an area, competitively excluding others species and (4) changes the spatial and/or temporal distribution of ramets (Elberse et al. 2003).

A single initial clonal exotic plant introduction may act as exclusive founding population (Kowarik 2003), like the highly invasive Japanese knotweed *Fallopia japonica* (Bailey and Conolly 2000) or the green algae *Caulerpa taxifolia* (Meinesz 1999). Within the Mediterranean area, we can find some examples of important invaders with asexual reproduction like *Oxalis pes-caprae* L., *Arundo donax* L., *Lemna minuta* Kunth, *Eichhornia*

*crassipes* (Martius) Solms-Laubach, *Kalanchoe daigremontiana* R Hamet & H Perrier, *Opuntia* Miller spp., or *Agave* L. spp. However, one of the most dangerous invader clonal plant in coastal ecosystems is the South African *Carpobrotus affine acinaciformis*, particularly in the western coastal zones of the Mediterranean Basin. Both its fast clonal growth rate and its adaptability to extreme environmental conditions promote a great potential for spatial occupation, with subsequent negative consequence for the native flora (D'Antonio & Mahall 1991; D'Antonio *et al.* 1993; Weber *et al.* 1998; Vilà *et al.* 2004; Suehs *et al.* 2004; Moragues & Traveset 2005). The goal of the present study is to improve reliable estimates of the highly clonal *Carpobrotus affine acinaciformis* growth and yield.

Numerical growth models are useful management planning tools. Moreover, the long-term impact of different harvesting strategies can be analyzed and assessed for sustainability by simulating a variety of logging scenarios. To this end, we have developed a numerical model to simulate the growth dynamic of *Carpobrotus* spp. exhibit, as other typical stoloniferous plants, a highly organized clonal growth that can be described according to a set of simple rules (Bell 1993). These rules are adequately represented by the stems growing along the substrate surface according to a regular structure of internodes between consecutive nodes, where *internodes* are the distances (or intervals of stem) between two nodes and a *node* is the point on the stem at which one or more leaves are inserted.

The possibility to describe the clonal growth from a few simple growth rules has been used to model space occupation in other species, mainly marine seagrasses (Routledge 1990; Oborny and Cain 1997; Marbà and Duarte



1998; Sintes et al. 2005). These modelling exercises have allowed the description of network development (Bell 1993; Brouns 1987; Callaghan et al. 1990; Molenaar et al. 2000), the forecast of the spatial distribution of the clones in favourable and unfavourable environments in response to their foraging behaviour (e.g. Sutherland and Stillman 1990; Cain 1994; Cain et al. 1996), and the test of the adaptive advantages of rigid or plastic growth in clonal plant populations (Oborny 1994). While many of the works about horizontal growth are related to seagrasses, fewer examples are associated with terrestrial plants (Bell and Tomlinson 1980; Callaghan et al. 1990). There has been also evidenced that clonal growth, either in seagrasses (Marbà and Duarte 1998) or in terrestrial rhizomatous plants (Cain 1990), involves nonlinear processes resulting in faster space occupation rates than those predicted by simple radial growth models.

The formation of patterns reaching a high level of complexity from simple rules is also a subject of intense research in nonlinear physics. Two basic models have become a paradigm of non-equilibrium growth models: the Eden model (Eden 1961) and the Diffusion Limited Aggregation (DLA) model (Witten and Sander 1981). The Eden model was primarily developed to investigate the growth of biological cell colonies, and its main features are the following: initially, one site on a lattice is selected and filled representing a seed particle; the unoccupied nearest neighbour lattice sites to the seed defines its perimeter. In the simplest realization of the Eden model, a perimeter site is selected at random with equal probability and it is filled representing the growth process. This process can be repeated many times until a large circular and compact cluster with a rather rough surface is generated. In the DLA model, once the initial seed is placed, a new particle is released into the

system, far away from the seed, and performs a random walk onto the lattice until eventually reaches a perimeter site. Then, this particle is incorporated to the growing cluster and the lattice site is filled. After repeating this process many times a branched structure is formed. The lack of penetration of the particles to the interior of the cluster is a consequence of the strong screening effect produced by the outer regions of the cluster. The two different cluster morphologies can be characterized by computing their fractal dimension  $D_f$ . A cluster containing  $N$  units is related to its typical linear size  $L$  (e.g. its radius) by  $N \approx L^{D_f}$ . If the cluster is compact,  $D_f = d$ , where  $d$  is the Euclidean space dimension; whereas for a branched or porous object  $D_f < d$ . These models have been done on the basis of a wide range of applications in both physical and biological sciences, from the study of skin cancer (Williams and Bjerkness 1972) to urban development (Batty 1991).

In this paper we have studied the development of single clones of *Carpobrotus affine acinaciformis* for which we have gathered extensive field data on its clonal growth rules. By using a growth model based on the formation of complex structures, we demonstrate the emergence of complex non-linear behaviour arising from simple growth rules. The parameters describing the clonal growth (Table 1) are all ecologically relevant, and the results have been analysed in the context of the two models described above (Eden and DLA models).

Parameter	Unit	Symbol	Value
Internode length (long shoots)	Cm	$\rho$	$4,59 \pm 1,06$
Stolon elongation rate	$\text{cm yr}^{-1} \text{ stolon node}^{-1}$	$u$	$29,37 \pm 9,35$
Branching rate	$\text{branches yr}^{-1} \text{ stolon node}^{-1}$	$v_b$	$1,54 \pm 0,51$
Branching angle	Degrees	$\phi$	$57 \pm 19$
Node mortality rate	$\text{ln units yr}^{-1}$	$\mu_r$	$0,19 \pm 0,03$
Node branching age	Yr	$\tau$	$> 2,08$
Radius of exclusion area*	Cm	$\sigma$	4,5

**Table 1.** *Carpobrotus* growth rules used in the numerical model (Mean  $\pm$  SE). \* Parameter estimated with the model.

## Material and methods

### 1. Study species

Our focal species is *Carpobrotus affine acinaciformis* (L.) L. Bolus (Aizoaceae) (*Carpobrotus*, hereafter) was introduced in Europe since the end of the 17th century (Fournier 1952) and it probably entered the Balearics about 30 years ago. It is quite likely of hybrid origin with *C. edulis* (L.) L. Bolus (Suehs et al. 2004). It is used a very common ornamental plant because of its fast growth rate and its low water request. It is a stoloniferous plant with an extensive plagiotropic monopodial system, with a radial patch growth, and with a basic structure of nodes and internodes (Wisura and Glen 1993). The fruits are succulent and contain over a thousand seeds, which are commonly dispersed by rabbits and rats to short and long distances, which facilitates the expansion and spreading of the plant (D'Antonio 1990; Bourgeois et al. 2005).

## 2. Study site

The study site was carried out in four coastal localities of Mallorca, the largest island of the Balearic Archipelago, located at the Western Mediterranean Basin. Three of the sites are located on rocky coast areas near the sea in the southern part of the island (Cala Figuera, Cap Enderrocat and Ses Salines) while the other is located in a dune ecosystem at the north (Son Serra de Marina). The predominant plant communities at Cala Figuera and Cap Enderrocat consist of the typical coastal xerophytic vegetation, characterised mainly by *Olea europaea* L. subsp. *sylvestris*, *Pistacia lentiscus* L., *Cistus monspeliensis* L. and *Anthyllis cytisoides* L. At Ses Salines, *Carpobrotus* is located within a shrubland sea-level community, where *Pistacia lentiscus* and *Juniperus phoenicea* L. subsp. *turbinata* (Guss.) Nyman are the most abundant species; lastly, Son Serra is characterised by the typical dune flora with predominance of *Ammophila arenaria* (L.) Link and shrubs like *Cistus salviifolius* L. and *Pistacia lentiscus* in the post strip of dunes.

## 3. Measured traits in the *Carpobrotus* clones

At each site, we sampled three clones of *Carpobrotus* of similar size and located under sunny conditions. We measured the number and the distance between nodes in two different kinds of shoots: long shoots and short shoots. Both of them are macroblasts, although they appear to have different functions. Long shoots contribute to ‘explore’ the environment extending the framework of the plant into new territory. In contrast, the short shoots are located along the long shoots and serve to ‘exploite’ the occupied site; they contribute to plant volume increase, without or with little influence on

horizontal plant growth (Moragues et al., submitted). Apical meristem of short shoots eventually ceases vegetative growth or differentiates into a non-meristematic structure unable of continued extension, such as a flower. Also, a predictably short shoot bud may occasionally develop as a long shoot if its bearing axis is damaged. Both types of shoots, but especially short ones, often have a precise and consistent number of foliar components for each increment of growth (Bell 1993). When building the model, we have considered only growth rate of long shoots. We monitored a total of 72 long shoots, three for each clone.

For a period of two years (2002-03), we bimonthly measured growth rates in each type of shoot. Annual growth rate was obtained by averaging the growth during the two year periods (from August 2001 to June 2002 and from August 2002 to June 2003); every annual period is the sum of the node lengths every four months. Previously to pooling data from both years, we tested with a paired samples t-test that the two study years had similar growth rates.

#### *4. Numerical Model*

We developed a numerical model to study the growth dynamics of *Carpobrotus* based in simple growth rules. This model uses a set of parameters (Table 1) to simulate the development of complex networks including: the stolon elongation (internodes length), long shoot branching rate and their branching angle, the node mortality, and the node branching age. We also included an exclusion area required to avoid crowding and the probability to account for the fact that 8.82% of the nodes do not branch. We examined the behaviour of relevant variables such as the dry biomass production, the

internal density of nodes and the radial external apices of long shoots. These parameters are sufficient to develop a reliable growth model because vascular plants do exhibit the phenomenon of reiteration (Bell 1993). The input parameters, given by their averaged and standard error values, are derived from empirical field observations, and were sampled, at each time step in the model, from the corresponding Gaussian distributions, thereby accounting for the variability of these rules.

The simulation starts by placing a new individual from a rooted node at a coordinate  $\mathbf{r}_0$ , and assigning to it a unitary, randomly oriented vector director  $\mathbf{u}$ , setting the direction of the stolon extension. A per capita area of radius  $\rho$  (i.e. distance between consecutive nodes) was assigned to each node, and an exclusion area of radius  $\sigma < \rho$  defined whereby any node can occupy it and will be strongly 'penalised', thereby preserving stand density and avoiding the same position to be simultaneously occupied by more than one node. The exclusion area was estimated by fitting this parameter to achieve the node density reported in natural stands of the species. The model iterates the growing process according to the following steps:

1. A first stolon is proposed to grow from  $\mathbf{r}_0$  to  $\mathbf{r} = \mathbf{r}_0 + \rho\mathbf{u}$ . The proposal will be accepted while the exclusion area principle is preserved. Then, a new potential branching node is added to the position  $\mathbf{r}$  where a new long shoot will develop. A long shoot (monopodial axis) bear its own axillary shoots each with a fixed or flexible potential for development. In this process the direction of growth  $\mathbf{u}$  does not change.

Due to the apical dominance, step 1 is repeated, starting from the position of the last added node, until the branch contains potential branching nodes, older than the node branching age  $\tau$  (Table 1), present in the plant. Extending growth at the distal ends is matched by death and disintegration at the proximal ends resulting in mobile organisms. Then we can proceed to step 2.

2. A potential branching node older than  $\tau$  is selected at random (i.e. located at position  $\mathbf{r}_b$ ) and a new long shoot (with a growing potential branching nodes) may develop at this point with probability  $v_b$  per unit time (Table 1). Thus, the probability that a particular meristem will branch is given by the product  $v_b \times \rho \times u^{-1}$ , where  $u$  is the stolon elongation rate. A new long shoot will extend along a new vector director  $\mathbf{u}'$  forming an angle  $\phi$  with  $\mathbf{u}$ , randomly oriented along the right or left side of  $\mathbf{u}$ . Only one long shoot is possible departing from  $\mathbf{r}_b$ . Additionally, the empirical fact that 8,82% of the long shoots does not branch is also incorporated in the model.

3. During step 1 or step 2, time is increased by an amount  $\Delta t = \rho / (u N_a(t))$ , being  $\rho$  the distance between consecutive nodes (internode length) and  $N_a(t)$  the number of potential branching nodes at time  $t$ .

4. Within this time step  $\Delta t$ ,  $\mu_r \Delta t$  nodes are selected at random, since the node mortality ( $\mu_r$ ) is assumed to be an age-independent, and are removed from the plant.

At regular time intervals (0,5 yr) the total number of internodes, nodes and length of stolon produced are computed from which we can estimate the

dry biomass production. The linear extension of the patch size is measured through the evaluation of the patch radius. The density of the patch is calculated through the measure of the average number of nodes in a square cell of size 20x20 cm<sup>2</sup> and radial external apices of long shoots, comparable to the field estimation of node density.

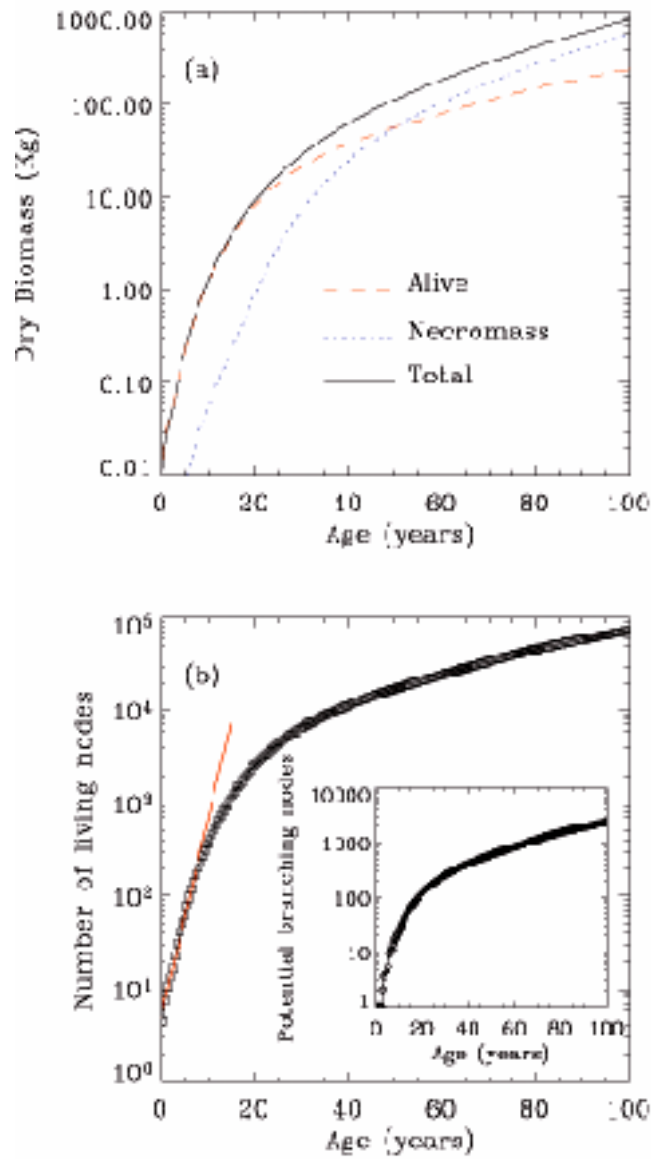
We simulated the model over 100 years of plant growth and the data were averaged over 100 replicated runs to yield estimates of the average patch structure at each time step. In order to efficiently determine the available space for new nodes preserving the criteria of excluded area, we implemented a link cell method (Allen and Tildesley 1987). The model was written in Fortran and was run on a Beowulf.

## **Results and model validation**

We analysed the change in time of the number of living nodes and potential branching nodes of long shoots and the overall stolon length production (Fig. 1). The dry biomass associated to the alive patch, as well as the overall necromass, was estimated from the measurement of the dry weights of the stem ( $0.17 \pm 0.01$  g/cm) and leaves ( $2.51 \pm 0.19$  g/leave) (Fig. 1a). The plot in semilog scale indicated a rapid exponential growth with time, shifting to a slower growth after approximately 20 years. A similar behaviour was observed in the change of the number of living nodes and potential branching nodes  $N(t)$  (Fig. 1b). In both cases, the rapid initial increase was described by an exponential equation of the form:

$$N(t) \propto e^{(0.48 \pm 0.02) \text{ Age (years)}} \quad (1)$$





**Figure 1.** Non-linear time change in the (a) overall stolon length production (dry biomass) of *Carpobrotus affine acinaciformis* and (b) the number of living nodes and potential branching nodes of long shoots.

In order to understand the above results we proposed a simple theoretical model. During the early stages of the plant growth, the outgrowing long shoots basically grow independently of each other, so that the process can be described by a time delay differential equation:

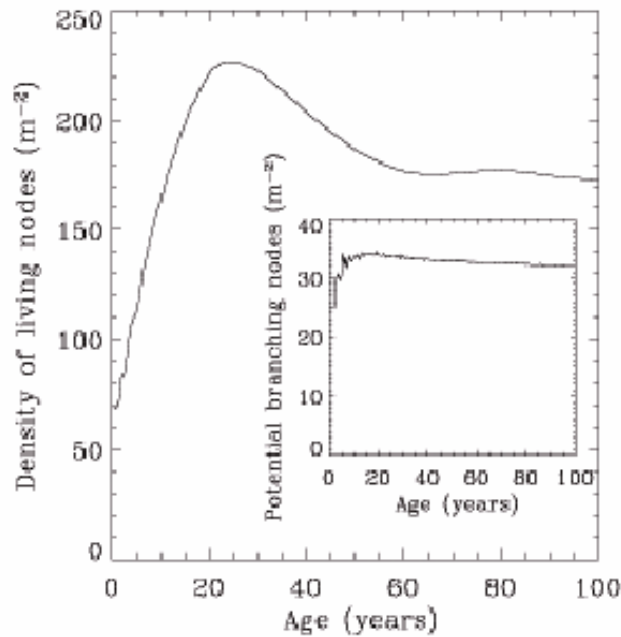
$$\frac{dN(t)}{dt} = \kappa N(t - \tau) \quad (2)$$

where  $\kappa$  is related to the branching and node mortality rates as  $\kappa = (p \nu_b - \mu_r)$ , being  $p$  the probability that a long shoot might produced lateral long shoots. From empirical observations it was found to be  $p = 1 - 0.0882$ .  $\tau$  is the minimum estimated node age that could produce lateral long shoots (node branching age) (Table 1). In order to solve Eq. (2) we assumed  $N(t)$  to grow exponentially with an effective exponent  $\omega$ :  $N(t) \propto e^{\omega t}$ . Replacing this expression in Eq. (2) we obtained a transcendental equation for  $\omega$ :

$$\omega = \kappa \exp(-\omega \tau) \quad (3)$$

The solution of Eq. (3) got  $\omega=0.465$ . This result was in agreement with our numerical findings  $0.48 \pm 0.02$  (Eq. 1).

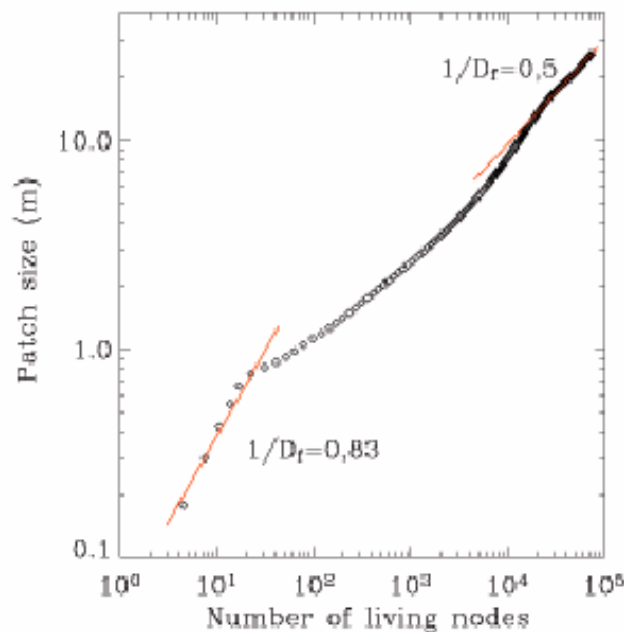
The density of living nodes and of potential branching nodes was found to increase rapidly until an age of 20 years and then evolved towards a *plateau* value of about 170 living nodes /m<sup>2</sup> and 30 potential branching nodes/m<sup>2</sup> (Fig. 2).



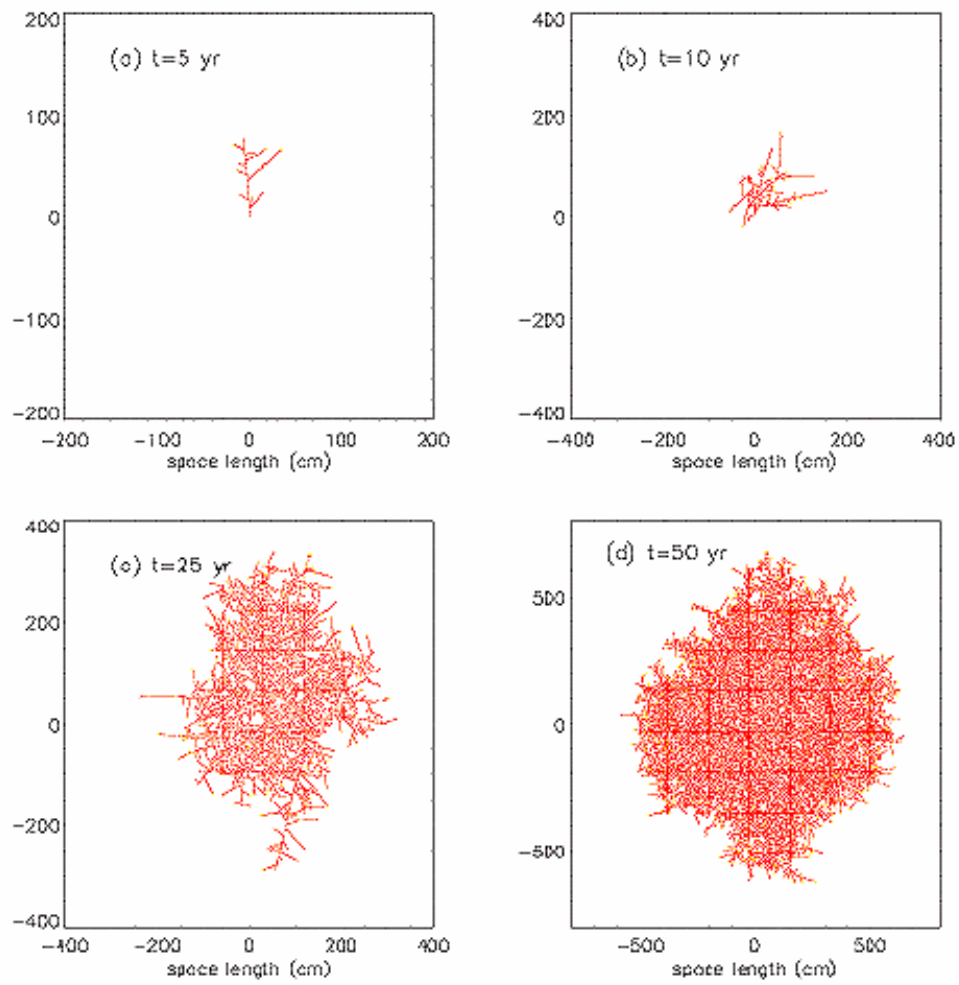
**Figure 2.** Change in density of living nodes (nodes/m<sup>2</sup>) and potential branching nodes/m<sup>2</sup> of *Carpobrotus affine acinaciformis* across time.

In order to characterize the patch morphology we determined the fractal dimension of the growing patch  $D_f$ . As described above, a cluster containing  $N(t)$  potential branching nodes was related to its characteristic linear size  $L(t)$  by  $L(t) \propto N(t)^{1/D_f}$ . In Fig. 3 we represented it in a double log plot,  $L(t)$  vs.  $N(t)$ . We identified two clear regimes. At the early stages of the plant growth, for patches containing less than 100 nodes ( $< 5$  years old), the best fit to the data leads to  $1/D_f = 0.83 \pm 0.08$ . This slope continuously decreases with increasing patch size until a value of  $1/D_f = 0.50 \pm 0.01$  was reached. The latter value describes the pattern of large patches, above 20 000 nodes ( $> 50$  years old). In between, the transition zone was characterized by a low increase in the patch size despite the increasing number of shoots,

indicative of the internal patch compactation. The evolution between both regimes is illustrated in Figure 5 where different snapshots of the plant at different ages are presented. Initially (5 years), the clon was mainly elongated containing few long shoots (Fig 4a). The number of directions of growth rapidly expanded, yielding after about 20 years, a rather circular shape (Fig. 4c). The compactation was progressively more notorious and in the final stage (50 years) the plant growth took place mainly along the perimeter line in a radial direction (Fig. 4d). The clon shape shifted from an almost linear weakly branched structure, with a characteristic fractal dimension  $D_f = 1.2 \pm 0.1$  (Fig. 4a) to a compact one where  $D_f = 2$  equal to the Euclidean space dimensionality (Fig. 4d).



**Figure 3.** *Carpobrotus affine acinaciformis* patch morphology determined by the fractal dimension of the growing patch  $D_f$ .



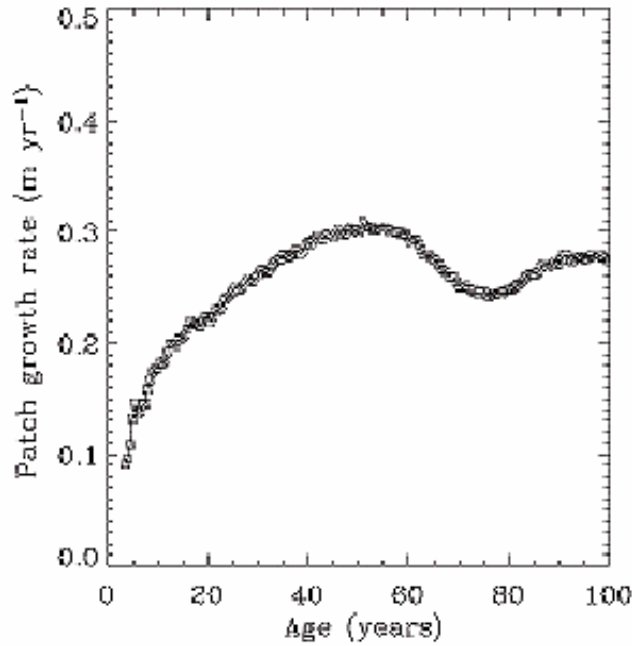
**Figure 4.** Morphology time transition of *Carpobrotus affine acinaciformis*. From an opened clon (a) structure to an internal patch compactation (d).

The change in the characteristic linear patch size  $L(t)$  given by the averaged diameter patch size, was also studied. At the early stages, an exponential growth was found:

$$L(t) \propto e^{(0.42 \pm 0.03) \text{ Age (years)}} \quad (4)$$

which exponent could be directly related to the effective growing exponent  $\omega$  and the fractal dimension of the plant  $D_f$ . Since  $N(t) \propto e^{\omega t}$  and  $L(t) \propto N(t)^{1/D_f}$  we expect  $L(t)$  to grow exponentially with a characteristic exponent  $\omega/D_f = 0.39 \pm 0.04$ . This result is in a reasonable agreement with our best fit to the data  $0.42 \pm 0.03$  (Eq. 4).

The patch growth rate was defined as the time derivative of the linear patch size  $dL/dt$  and provided information on the space colonization rate of the clone (Fig. 5). Young clones spread with growth rates below the stolon elongation rate  $u \approx 0.3$  m/yr (Table 1). This growth rate increased with the plant age until it reached a value close to the stolon elongation rate ( $\approx 50$  years), keeping oscillating around 0.27 m/yr further on. The age at which the plant reached its maximum value was rather circular in shape and compact (Fig. 4d), with a fractal dimension  $D_f = d = 2$  (Fig. 3). The subsequent oscillations could be identified with a radial spread followed by compactation processes. This result evidenced the nonlinearities present in the growth dynamics of such plant.



**Figure 5.** Space colonization rate of *Carpobrotus affine acinaciformis* according to the linear patch size.

Since the branching was controlled by the effective exponent  $\omega$  (Eq. 3) and the branching angle  $\phi$  (Table 1) that could take place clockwise and counter-clockwise with equal probability, the time to the regime shift  $t_R$  could be estimated as  $t_R = 180^\circ / (\phi \omega / 2) \approx 13 \pm 5$  yr, comparable to the observed in our simulations (Fig. 2b). That period was a qualitative estimation, according to empirical data, of the transition area from an exponential to a uniform growth.

## **Discussion**

We found that young patches of *Carpobrotus* (< 20 years old) are characterized by a biomass production that grows exponentially with an exponent that depends on the branching probability and the stolon elongation rate (apical dominance), that prevents a node -below 2 years old on average- to generate primary lateral branches. During this period of maximum growth, the values of alive biomass overcomes the values of necromass until c. 50 years, time at which the volume of necromass is greater than that of alive biomass. This great increase in production values is due to the intrinsic characteristics of the plant as well as to the habitat traits where it lives, because the nitrophylous environments associated to coastal environments promote an increase of biomass and water assimilation (Ungar 1991). In the model, we did not incorporate empirical data on decomposition rates, and thus, the high values of necromass are not completely realistic. This production rates reflect only the great amount of matter that a single *Carpobrotus* individual is able to generate in time and it is an indicator of the great effort handed for the transport and removal of vegetal material in eradication projects. In the island of Menorca (Balearic archipelago. Spain), 24 ha (900 tons) of *Carpobrotus* were eradicated with the collaboration of a LIFE Nature project (Fraga et al. 2005).

A similar non-linear growth behaviour as that found with biomass production has also been observed both with the quantity and density of nodes that a plant develops and that potentially can turn into new shoots of apical growth. This implies that it is during the first years of life when *Carpobrotus* invests much energy in its horizontal expansion and in the colonization of new



areas, increasing its clone diameter. An exponential growth in volume occurs during the first 20 years, followed by a slight decrease that later becomes stabilized. The observed regime change during the growth of the clone around an age of 20 years can be attributed to crowding, where node space competition becomes relevant and, thus, a slow down of the growing rates takes place. This raise in volume is due to the growth of new branches over old ones, forming an inferior layer of necromass, of difficult and slow degradation (Vilà et al. 2006), and a superior layer of alive matter.

The expansion in the diameter of *Carpobrotus* is initially produced from a very ramified morphology, characterized by a fractal dimension  $D_f = 1,2$  (100 nodes; < 5 years old; velocidad  $\approx 0.3$  m/yr) that later turns into a more compact plant with less occupied space in its interior (20 000 nodes; > 50 years old; speed keeps oscillating around 0.27 m/yr further on) with a dimension equal to the euclidean one ( $D_f = d=2$ ). First, the interstices left behind during the early stages of clonal growth have been filled and the growth takes place mainly along the perimeter of the plant where most of the potential branching nodes are located. When the plant morphology looks rather compact, the density of nodes has reached a plateau value and the patch growth rate is close to the stolon elongation rate. We were able to estimate the time to the regime shift that depends on the stolon branching frequency, branching angle and the apical dominance, consistent with the simulation results. Such a compactation of the clone is produced when it is c. 5 years old, and from then on the plant acquires a radial growth that will be maintained and developed through the rest of its life. As suggested in previous studies (Sintes et al. 2005), the critical event that accounts for the shift between the two growth modes requires the plant to progress from an initial random

directional growth to a uniform centrifugal one. The latter can be achieved when enough branching events have taken place in order to allow a growth direction rotated  $180^{\circ}$  respect to the initial one.

Such a non-linear evolution both in biomass production (Eq. 2) and in the formation of alive nodes and potential branching nodes (Eq. 4) converges, in its initial phase, to a theoretical exponential growth, by a time delay differential equation for the biomass growth regime.

The results were analyzed in the context of two paradigmatic, out of equilibrium, growth processes such as the Eden and the diffusion limited aggregation (DLA) models. In particular, the DLA model has been used to study the formation of dendritic patterns and branched structures that are characterized by their fractal dimension. Previous models (Bell 1979, Brouns 1987) simulated the growth clonal plants on the basis of deterministic architectural parameters and, thus, they did not incorporate their variability observed in the field, and often failed to account for the interactions between neighbor nodes. More elaborated stochastic models (Callaghan et al. 1990) contain more than 12 parameters which makes it difficult to extract the key parameters responsible of the clonal growth. More recent lattice models (Oborny 1994) force the plant to grow on the lattice, which constrains the branching angle, a key parameter in determining the time to the regime shift from branched to compact structures. A similar stochastic off-lattice model to the one presented in this paper (Sintes et al. 2005) was developed to study the patch dynamics of seagrasses and succeed in accounting for the nonlinearities observed in the clone spread over time. However, such model did not

incorporate the apical dominance ( $\tau=0$ ) and potential branching nodes were only located at the tips of the main branches.

Regarding the implications for the management of *Carpobrotus*, it is remarkable that with few relevant parameters we have been able to reproduce the patch dynamics of this plant, which may indeed be quite useful to improve the yield prediction of *Carpobrotus* growth in coastal Mediterranean zones. Moreover, the long-term impact of different harvesting strategies will be able to be analysed and assessed for sustainability by simulating a variety of logging scenarios improving our capacity to forecast their expansion rates. Such modelling approach is particularly important since time scales involved in clonal growth can be too long for direct observation.

### **Acknowledgments**

This paper is framed within project EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) a research project supported by the European Commission under the V Framework Program. Further details on the project and the databases can be found at [www.ceh.ac.uk/epidemie](http://www.ceh.ac.uk/epidemie).

Funded by project FIS2004-00953 of the Spanish Ministry of Science and Education.

## References

- Bailey JP and Conolly AP. 2000. Prize-winners to pariahs. A history of Japanese knotweed s.l. (Polygonaceae) in the British Isles. *Watsonia* 23:93-110.
- Batty, M. 1991. Generating urban forms from diffusive growth. – *Environment and planning*, 23: 511-544.
- Bell, A.D. 1993. *Plant Form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford New York Tokyo. Oxford University Press. United States.
- Bell, A.D. 1979. The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Ann. Bot.* 43: 209-223.
- Bell, A.D. and Tomlinson, P.B. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Biol. J. Lin. Soc.* 80: 125-160.
- Boose AB and Holt JS. 1999. Environmental effects on asexual reproduction in *Arundo donax*. *Weed research* 39: 117-127.
- Brouns, J.J.W.M. 1987. Growth patterns in some Indo-West-Pacific seagrasses. *Aquat. Bot.* 28: 39-6.
- Cain, M.L. 1990. Models of clonal growth in *Solidago altissima*. *J. Ecol.* 78: 27-46.
- Cain, M.L. 1994. Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology* 75: 933-944.
- Cain, M.L., Dudle, D.A. and Evans, J.P. 1996. Spatial models of foraging in clonal plant species. *Am. J. Bot.* 83: 76-85.
- Callaghan, T.V., Svensson, B.M., Bowman, H., Lindley, D.K., Carlsson, B.Å. 1990. Models of clonal plant growth based on population dynamics and architecture. *Oikos* 57: 257-269.

- D'Antonio C.M., Odion D.C. and Tyler C.M. 1993. Invasion of maritime chaparral by the introduced succulent *Carpobrotus edulis*. *Oecologia* 95: 14-21.
- D'Antonio C.M. and Mahall B.E. 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* 78: 885-894.
- D'Antonio, C.M. 1990. Seed production and dispersal in the non-native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of central California. *Journal of Applied Ecology* 27: 693-702.
- Eden, M. 1961. A two dimensional growth process. 4<sup>th</sup> Berkeley symposium on mathematics, statistics and probability. Vol IV: Biology and the Problems of Health, pp 223-239.
- Elberse IAM, van Damme JMM, van Tienderen P. 2003. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *Journal of Ecology* 91: 371-382.
- Fournier P. 1952. Flore illustrée des Jardins et des Parcs. Arbres, arbustes et fleurs de pleine terre. Tome II. P. Lechevalier. 549 pp. Paris.
- Fraga P, Estaún I, Olives J, Da Cunha G, Alarcón A, Cots R, Juaneda J and Riudavets X. 2005. Eradication of *Carpobrotus* (L.) N.E.Br. in Minorca. Proceedings of the International Workshop Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World (ed. Brunel S). Mèze. France.
- Heger T and Ludwig T. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321.

- Kowarik I. 2003. Human agency in biological invasions: secondary releases foster naturalisation and population expansion of alien plant species. *Biological Invasions* 5: 293-312.
- Lambrecht-McDowell SC and Radosevich SR. 2005. Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and noninvasive species of *Rubus*. *Biological Invasions* 7: 281-295.
- Marbà, N. and Duarte, C.M. 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 269-280.
- Meinesz A. 1999. *Killer Algae*. Translated by Daniel Simberloff. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 360 pp.
- Molenaar, H., Barthélémy, D., de Reffye, P., Meinesz, A. and Mialet, I. 2000. Modelling architecture and growth patterns of *Posidonia oceanica*. *Aquat. Bot.* 66: 85-99.
- Moragues E. and Traveset A. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*.122: 611-619.
- Oborny, B. 1994. Growth rules in clonal plants and environmental predictability, a simulation study. *J. Ecol.* 82: 341-351.
- Oborny, B. and Cain, M.L. 1997. Models of spatial spread and foraging in clonal plants. In: Kroon, H. and van Groenendael, J. (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 155-183.
- Pyšek P, Brock JH, Bimova K, Mandak B, Jarosik V, Koukolokova I, Pergl J, Stepanek J. 2003. Vegetative regeneration in invasive *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: the determinant of invisibility at the genotype level. *American Journal of Botany* 90: 1487-1495.
- Routledge, R.D. 1990. Spatial patterns arising from plant dispersal as modelled by a correlated random walk. *J. App. Prob.* 27:1-13.

- Sintes, T.; Marbà, N.; Duarte, C. M.; and Kendrick, G. 2005. Nonlinear processes in seagrass colonization explained by simple clonal growth rules. *Oikos* 108: 165-175.
- Stuefer JF. 1996. Potential and limitations of currents concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity. *Vegetatio* 127, 55-70.
- Suehs, C.M.; Farré, L.; and Médail, F. 2004. Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: II. Reproductive strategies. *Heredity* 92, 550-556.
- Sutherland, W.J. and Stillman, R.A. 1990. Clonal growth: insights from models. -In: Groenendael, J. and de Kroon, H. (eds.) *Clonal growth in plants: regulation and function*. - SPB Academic Publishing, The Hague, pp 95-112.
- Ungar I.A. 1991. *Ecophysiology of vascular halophytes*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Vilà M, Tessier M, Gimeno I, Moragues E, Traveset A, de la Bandera MC, Suehs CM, Médail F, Affre L, Galanidis A, Dalias P, Petsikos B, Carta L, Manca M, Brundu G. 2004. Impacts of plant invasions on species diversity in Mediterranean islands. In: Arianoutsou M, Papanastasis VP, eds. *Proceedings of the 10th MEDECOS Conference, Ecology, conservation and management of mediterranean climate ecosystem*. Rotterdam: Millpress Science Publishers, 1-7.
- Vilà M, Tessier M, Suehs CM, Brundu G, Carta L, Galanidis A, Lambdon P, Manca M, Médail F, Moragues E, Traveset A, Troumbis AY and Hulme PE. 2006. Local and regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* (in press).

- Weber E., Vilà M., Albert M. and D'Antonio C.M. 1998. Invasion by hybridization: *Carpobrotus* in coastal California. In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I., Williamson M. (eds), *Ecological Mechanisms and Human responses*. Leiden: Backhuys Publishers Plant Invasions. 275-281.
- Williams, T. and Bjerknes R. 1972. Stochastic model for abnormal clone spread through epithelial basal layer. *Nature*, 236: 19- 21.
- Wisura W and Glen HF. 1993. The South African species of *Carpobrotus* (*Mesembryanthema* – *Aizoaceae*). *Contributions to Bolus Herbarium* 15: 76-107.
- Witten, T.A. and Sander, L.M. 1981. Diffusion limited aggregation, a kinetic critical phenomenon. *Phys. Rev. Lett.* 47: 1400 – 1403.



### **3.4 Regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands**

M Vilà, M Tessier, CM Suehs, G Brundu, L Carta, A Galanidis, P Lambdon, M Manca, F Médail, E Moragues, A Traveset, AY Troumbis and PE Hulme



PORQUEROLES (FRANCIA)

*Journal of Biogeography (2006) in press*

### **Resumen del artículo y de la parte realizada en Mallorca y Menorca para *Carpobrotus* spp.**

En el artículo completo (ver página 305) se trabaja con tres especies exóticas foco (*Ailanthus altissima*, *Oxalis pes-caprae* y *Carpobrotus* spp.) y en ocho islas de Mediterráneo (Bagaud, Porquerolles y Córcega en Francia, Creta y Lesbos en Grecia, Cerdeña en Italia y Mallorca y Menorca en España). A continuación se resume la parte correspondiente a *Carpobrotus* spp. en Mallorca y Menorca en la que hemos trabajado.

La finalidad de este trabajo es contestar a las siguientes preguntas: (1) ¿Están asociadas las especies exóticas con cambios en la diversidad de especies nativas o con la representación de grupos funcionales? (2) ¿Están asociadas las plantas exóticas con cambios en las propiedades del suelo? (3) ¿Son estas asociaciones consistentes entre islas o son unas islas más susceptibles que otras? Y finalmente (4) ¿Son las comunidades ricas en especies más resistentes que las comunidades pobres a la pérdida de especies debido a la presencia de plantas invasoras?

#### ***Material y métodos***

Durante la primavera de 2001-03, se realizaron censos de especies nativas en 30 parejas de parcelas (control e invadida por *Carpobrotus*) de 2 x 2 m y distribuidas en diferentes ambientes (zona litoral de roca y dunas) para cada una de las islas (Foto 1). Cada parcela se dividió en 16 subcuadrículas de 50 x 50 cm sobre las que se hizo el censo de especies nativas anotando su

presencia o ausencia. También se realizó un análisis químico del suelo con el fin de comparar los niveles de pH, nitrógeno, carbono orgánico y la relación C/N entre parejas de parcelas.

a)



b)



**Figura 1.** Dos ejemplos de parejas de parcelas en la isla de Mallorca. Las fotos de la izquierda son parcelas invadidas por *Carpobrotus* spp. y las parcelas de la derecha son sus homólogas control. a) Bahía de Pollença, en la cara norte de la isla y b) playa de Canyamel, en el este.

El impacto de la especie exótica en el medio natural se determinó comparando la riqueza de especies nativas, la diversidad (índice de Shannon's H) y la proporción de formas vitales, el porcentaje de N y C orgánico del suelo y el pH entre las parejas de parcelas adyacentes, una control y otra invadida por *Carpobrotus* spp. Las diferencias entre parejas de parcelas control e invadida en la estructura de la comunidad y en las propiedades del suelo

fueron analizadas con un paired t-test o Wilcoxon- signed rank-tests cuando los datos no eran paramétricos. Entre islas, la estructura de la comunidad y las propiedades del suelo fueron analizadas mediante un Generalized Linear Mixed Models (SAS 2001). Cuando las diferencias entre las parcelas invadidas y las control fueron significativas, las diferencias en IR (Impacto relativo, según Armas et al. 2004) entre islas fueron analizadas mediante una ANOVA, con el test a posteriori de Tukey.

### ***Resultados***

La diversidad y la riqueza de especies en la isla de Mallorca y Menorca, al igual que ocurre en todas las islas del Mediterráneo estudiadas, es significativamente mayor en las parcelas control (Figura 2 del artículo general).

Existe una gran heterogeneidad entre islas en la estructura de las comunidades en función de las formas vitales. No todas las formas vitales son igualmente susceptibles a la invasión por *Carpobrotus*. En el caso de la isla de Mallorca, los porcentajes de terófitos y hemicriptófitos entre parcelas control vs. invadida no se ven afectados, mientras que el porcentaje de caméfitos sufre una importante depauperación en las parcelas invadidas. En Menorca, la tendencia es diferente: el porcentaje de hemicriptófitos sufren un ascenso significativo en las parcelas invadidas por *Carpobrotus* en detrimento de los caméfitos y principalmente los terófitos (Figura 2 del artículo general).

En ambas islas, los porcentajes de nitrógeno y carbono orgánico son superiores en las parcelas invadidas que en las controles, aunque solo con valores significativos en Mallorca. Para la mayoría de islas, incluidas Mallorca y Menorca, la relación C/N no parece ser un aspecto significativamente diferenciador entre parejas de parcelas control e invadidas, aunque la tendencia siempre es ascendente en las parcelas invadidas, a excepción de Mallorca. Por último, los valores de pH son ligeramente inferiores, aunque significativos, en las parcelas invadidas frente a las controles.

Entre todas las islas del Mediterráneo, *Carpobrotus* es la exótica que tiene una mayor influencia negativa en la pérdida de biodiversidad (Figura 4 del artículo general). Y tanto Mallorca como Menorca tienen, para el conjunto de las tres especies foco, un impacto relativo en la pérdida de biodiversidad significativamente similar, con valores iguales o inferiores al resto de las islas del Mediterráneo (Figura 4 del artículo general).

## **Conclusión**

*Objetivo 1. ¿Están asociadas las especies exóticas con cambios en la diversidad de especies nativas o con la representación de grupos funcionales?*

La reducción en la riqueza de plantas nativas y en la diversidad, debido a la invasión por *Carpobrotus*, muestra la vulnerabilidad de nuestros ecosistemas frente a la invasión de esta planta; al igual que ocurre para un amplio rango de especies exóticas (Levine et al. 2003).

La invasión por *Carpobrotus*, en comparación a *Ailanthus altissima* y *Oxalis pes-caprae*, es la más perjudicial en la estabilidad de las comunidades naturales. *Ailanthus altissima*, al ser una especie arbórea, deja más espacios “vacíos” para el establecimiento de especies nativas; *Oxalis pes-caprae* es una especie de floración invernal, mientras que los inventarios se hicieron en primavera, momento de mayor floración y *Carpobrotus* spp., al tratarse de una especie rastrera de crecimiento rápido y denso, deja pocos espacios “vacíos” para el establecimiento de la flora nativa. Por tanto, las diferencias de infestación en función de la especie invasora, condiciona el impacto de las mismas en la pérdida de biodiversidad.

No hay una pauta general en los cambios de la estructura en formas vitales en las parcelas invadidas por *Carpobrotus* spp. Creemos que esto se debe a la gran heterogeneidad de ecosistemas estudiados entre pare de parcelas intra e inter islas.

*Objetivo 2: ¿Están asociadas las plantas exóticas con cambios en las propiedades del suelo?*

La presencia de *Carpobrotus* spp. provoca cambios en la composición química del suelo. El aumento de carbono orgánico y nitrógeno, así como una ligera acidificación del suelo podría estar relacionado con la elevada producción de necromasa en las parcelas estudiadas de Mallorca y Menorca. Además, las hojas de *Carpobrotus* tienen un elevado contenido en taninos y compuestos antibacterianos que reducen la tasa de descomposición de la materia orgánica muerta.

*Objetivo 3: Son estas asociaciones consistentes entre islas o son unas islas más susceptibles que otras? y ¿Son las comunidades ricas en especies más resistentes que las comunidades pobres a la pérdida de especies debido a la presencia de plantas invasoras?*

La magnitud del impacto en la pérdida de biodiversidad ha resultado diferente en función del tipo de exótica invasora y de la isla en la que se encuentre, pero no es dependiente del tamaño de la isla ni de la distancia al continente. Pensamos que las zonas que llevan más tiempo invadidas por alguna especie exótica pueden tener cambios más fuertes en la diversidad de especies que en las zonas con una invasión reciente. Desafortunadamente, no tenemos información sobre la historia de la invasión ni en las localidades ni en las islas estudiadas.

Las diferencias en el impacto de las invasoras entre islas también puede estar relacionado con las diferencias en la estructura de la vegetación de las

comunidades receptoras. La pérdida de especies no fue menor cuando la comunidad era más pobre en especies autóctonas. Esto nos sugiere que los puntos calientes en diversidad de especies nativas no son inmunes a la pérdida de especies.



**Regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands**

M Vilà<sup>1</sup>, M Tessier<sup>1</sup>, CM Suehs<sup>2</sup>, G Brundu<sup>3</sup>, L Carta<sup>3</sup>, A Galanidis<sup>4</sup>, P Lambdon<sup>5</sup>, M Manca<sup>3</sup>, F Médail<sup>2</sup>, E Moragues<sup>6</sup>, A Traveset<sup>6</sup>, AY Troumbis<sup>4</sup> and PE Hulme<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Center for Ecological Research & Forestry Applications, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, Spain. <sup>2</sup>Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP, UMR CNRS 6116), Université Paul Cézanne / Aix-Marseille III, Europôle méditerranéen de l'Arbois, BP 80. F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, France. <sup>3</sup>Dipartimento di Botanica ed Ecologia Vegetale, Università degli Studi di Sassari, Sardinia, Italy. <sup>4</sup>BCL University of the Aegean, Lesbos, Greece. <sup>5</sup>NERC Centre for Ecology & Hydrology, Banchory, Kincardineshire, AB31 4BW Scotland. <sup>6</sup>Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), University of the Balearic Islands, Miquel Marquès, 21, 07190 Esporles (Mallorca), Spain.

**Abstract**

Despite that biological invasions are global phenomena and some invaders are widespread in many habitats, most studies on the ecological impact of invaders have seldom been examined in multiple sites. We tested how the impact of three widespread plant invaders changed depending upon the identity of the species and the invaded island. We also tested whether relative species loss was lower in species rich communities than in species poor ones. We conducted floristic surveys and soil analysis in eight Mediterranean Basin islands: Crete and Lesbos (Greece), Sardinia (Italy), Corsica, Bagaud and Porquerolles (France), and Mallorca and Menorca (Spain).

We compared native species richness, diversity and proportion of life-forms, soil % N, % organic C, C/N and soil pH in close paired plots, one control and one invaded with either the deciduous tree *Ailanthus altissima*, the succulent subshrubs *Carpobrotus* spp. or the annual geophyte *Oxalis pes-caprae* across eight Mediterranean Basin islands.

On average, invader presence reduced species diversity with *Carpobrotus* spp. exhibiting the largest impact and with *Oxalis* the least. However, the relative impact was island dependent and was positively but weakly associated to species richness of the recipient community. Therophytes were the life-form which experienced the largest decrease across islands. The effects of invasion on soil properties were very variable. Total N only changed (increased) in *Ailanthus* invaded plots, decreasing significantly the C/N ratio. The presence of this tree increased soil pH, whereas the opposite was found in plots invaded by the other two species. Organic C increased in *Ailanthus* and *Carpobrotus* spp. invaded plots.

By conducting an analysis at multiple sites we found that the three plant invaders had an impact on plant community structure not entirely concordant with changes in soil properties. The impacts were dependent on the identity of the species and of the invaded island suggesting that the invader impact is context-specific. The impact in species loss was not lower in species-rich communities than in species poor communities.

**Key-words:** alien plants, *Ailanthus altissima*, *Carpobrotus* spp., ecosystem functioning, invasibility, invasion impact, *Oxalis pes-caprae*, Mediterranean ecosystems, species diversity.

## **Introduction**

Biological invasions by non-native plant species are regarded as one of the most important drivers of environmental change in Mediterranean ecosystems (Sala et al. 2000). Although the potential consequences of non-native plant invasion include changes in native species composition, community structure, nutrient and water fluxes as well as disturbance regimes, only limited information exists as to the nature of impacts on Mediterranean ecosystems (Levine et al. 2003). There therefore exists an urgent need for comparative studies that assess the impacts of different invasive species in Mediterranean ecosystems.

Mediterranean Basin islands are most at risk from invasive species threatening endemic species especially in coastal areas (Hulme 2004 and references therein). The alien flora of Mediterranean islands comprises a small number of species present in many islands while most are found on only one or a few islands (Lloret et al. 2004). Therefore, Mediterranean islands represent an outstanding opportunity to assess the relative magnitude of invasive species impacts within a single biome and to scale-up from local impacts up to regional implications (Pauchard et al. 2004). For this purpose, large-scale surveys can provide insights and generalizations not obtained from more localised studies. For example, observational studies across many sites and vegetation types have found that the relationship between native and alien species richness is generally positive (Stohlgren et al. 1999; Stohlgren & Chong 2002; Gilbert & Lechowicz 2005) contradicting early theories that communities with high species diversity were less vulnerable to invasions (Elton 1958).

We conducted a large-scale survey adopting similar protocols to assess the regional consistency in the magnitude and direction of the impacts of three widely distributed plant invaders on changes in plant community structure such as species diversity and soil properties across eight Mediterranean Basin islands. We focused on soil properties because changes in soil properties are symptomatic of changes on ecosystem processes. Clearly, assessments of invasive plant impacts on ecosystem processes have tended to be biased towards species possessing specific traits e.g. nitrogen fixation (Ehrenfeld 2003; Levine et al. 2003). To avoid such biases, our case study invasive species selection was based on prevalence and contrasting life-form rather any *a priori* expectation of impacts. The alien species chosen were the clonal deciduous tree *Ailanthus altissima* (P. Mill) Swingle (*Simaroubaceae*), the succulent clonal subshrubs *Carpobrotus* spp. L. (*Aizoaceae*) and the clonal geophyte *Oxalis pes-caprae* L. (*Oxalidaceae*). Specifically, we addressed the following questions: (1) Are alien plants associated with a change in native species diversity or functional group representation? (2) Are alien plants associated with changes in soil properties (i.e. percent organic C, percent total N, C/N ratio) or soil pH? (3) Are associations consistent across islands or are there islands more susceptible than others? And finally (4) are species rich communities more resistant to species loss due to the presence of the invader than species poor communities? Our hypothesis is that the presence of aliens is associated to a reduction in species diversity, changes in the proportion of life-forms and changes in soil properties. We expect species rich communities to be more resistant to the impact of the invader. To our knowledge, this is the most extensive comparative analysis examining the effect of the same invader plant species on vegetation structure and ecosystem functioning across a single region.

## **Methods**

### *1. Study area and invasive taxa*

Of the nearly 5000 islands in the Mediterranean Basin (Hulme 2004 and references therein) eight were chosen as representative in terms of range of island size, isolation and geographic distribution from a West-East gradient: Crete and Lesbos in Greece, Sardinia in Italy, Corsica and the Hyères Archipelago (i.e. Bagaud and Porquerolles) in France, as well as Mallorca and Menorca in Spain (Table 1). Selection of these islands was also based on researcher affiliation and expertise.

According to their occurrence in the focal islands (Table 1), three invasive plant taxa listed as common, widespread, naturalized plants in Mediterranean ecosystems (Quézel et al. 1990; Hulme 2004) were chosen to represent different life-forms (a tree, a perennial succulent and an annual, respectively), different types of communities invaded and therefore a range of possible impacts on native systems: *Ailanthus altissima* (P. Mill) Swingle (*Simaroubaceae*), *Carpobrotus* spp. (*Aizoaceae*) and *Oxalis pes-caprae* L. (*Oxalidaceae*). These three taxa are hereafter collectively referred to as the invader, or individually referred to by genus.

Island (country)	Area (km <sup>2</sup> )	Distance from mainland (km)	Number of plots per invader		
			<i>Carpobrotus</i>	<i>Ailanthus</i>	<i>Oxalis</i>
Bagaud (France)	6	8	13	0	0
Porquerolles (France)	12	2	21	0	24
Corsica (France)	8682	82	0	27	0
Crete (Greece)	8700	100	14	12	10
Lesbos (Greece)	1632	18	0	0	30
Mallorca (Spain)	3656	170	25	23	22
Menorca (Spain)	702	200	24	19	12
Sardinia (Italy)	24090	230	30	25	30

**Table 1.** The Mediterranean Basin study islands accompanied by their area, distance to the nearest mainland and the number of experimental replicates for each invader per island.

*Ailanthus* is a deciduous tree native to China, mainly used as ornamental and landscaping. It is able to resprout and develop root networks that form dense clonal stands (Hu 1979; Kowarik 1995). It is common in disturbed urban areas, oldfields, along roadsides, woodland edges and forest openings all around Europe. *Carpobrotus acinaciformis* (L.) Bolus and *C. edulis* (L.) N.E. Br. are chamaephyte, mat-forming succulents, native to South Africa (Wisura & Glen 1993), that were introduced as ornamentals and for erosion prevention. These two species and their hybrids (Vilà & D'Antonio 1998; Suehs et al. 2004 a, b) are now widely naturalized on coastal rocks, cliffs and sand dunes, and are considered as a serious threat to several plant species and coastal habitats (D'Antonio & Mahall 1991; Draper et al. 2003).

Finally, *Oxalis* is an annual geophyte accidentally introduced from South Africa that has invaded many Mediterranean regions of the world since the beginning of the nineteenth century (Peirce 1997; Rottenberg & Parker 2004). In the Mediterranean Basin, it is mostly present in disturbed areas such as olive groves, orchards, pastures and ruderal areas. *Oxalis* spreads vegetatively by means of underground bulbs. No sexual reproduction has been observed in the introduced range (Galil 1968). *Oxalis* aboveground biomass contains oxalic acid, which is toxic to large herbivores (livestock) when consumed in large quantities (Libert & Franceschi 1987).

## *2. Vegetation surveys*

Vegetation surveys were carried out between 2001 and 2003 in spring at the peak of vegetative cover and species richness. For each of the three invaders, a 2 x 2 m. paired-plot design was repeated between 10 and 30 times per island across the different habitats where each taxon occurred resulting in a total of 361 paired-plots (Table 1). Based on the fact that individual plants interfere with their closest neighbors (Harper 1977), plot size was chosen as a compromise between the minimum area of interference while avoiding spatial scale sampling differences between species. One plot of each pair was centred on spontaneously established clones of the invader taxon (invaded plot). The other plot of each pair was subsequently placed at approximately 2 m. distance from the edge of the invaded plots for *Carpobrotus* and *Oxalis*, and at > 5 m. of the edge for *Ailanthus*, both in a randomly chosen cardinal direction (control plot). Paired-plots were selected based on researcher decision after dedicated land surveys to make sure that the two paired-plots shared similar

substrate and habitat characteristics and the minimum distance between sites within an island was 1 km.

Each plot was divided into 16 subplots, 50 x 50 cm each, within which the presence/absence of all plant species was recorded. Abundance was scored as the number of subplots in which a species occurred and used to derive plot estimates of species richness (i.e. number of species per plot), diversity (Shannon's  $H'$  index), and the percentages of therophytes, hemicryptophytes, geophytes, chamaephytes and phanerophytes based on number of counts (sensu Raunkiaer 1934). The invasive taxon was excluded from these estimates in order to have parameter values independent of invader abundance (Wearne & Morgan 2004). To reduce within and between island variability, the invaded plots were selected on the basis of having a high cover of the invader (present in  $\geq 14$  subplots).

### *3. Soil sampling and analysis*

Soil was collected at random from three different subplots and subsequently pooled for each plot. For each sample surface litter, if present, was removed, and the top 12 cm of soil was sampled to a total plot volume ranging from 0.0005-0.001 m<sup>3</sup> of bulk soil. Samples were air-dried to constant mass and sieved with a 2-mm-pore-size sieve and ground in a standard ball mill grinder. Samples were analyzed for pH, carbonate (CaCO<sub>3</sub> %) using the Bernard calcimeter method, and for total C and N using a CHN analyzer (EA1108 Carlo Erba Instruments). The percentage of organic carbon was calculated as the difference between total C and CaCO<sub>3</sub> % (Klute 1986). The



ratio of total % C to total % N was also calculated (C/N) as an estimation of soil quality.

#### *4. Statistical analysis*

Because our study was performed at multiple sites we could test for the consistency of the impacts within islands and among islands (Meiners et al. 2001). Within-island differences between paired invaded and control plots in plant community structure and soil properties were analyzed with paired t-tests or Wilcoxon-signed rank-tests if data did not meet the assumptions of parametric analysis (Zar 1984; Daniel 1990). Certain Raunkiaer life-forms occurred too infrequently to be included in the analysis.

Among-island patterns in plant community structure and soil properties were analysed using Generalized Linear Mixed Models (GLMM). Percentage N, C/N and pH were initially included in the model as covariates to explain species richness and species diversity. However, they accounted for no variation ( $P > 0.10$ ) and were subsequently excluded from the analysis. The final model was: response variable = presence of the invader (yes or not) + island + site nested within island + error. Sites and islands were considered random factors. Moreover, sites were nested within island to account for non-independence in standard error estimates (SAS 2001). The presence/absence of the invader was a fixed factor. Separate analyses were performed for each invader.

When the GLMM found significant differences between invaded and control plots for a dependent variable, we tested for differences between

islands on the relative impact of the presence of the invader. Such relative impact was estimated with an index adapted from the Relative Interaction Index (RII) (Armas et al. 2004). RII is an index that measures the relative intensity of an interaction between plant species (competition or facilitation). RII has better mathematical and statistical properties compared to classical indices such as the Relative Neighbour Effect or the log Response Ratio (Goldberg et al. 1999). For example, RII distribution is approximately normal, it is linear and does not have discontinuities, it is symmetrical around zero and it has defined limits [-1; +1]. In our case, we calculated the relative impact (RI) of the presence of the invader on a dependent variable (V) as follows:

$$RI = (V_{Control} - V_{Invaded}) / (V_{Control} + V_{Invaded})$$

A negative RI value means an increase of the parameter, associated with the presence of the invader, in contrast a positive value means that the presence of the invader decrease the parameter. A zero value means that the presence of the invader has a non-significant effect on the parameter in question.

In the case where differences between invaded and control plots were significant, differences in RI between islands were tested using one-way analysis of variance (ANOVA). All data met the assumptions of ANOVA and therefore were not transformed. When a significant island effect was detected, pair-wise comparisons were performed using a Tukey test (Zar 1984).

To test if the RI on species richness differed among the three invaders and the eight islands we performed two one-way ANOVA with invader and

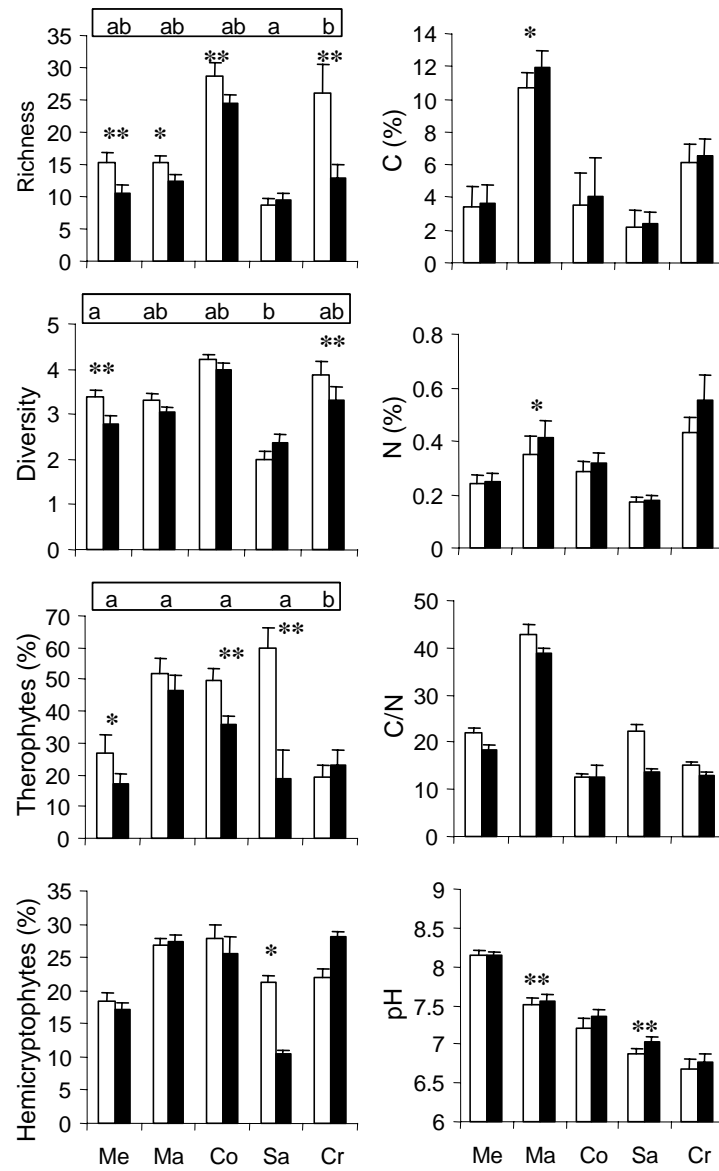
island as main effects, respectively. The potential for more species-rich communities to be more resistant to the impacts of the invader on species loss was explored using simple linear regression between species richness in control plots and the RI on species richness.

## **Results**

A consistent and significant trend of lower diversity was found in plots invaded by each of the three non-native species (Figs. 1, 2 and 3). Invasion by *Carpobrotus* had the largest impact (mean  $\pm$  SE)  $36.4 \pm 4.4$  % decline in species richness in the invaded plots, *Ailanthus* was intermediate at  $23.8 \pm 3.1$  %, while *Oxalis* the least leading only to  $10.2 \pm 4.4$  % fewer species. While for *Carpobrotus* this impact (RI) was consistent in both magnitude and direction among islands (Table 3), this was not the case for the other invaders (Table 2 and 4). For *Ailanthus* and *Oxalis*, the reduction in species richness was not significant in all islands (Figs. 1, 2 and 3). Patterns in both species diversity and RI among islands were broadly comparable to those found for species richness (Figs. 2, 3 and 4).

As regards life-forms, therophytes appeared to be the most negatively influenced by the presence of an invader, but the effect among islands was only significant for *Ailanthus* and *Carpobrotus* (Tables 2 and 3). Reductions in the percentage of therophytes varied among islands (Figs. 2 and 3). Hemicryptophytes presented non-consistent increases and decreases in some islands (Tables 2, 3 and 4). On average, chamaephytes increased in the plots invaded by *Carpobrotus* but again the magnitude and direction were not

consistent among islands (Fig. 2). The same non-consistent trend was found for geophytes in plots invaded by *Oxalis* (Fig. 3).

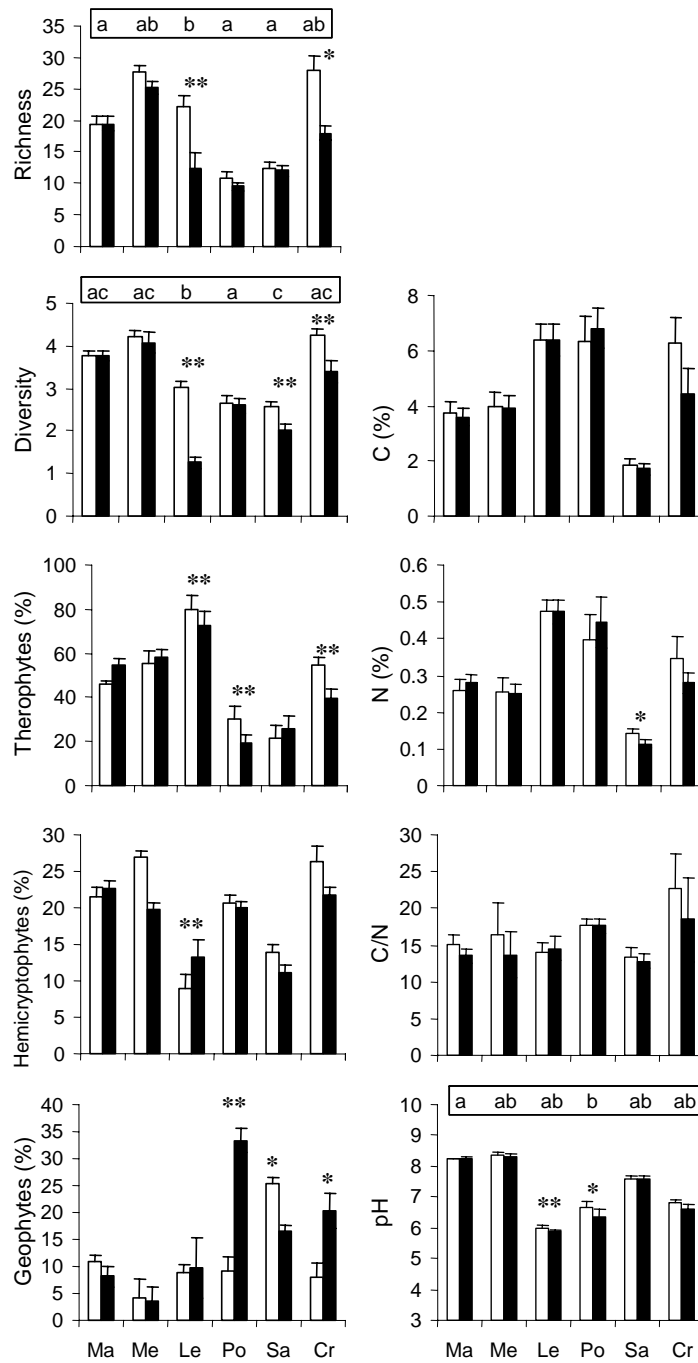


**Figure 1.** Means (+ standard error) for species richness, diversity, % therophytes, % hemicryptophytes, % soil organic carbon, % total soil nitrogen, carbon/nitrogen (C/N), and soil pH in *Ailanthus*-invaded (black) and control (white) plots on the islands of Menorca

(Me), Mallorca (Ma), Corsica (Co), Sardinia (Sa) and Crete (Cr). Asterisks indicate significant differences between pair-wise invaded and control plots within an island (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ ). Significant differences between islands for the relative impact (RI) are indicated by lower-case letters (Tukey test,  $p < 0.05$ ). The RI was only statistically compared if there were overall differences between invaded and control plots across islands.

*Ailanthus*-invaded plots were also associated with significant increases for % C and especially % N such that there was an overall significantly decreasing C/N. *Carpobrotus* was also associated with an accumulation of soil organic matter, but only the response in % C and not % N or the C/N ratio was significant. *Oxalis* did not influence these soil parameters. All three species altered soil pH: whereas soils beneath *Ailanthus* were more basic, those under *Carpobrotus* and *Oxalis* were significantly more acid. These patterns were consistently found across islands for *Carpobrotus* and *Ailanthus*, but not for *Oxalis*.

*Carpobrotus* had a greater relative impact (RI) on species loss than the other two studied invaders ( $F_{2, 353} = 18.97$ ,  $p < 0.0001$ ; Fig. 4). The average relative impact of the three species also differed between islands ( $F_{7, 348} = 4.84$ ,  $p < 0.0001$ ) being larger in Bagaud (the smallest island), Crete and Lesbos and lowest in Corsica (Fig. 4). However, there is no relationship between RI and either island area (Spearman-rank correlation,  $Rho = -0.43$ ,  $p = 0.26$ ) or distance to the mainland (Spearman-rank correlation,  $Rho = -0.26$ ,  $p = 0.49$ ). Finally, a positive but weak relationship was detected between RI and species richness in control plots (Fig. 5).



**Figure 2.** Means (+ standard error) for species richness, diversity, % therophytes, % hemicryptophytes, % geophytes, % soil organic carbon, % total soil nitrogen, carbon/nitrogen

(C/N), and soil pH in *Oxalis*-invaded (black) and control (white) plots on the islands of Mallorca (Ma); Menorca (Me), Lesbos (Le), Porquerolles (Po), Sardenia (Sa), and Crete (Cr). Asterisks indicate significant differences between pair-wise invaded and control plots within an island (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ ). Significant differences between islands for the relative impact (RI) are indicated by lower-case letters (Tukey test,  $p < 0.05$ ). The RI was only statistically compared if there were overall differences between invaded and control plots across islands.

Dependent variable	GLMM			ANOVA		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Species richness	1, 10	21.8	0.01	4, 98	6.4	0.02
Species diversity	1,10	5.1	0.01	4, 98	4.4	0.04
Therophytes (%)	1, 98	15.9	0.01	4, 10	7.6	0.01
Hemicryptophytes (%)	1, 98	0.2	0.67			
Organic C (%)	1, 99	5.1	0.03	4, 95	0.8	0.99
Total N (%)	1, 99	4.1	0.04	4, 95	1.1	0.80
C/N ratio	1, 99	4.37	0.04	4, 95	0.8	0.94
pH	1, 10	6.12	0.01	4, 96	0.6	0.65

**Table 2.** Generalized linear mixed model results (GLMM) for parameter differences between *Ailanthus*-invaded and control plots across Mediterranean Basin islands, and ANOVA results for insular differences on the relative impact (RI) for parameters with significant differences across islands.

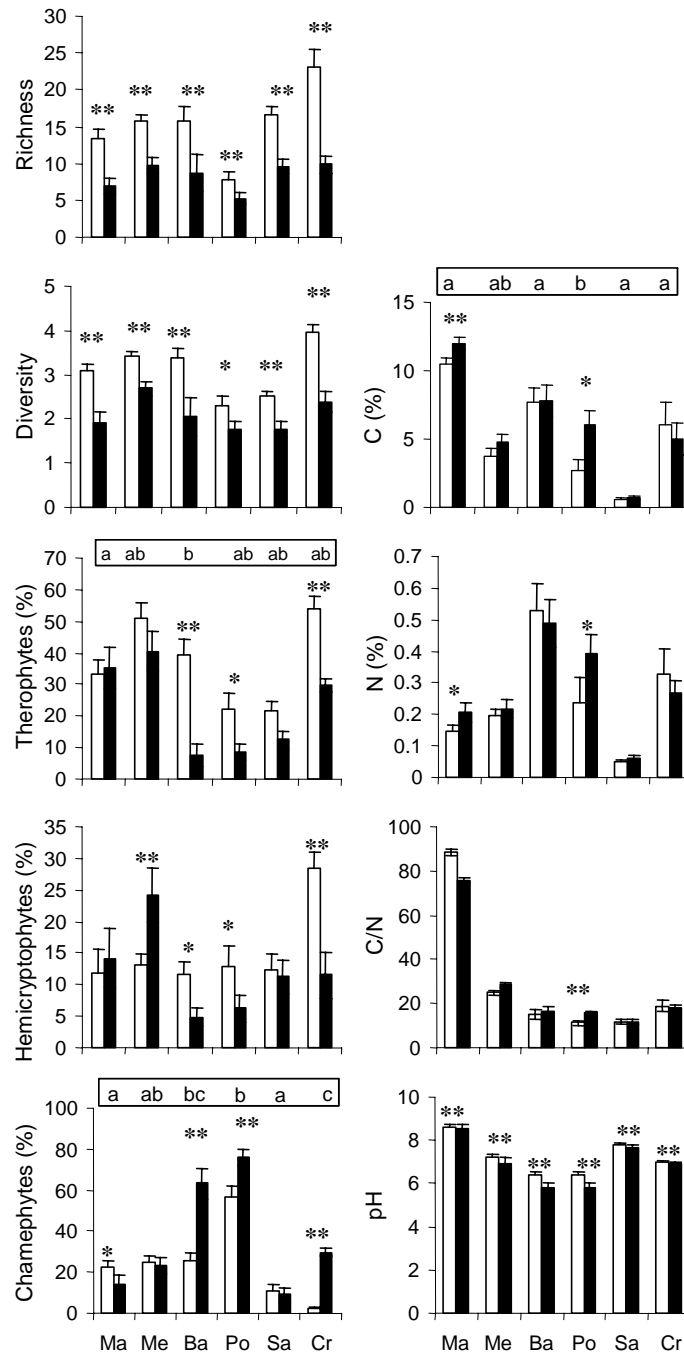
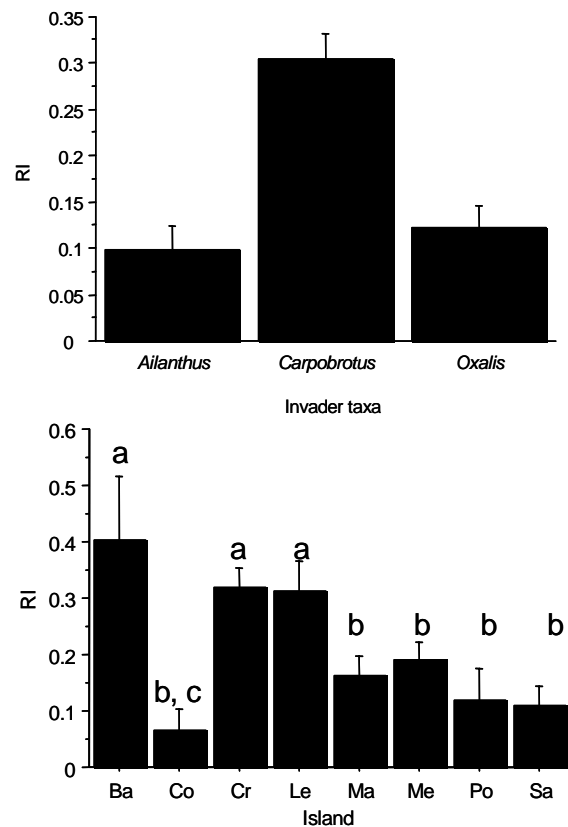


Figure 3. Means (+ standard error) for species richness, diversity, % therophytes, % chamaephytes, % hemicryptophytes, % soil organic carbon, % total soil nitrogen,



carbon/nitrogen (C/N), and soil pH in *Carpobrotus*-invaded (black) and control (white) plots on the islands of Mallorca (Ma); Menorca (Me), Bagaud (Ba), Porquerolles (Po), Sardenia (Sa), and Crete (Cr). Asterisks indicate significant differences between pair-wise invaded and control plots within an island (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ ). Significant differences between islands for the relative impact (RI) are indicated by lower-case letters (Tukey test,  $p < 0.05$ ). The RI was only statistically compared if there were overall differences between invaded and control plots across islands.



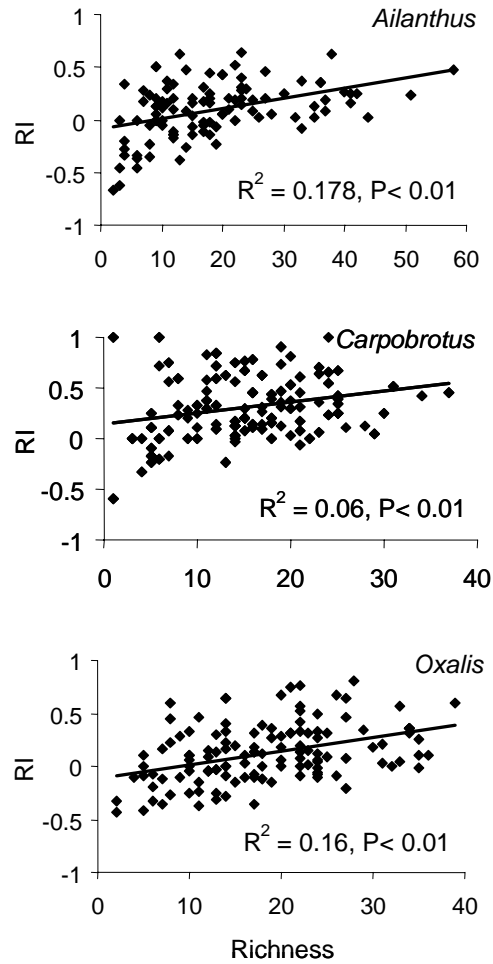
**Figure 4.** Average relative impact (RI) in species loss according to the identity of the invader and the island. Bagaud (Ba), Corsica (Co), Crete (Cr), Mallorca (Ma), Menorca (Me), Porquerolles (Po) and Sardenia (Sa). RI has defined limits [-1; +1]. As larger the value, more species are lost in invaded plots.

Dependent variable	GLMM			ANOVA		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Species richness	1, 12	134.07	0.01	5, 12	5.5	0.30
Species diversity	1, 12	87.53	0.01	5, 12	2.3	0.21
Therophyte (%)	1, 12	27.24	0.01	5, 12	3.1	0.04
Hemicryptophyte (%)	1, 12	0.68	0.41			
Chamaephyte (%)	1, 12	12.46	0.01	5, 12	16.0	0.01
Organic C (%)	1, 11	7.11	0.01	5, 10	3.4	0.01
Total N (%)	1, 11	2.27	0.13			
C/N ratio	1, 11	0.60	0.44			
pH	1, 12	9.32	0.01	5, 11	1.2	0.38

**Table 3.** Generalized linear mixed model results (GLMM) for parameter differences between *Carpobrotus*-invaded and control plots across Mediterranean Basin islands, and ANOVA results for insular differences on the relative impact (RI) for parameters with significant differences across islands.

Dependent variable	GLMM			ANOVA		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Species richness	1, 13	23.54	< 0.01	5, 12	7.82	0.01
Species diversity	1, 13	41.23	< 0.01	5, 12	15.39	0.01
Therophyte (%)	1, 13	1.15	0.28			
Hemicryptophyte (%)	1, 13	0.11	0.74			
Geophyte (%)	1, 13	3.44	0.07			
Organic C (%)	1, 13	0.44	0.51			
Total N (%)	1, 13	0.00	0.97			
C/N ratio	1, 13	1.68	0.20			
pH	1, 14	5.94	0.02	5, 14	2.61	0.02

**Table 4.** Generalized linear mixed model results (GLMM) for parameter differences between *Oxalis*-invaded and control plots across Mediterranean Basin islands, and ANOVA results for insular differences on the relative impact (RI) for parameters with significant differences across islands.



**Figure 5.** Relationship between species richness in control plots and the relative impact (RI) of invasion by *Ailanthus altissima*, *Oxalis pes-caprae* and *Carpobrotus* spp. across Mediterranean basin islands. A negative RI value means a increase in species richness associated with the presence of the invader, in contrast a positive value means that the presence of the invader decrease the parameter. A zero value means that the presence of the invader has a non-significant effect on the parameter in question.

## **Discussion**

By conducting floristic surveys in invaded and non-invaded plots following the same protocol at multiple sites within and across islands we have found that although in average the presence of the invader affects the vegetation structure and soil properties, the magnitude of this impact is very much dependent on the identity of the species and the island.

### *Diversity loss*

On average we found a reduction in native plant species diversity associated with the invasion by *Ailanthus*, *Carpobrotus* or *Oxalis*. However, as might be expected, the magnitude of the impact differed among the three species with *Carpobrotus* exhibiting the largest impact (36% in species loss) and *Oxalis* the least (10%). Furthermore, the magnitude of the impact was very variable among islands especially for *Oxalis* but not dependent on island size or distance to the mainland. Differences in species diversity changes across sites (i.e. islands in our study) have been observed in other ecosystems (Woods 1993) and have been related to differences in invader infestation. In our case, selected invaded plots for all species and islands are considered to be highly infested. Several other non-exclusive factors might limit our understanding of differences among islands. It is plausible that long-term invaded sites have stronger effects in changing species diversity than recently invaded stands as it has been shown in chronosequence studies (Wearne & Morgan 2004). Communities might also differ in their successional stages, especially those invaded by *Ailanthus* and *Oxalis* which are mainly located in frequently disturbed anthropogenic sites. Long-term studies of permanent plots

of lands released from agriculture have found invasion impact differences for species richness along seral stages (Meiners et al. 2001). Unfortunately, information regarding both invasion history and disturbance regime across sites and islands is lacking.

Island differences on the impact of the invaders may also be related to biotic factors such as differences in the vegetation structure of the recipient community. Species loss was not lower when the community was poor in species as shown by the marginally positive relationship between species richness in control plots and the relative impact on species loss. This finding suggests that hotspots of native plant diversity are not immune to species loss.

#### *Changes in species composition*

Even in the absence of a significant effect on richness and diversity within an island, species composition could change markedly. Therophytes were particularly vulnerable to each of the three invaders. However, the effects of invasion on other life-forms were weaker and not detected in all islands. *Oxalis* was the invader with the least effect on life-form representation.

The therophyte decrease is of concern because a large proportion of endemic species in the Mediterranean Basin are annuals (Heywood 1995). High rates of extinction in therophytes (90 %) in Mediterranean Basin ecosystems have already been determined, especially at low altitudes (Verlaque et al. 2001). Therophyte recruitment depends on seed banks for population survival and since they have a short life-cycle they are more responsive to environmental and biotic changes than other life-forms. The

relative impact on the decrease of therophytes was especially high in invaded *Ailanthus* plots probably as a consequence of reduced establishment by inhibiting seed germination with allelopathic substances (Heisey 1990; De Feo et al. 2003). In *Carpobrotus* invaded plots, the dense mat of overlapping stems and considerable litter layer would be a substantial obstacle to the germination and establishment of therophytes. In contrast, *Oxalis* had a non-significant effect on the percentage of therophytes across islands. Probably, the early and short season phenology of this species (i.e. rosette production in late autumn and senescence in early spring) limits the competition with annuals, whose peak in abundance is slightly delayed in time.

#### *Limited impact on soil properties*

Although invader driven changes in diversity and composition of species may consequently lead to changes in soil properties, the interspecific differences in invader impacts on vegetation were not concordant with changes in the soil. Furthermore, changes in soil properties were less evident than changes in vegetation structure. *Ailanthus* had the broadest impact on soil properties. *Ailanthus* which produces herbicidal litter appeared to have the capacity to alter soil C and N cycling, which resulted in the reduction of the C/N ratio.

The increased organic C as well as the more acid soils associated with *Carpobrotus* is consistent with the considerable litter produced by this species. However, the low but contrasted % C effects of *Carpobrotus* according to island indicate that this species has variable effects on C cycling, probably related to taxonomic identity, habitat, mat age and thickness. In addition,

*Carpobrotus* leaves also have high tannin content and antibacterial compounds (van der Watt & Pretorius 2001) that may reduce the rate of litter decomposition.

Finally, *Oxalis* had no marked effect on N and C cycling. The lower impact of this species compared to *Ailanthus* and *Carpobrotus* might be related to their lower biomass and shorter temporal soil occupancy. *Oxalis* is a small plant whose rosettes rapidly decompose each year and has higher mineralization rates compared to other coexisting annual species (Petsikos et al., submitted) which suggests that this species is poor in lignin. This can explain why no change was observed in soil properties except for the increased acidification of the soil as a result of exudation and/or release of oxalic acid, one of the strongest organic acids from plant tissues (Lane 1994).

## **Conclusions**

Contrary to the assumption of strong biotic resistance to the impacts of invasion in the Mediterranean Basin (di Castri et al. 1990; Quézel et al. 1990), this study highlights significant impacts on native plants and soil properties arising from invasive plants. At a plot scale, species loss averaged 23 % but varied greatly depending on the identity of the invader and the island. No distinct biogeographical impact pattern in species loss was found, indicating that all islands are similarly susceptible to local species extinction. Of particular concern, was the fact that the higher the species richness the larger the relative impact in species loss. Therophytes seem to be a life-form group especially susceptible to plant invasion.

Species loss was highest in areas invaded by *Carpobrotus* and lowest in areas invaded by *Oxalis*. The habitats invaded by *Carpobrotus*, such as dunes, rocky cliffs and coastal garrigues, encompass a high number of endemic, rare or vulnerable species (Médail & Verlaque 1997; Verlaque et al. 2001); thus, the consequence of *Carpobrotus* spp. spread on native species is particularly severe. *Ailanthus* and *Oxalis* occur in anthropogenic and ruderal habitats and it has been suggested that in such habitats, impacts of invasion are low due to the lesser role of competition in community structure (Williamson & Fitter 1996; Meiners et al. 2001). Although in general, ruderal communities are not perceived as having high conservation value, a unique element of Mediterranean biodiversity is represented in ruderal and disturbed habitats. Many endemic and vulnerable vegetal plants occur in these habitats and could represent the elements of the Mediterranean flora most at risk from invasions (Heywood 1995; Verlaque et al. 2001).

### **Acknowledgements**

We thank F. Lloret, J.M. Fernández-Palacios and an anonymous reviewer for comments on an earlier version of this work, D. Sol for statistical advice and M. C. de la Bandera, I. Camarda, G. Capra, M. Deroma, I. Gimeno, S. Madrau, L. Marco, I. Mprezetou, A. D. Siamantziouras and S. Vacca for field and laboratory assistance. This study is part of EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions: Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems) a research project supported by the European Commission under the 5th Framework, contributing to the implementation of Key Action 2.2.1 (Ecosystem Vulnerability) within the Energy, Environment and Sustainable



Development thematic program (Contract no. EVK2-CT-2000-00074). Further details of the project and the data bank can be found at [www.ceh.ac.uk/epidemie](http://www.ceh.ac.uk/epidemie). This study is mainly financed by also partially financed by the National Science Foundation Graduate Research Fellowship to C. M. S.

## **References**

- Armas, C., Ordiales, R. & Pugnaire, F.I. (2004) Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85, 2682-2686.
- Daniel, W.W. (1990) Applied Non-parametric Statistics. PWS-KENT Publishing Company, Boston.
- D'Antonio, C.M. & Mahall, B.E. (1991) Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany*, 78, 885-894.
- De Feo, V., De Martino, L., Quaranta, E. & Pizza, C. (2003) Isolation of phytotoxic compounds from Tree-of-Heaven (*Ailanthus altissima* Swingle). *Journal of Agriculture, Food and Chemistry*, 51, 1177-1180.
- Di Castri, F. (1990) On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds F. di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche), pp. 3-16. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Draper, D., Rosselló-Graell, A., Garcia, C., Tauleigne-Gomes, C. & Sérgio, C. (2003) Application of GIS in plant conservation programmes in Portugal. *Biological Conservation*, 113, 337-349.

- Ehrenfeld, J.G. (2003). Effect of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, 503-523
- Elton, C.S. (1958) *The ecology of invasions*. Methuen, London.
- Galil, J. (1968) Vegetative dispersal in *Oxalis pes-caprae*. *American Journal of Botany*, 55, 68-73.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2005) Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. *Ecology*, 86, 1848-1855.
- Goldberg, D.E., Rajaniemi, J., Gurevich J. & Stewart-Oaten, A. (1999) Empirical approach to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, 80, 1118-1131.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Heisey, R.M. (1990) Allelopathic and herbicidal effects of extracts from tree of heaven (*Ailanthus altissima*). *American Journal of Botany*, 77, 662-670
- Heywood, V.H. (1995) The Mediterranean flora in the context of world biodiversity. *Ecologia Mediterranea*, 21, 11-18.
- Hu, S. Y. (1979) *Ailanthus*. *Arnoldia*, 39, 29-50.
- Hulme, P. (2004) Islands, invasions and impacts: a Mediterranean perspective. *Island Ecology* (eds J.M Fernandez-Palacios & C. Morici), pp. 359-384. Asociación de Ecología Terrestre and Excmo. Cabildo Insular de la Palma, Tenerife.
- Klute A (ed.). (1986) *Agronomy. Methods of soil analysis*. American Society of Agronomy: Soil Science Society of America, Madison.
- Kowarik, I. (1995) Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. *Journal of Vegetation Science*, 6, 853-856.
- Lane, K. (1983) Factors affecting the development of populations of *Oxalis pes-caprae* L. *Weed Research*, 24, 219-225.

- Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K. & Lavorel S. (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270, 775-781.
- Libert, B. & Franceschi, V.R. (1987) Oxalate in crop plants. *Journal of Agriculture, Food and Chemistry*, 35, 926-938.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G. & Hulme, P.E. (2004) Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important? *Global Ecology Biogeography*, 13, 37-45.
- Médail, F. & Verlaque, R. (1997) Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 80, 269-281.
- Meiners, S.J., Steward, T., Pickett, A. & Cadenasso, M.L. (2001) Effects of plant invasions on the species richness of abandoned agricultural land. *Ecography*, 24, 633-644.
- Pauchard, A., Cavieres, L.A. & Bustamante, R.O. (2004) Comparing alien plant invasions among regions with similar climates: where to from here? *Diversity and Distribution*, 10, 371-375.
- Peirce, J.R. (1997) The biology of Australian weeds: 31. *Oxalis pes-caprae* L. *Plant Protection Quarterly*, 12, 110-119.
- Quézel, P., Barbero, M., Bonin, G. & Loisel, R. (1990) Recent plant invasions in the Circum-Mediterranean region. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds F. di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche), pp. 51-60. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Raunkiaer, C. (1934) *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.

- Rottenberg, A. & Parker, J.S. (2004) Asexual populations of the invasive weed *Oxalis pes-caprae* are genetically variable. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271, S206-S208.
- Sala, O.E., Chapin, F.S.I., Arnesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- SAS 2001. *PROC GLM in SAS*. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W., Kalkhan, M.A., Schell, L.D., Bull, K.A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M. & Son, Y. (1999) Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monograph*, 69, 25-46.
- Stohlgren, T.J. & Chong, G.W. (2002) Assessing vulnerability to invasion by non-native plant species at multiple spatial scales. *Environmental Management*, 29, 566-577.
- Suehs, C.M., Affre, L. & Médail, F. (2004a) Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity*, 92, 31-40.
- Suehs, C.M., Affre, L. & Médail, F. (2004b) Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: II. Reproductive strategies. *Heredity*, 92, 550-556.
- Van der Watt, E. & Pretorius, J.C. (2001) Purification and identification of active antibacterial components in *Carpobrotus edulis* L. *Journal of Ethnopharmacology*, 76, 87-91.
- Verlaque, R., Médail, F. & Aboucaya, A. (2001) Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne. *Comptes*

- Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, Sciences de la Vie*, 324, 1157-1165.
- Vilà, M. & D'Antonio, C.M. (1998) Hybrid vigor for clonal growth in *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecological Applications*, 8, 1196-1205.
- Wearne, L.J. & Morgan, J.W. (2004) Community-level changes in Australian subalpine vegetation following invasion by the non-native shrub *Cytisus scoparius*. *Journal of Vegetation Science*, 15, 595-604
- Williamson, M. & Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.
- Wisura, W. & Glen, H.F. (1993) The South African species of *Carpobrotus* (Mesembryanthema - Aizoaceae). *Contributions to the Bolus Herbarium*, 15, 76-107.
- Woods, K.D. (1993) Effects of invasion by *Lonicera tatanica* L. on herbs and tree seedlings in four New England forests. *American Midland Naturalist*, 130, 62-74.
- Zar, H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, New-York.



## IV Discusión General

Los procesos de invasión y naturalización de las plantas alóctonas tienen lugar desde hace siglos y en amplias escalas espaciales (Williamson 1996). Es internacionalmente reconocido que la principal causa de invasión de plantas exóticas está fuertemente relacionada con el hombre (turismo, comercio, alteración de ecosistemas) (Sandlund et al. 1999) y que es una de las principales causas del declive de la diversidad biológica pudiendo provocar cambios irreparables en el medio natural. En la región Mediterránea algo más del 1 % son plantas alóctonas (Quezel et al. 1990) y pocos ecosistemas seminaturales son inmunes a la invasión.

Las islas Baleares no son una excepción a este fenómeno global de introducción de especies, más bien todo lo contrario: desde la ocupación humana de estos territorios, muchas especies vegetales han sido introducidas y muchas de ellas se han incorporado con fuerza a nuestra flora. Hay plantas de introducción muy antigua que no las sabemos diferenciar de las especies autóctonas, plantas introducidas que han pasado a formar parte de nuestro paisaje (como es el caso de *Arundo donax*, *Opuntia maxima*, *Oxalis pes-caprae*, *Ceratonia siliqua*) y plantas exóticas estrictamente invasoras.

La riqueza de plantas exóticas en las Baleares (16 %) es ligeramente superior a la encontrada para el conjunto de las islas Mediterráneas (10 %) (Le Neindre 2002) e inferior a la de las islas de carácter oceánico (por ejemplo, 35 % en Hawai, 40 % en Nueva Caledonia (referencias en Le Neindre 2002), 33% en las islas Canarias (López et al. 2003), 44-50% en las islas Británicas

(Kew Garden 2003). Por un lado, esto puede indicar una mayor resistencia de los ecosistemas mediterráneos a la invasión de las especies exóticas; aunque también es probable que estas cifras sean superiores, debido a que muchas de las especies introducidas, no consideradas como alóctonas, podrían ser de origen mediterráneo, llegadas en tiempos muy antiguos, y que hoy día pasan desapercibidas o son difícilmente detectables como tal por falta de datos. Es por este último motivo, y porque la entrada de nuevas especies no nativas es constante, que el catálogo de flora alóctona expuesto en esta tesis, de 308 especies naturalizadas y casuales, es forzosamente provisional y con el tiempo se irán incorporando nuevas especies.

La flora exótica Balear no surge de un grupo de plantas tomadas al azar de la amplia fuente florística del Mediterráneo; son diversas fuerzas selectivas las que han favorecido unas formas vitales sobre otras. Los fanerófitos representan la forma vital más frecuente (34.4 %) seguida por las plantas de ciclo anual (29.5 %). Este patrón es claramente disharmónico cuando lo comparamos con la estructura de formas vitales de la flora autóctona, que se caracteriza por la falta de fanerófitos (8.5 %) y por una elevada proporción de terófitos (41.5 %) (Payeras y Rita 2005).

Los árboles y otras especies alóctonas de gran tamaño (arbustos y herbáceas perennes) han sido seleccionados e introducidos para un uso específico (ornamental, medicinal, forestal, etc.), mientras que las especies anuales han llegado principalmente de forma accidental, por ejemplo, como contaminantes de las semillas de plantas cultivadas (Kowarik 2003). Estas plantas anuales no nativas se comportan, en su mayoría, como plantas infestantes con capacidad de colonizar ambientes perturbados, como son



márgenes de caminos o campos de cultivo, y cuyo ciclo biológico, básicamente estival, no parece afectar el desarrollo de la flora local (a excepción de *Oxalis pes-caprae*; una de las principales plantas exóticas más frecuentes y de floración invernal). Como especies anuales más comunes podemos destacar: *Amaranthus* spp. *Conyza* spp., *Chamaesyce* spp. y *Aster squamatus*, entre otras. Como árboles y arbustos alóctonos en estos ecosistemas podemos destacar los procedentes de cultivo (*Ceratonia siliqua*, *Prunus dulcis*, *Opuntia maxima*) y los de jardín (*Ailanthus altissima*, *Phoenix* spp. *Lantana camara*).

Por otro lado, nuestros ecosistemas leñosos (matorrales y zonas forestales) son bastante resistentes a la penetración de plantas alóctonas, aunque existe un predominio de plantas crasas en los márgenes (*Opuntia* spp., *Agave* spp.) y un cierto riesgo de infestación de especies arbustivas mediterráneas (*Spartium junceum*, *Artemisia arborescens*, *Senecio cineraria*). Las zonas húmedas, afortunadamente, no sufren grandes problemas de invasión, a excepción de *Arundo donax* y *Eichornia crassipes*; esta última, muy agresiva, encontrada recientemente en una única localidad de Mallorca (Son Navata, Alcúdia).

El litoral de la isla, a pesar de las condiciones ambientales extremas que ofrece, está salpicado por plantas perennes crasulescentes muy resistentes y procedentes, en su mayoría, de climas más cálidos (*Carpobrotus* spp., *Disphyma crassifolium*, *Agave* spp. *Opuntia* spp., *Aeonium arboreum*). Son estas zonas, y concretamente las áreas cercanas a urbanizaciones costeras, donde la invasión de especies alóctonas supone un mayor riesgo para la biodiversidad de las islas. En los ecosistemas de torrente hemos encontrado

una alta diversidad de plantas alóctonas, desde árboles subespontáneos y naturalizados (*Ailanthus altissima*, *Populus* spp., *Ulmus minor*, *Platanus hispanica*), hasta herbáceas perennes de jardín (*Cyperus alternifolius*, *Ipomoea indica*, *Tropaeolum majus*, *Ricinus communis*) y gramíneas rizomatosas (*Arundo donax*, *Paspalum paspalodes*) (Moragues y Rita, 2005).

No todas las plantas exóticas pueden colonizar todos los hábitats y no todos los hábitats son igualmente susceptibles de ser invadidos. Por esto, una misma especie puede presentar comportamientos completamente diferentes en unas zonas y en otras; no obstante, es un criterio bastante general el hecho de mantener una alerta especial sobre las especies de las cuales se ha constatado un comportamiento invasor en otras áreas de estudio.

Al margen de esta pauta de distribución por ecosistemas de la flora exótica, debemos tener en cuenta que el éxito de la invasión depende tanto de las características innatas de las especies invasoras como de las características de los ecosistemas invadidos (Heder and Trepl 2003). Los caracteres morfológicos más importantes que caracterizan a las especies invasoras, independientemente del hábitat que colonicen, en islas del Mediterráneo son: propagación vegetativa, hoja grande ( $> 50 \text{ cm}^2$ ), floración estival, período de floración largo ( $> 6$  meses) y dispersión por viento y animales. Las características vegetativas mencionadas están relacionadas con el éxito en la colonización óptima del espacio y la utilización de los recursos, mientras que las características del ciclo biológico están dirigidas a favorecer que puedan expandirse en el momento de latencia de la flora nativa mediterránea. Estas características no son excluyentes ni imprescindibles para el conjunto de plantas exóticas naturalizadas del Mediterráneo. En general, no existe una

pauta universal o categoría ecológica común que explique el éxito de las invasiones, sino que ésta viene determinada por (1) la finalidad de la introducción y (2) por la adaptabilidad esencial de la propia planta al medio; está demostrado que cuanto mayor sea la perturbación, mayor es la predisposición a ser invadido (Hobbs and Huenneke 1992; Lake and Leishman 2004). El tipo de bioma, la vegetación, la disponibilidad de recursos y la respuesta específica de cada ecosistema y cada especie vegetal a la invasión, son las variables que caracterizan los mecanismos de colonización de exóticas en ecosistemas ocupados por especies nativas (Stohlgreu et al. 1999).

La fuerte relación entre los ecosistemas más humanizados y la riqueza de plantas exóticas parece tener su origen principalmente en las últimas décadas a partir del ‘boom’ turístico, el crecimiento económico y el incremento de las comunicaciones. Dada la pauta de distribución de las especies exóticas en Baleares, consideramos que la flora de jardín y las zonas urbanas son los principales puntos calientes en el origen, la dispersión y establecimiento de la flora exótica invasora. El desconocimiento social y la atracción por las plantas ornamentales son aspectos que acentúan la entrada de nuevas plantas exóticas.

La elaboración de un catálogo y la tipificación de la flora exótica son los primeros eslabones en el control de la entrada de nuevas plantas y en la elaboración de planes de control de las especies exóticas más problemáticas en los ecosistemas naturales. Una vez establecida una planta exótica, es durante el estado inicial de dispersión donde los esfuerzos de gestión pueden prevenir su establecimiento e impacto en el medio natural (Puth and Post 2005). Los índices de impacto desarrollados en esta tesis permiten obtener un criterio

uniforme para tipificar las especies exóticas naturalizadas en el medio natural. En la bibliografía actual no se han encontrado trabajos que ofrezcan una metodología reproducible en diferentes áreas de estudio y que permita una evaluación rápida y objetiva del estado de la cuestión en el medio natural, tanto en la determinación de las especies alóctonas más abundantes y peligrosas como en la clasificación de los ecosistemas en función de su grado de invasión. La creación de estos índices es un punto de partida en la realización de estudios analógicos, entre trabajos que abarquen diferentes áreas de estudio, utilizando una base metodológica estándar que permita reducir al máximo el margen de error de muestreo.

El género *Carpobrotus* (y concretamente las especies *C. edulis* & *C. affine acinaciformis*) es uno de los taxones exóticos más peligrosos que afectan al litoral de nuestras islas (Vilà and Muñoz, 1999; García, 1999) y también a otras zonas de la cuenca mediterránea (Bourgeois 2002; Suehs et al. 2004), uno de los ecosistemas más valiosos en cuanto a biodiversidad florística. La dispersión de un elevado número de semillas por mamíferos y el elevado crecimiento clonal, son factores claves que han favorecido su expansión y naturalización en el medio natural (D'Antonio 1990; Vilà and D'Antonio 1998). *Carpobrotus* spp. es un planta muy común como ornamental debido a su estado siempre verde, a los escasos cuidados que precisa y las grandes y llamativas flores que desarrolla a finales del invierno. Una vez que se establece, coloniza el espacio de forma monoespecífica formando clones espesos que eliminan casi en su totalidad la flora nativa presente.

La estrategia de colonización y dispersión de esta planta invasora en los ecosistemas naturales se basa principalmente en una utilización del espacio y los recursos más que en una competencia, con las especies autóctonas, por los vectores de polinización. Esto se debe a su capacidad de autofecundación (Wisura & Glen 1993), su elevada tasa de crecimiento clonal (cada rama crece un promedio anual de unos 40 cm.) con independencia del hábitat que colonice (dunas o costa rocosa), su capacidad de reproducción asexual (Wisura & Glen 1993) y su gran amplitud ecológica (D'Antonio & Mahall 1991; D'Antonio et al. 1993; Weber et al. 1998; Moragues & Traveset 2005), *Carpobrotus* spp. posee importantes atributos que influyen en el éxito de su invasión. La sola presencia de este género en las Baleares es suficiente para provocar la degradación irreparable de un ecosistema en concreto, situación de la cual tenemos varios ejemplos como el Faro de Cala Figuera y el Cap Enderrocat en Mallorca, Favàritx en la isla de Menorca y algunas zonas de sistema dunar de Formentera. La entrada de este taxon no sólo ha supuesto un problema ambiental, sino también un problema económico debido al desarrollo de diferentes iniciativas para erradicarlo: (a) Proyecto LIFE Nature en Menorca, (b) Ministerio de Medio Ambiente en zonas del litoral, (c) Consejería de Medio Ambiente del Gobierno Balear (concienciación sobre el problema de *Carpobrotus* spp. y una cartografía y erradicación en el año 1996), (d) el GOB (Grupo de Ornitología Balear) y (e) iniciativas particulares también relacionadas con la erradicación y concienciación sobre el problema de *Carpobrotus*.

En todas las islas del Mediterráneo estudiadas donde está presente *Carpobrotus*, se ha demostrado que afecta negativamente la estructura de las comunidades nativas y las propiedades químicas del sustrato. *Carpobrotus*

reduce la diversidad y la composición de plantas nativas en el área que coloniza (36% en pérdida de especies) con una magnitud diferente en función de la isla que invade. Estas disimilitudes entre islas se deben principalmente a la diversidad de ecosistemas estudiados y a las diferencias en la estructura de la vegetación, así como también en la senectud o época de introducción de las invasoras. Parece que las plantas anuales son la forma vital más vulnerable a la presencia de *Carpobrotus*. Las matas densas que desarrolla y el volumen de necromasa que genera son un obstáculo en la germinación y establecimiento de los terófitos, además de los posibles cambios en la composición química del suelo, como el incremento del carbono orgánico y la acidificación del suelo.

La influencia de estas especies de *Carpobrotus* spp. sobre la flora nativa en relación con los vectores de polinización (tasa de visita de los insectos y de las flores visitadas) resultó ser negativa al menos para *Lotus cytisoides*, la cual mostró una menor tasa de visitas en las parcelas invadidas que en las control. Para otras especies, sin embargo, tuvo un efecto neutral o incluso un aparente efecto facilitador para otras. En base a nuestras observaciones y a otros trabajos preliminares, podemos afirmar que cualquier alteración en los mecanismos de intercambio de polen, debido a la presencia de *Carpobrotus*, está sometida tanto a modificaciones espaciales como temporales. Son muchos los factores que entran en juego y que pueden variar a pequeña escala según el contexto ecológico, bien con modificaciones en la riqueza y calidad de los insectos polinizadores como en los cambios en el pico de floración entre especies. La idea principal es que *Carpobrotus* spp. puede tener un comportamiento de facilitación, de competencia o bien neutro según las especies nativas que lo acompañan, pero en definitiva altera las pautas

naturales en la transferencia de polen, y por tanto en la reproducción de la flora nativa.

Respecto a la morfología del taxon, las ramas largas de crecimiento apical tienen una tasa de crecimiento y una eficiencia fotosintética mayor que las ramas laterales. Es una planta de gran plasticidad fenotípica debido a su gran capacidad adaptativa en diferentes umbrales de luz; en condiciones moderadas de sombra, la densidad foliar y la producción seca de hojas y tallos es menor, mientras que la tasa de crecimiento se incrementa en relación a la obtenida en un escenario de radiación solar directa. Debido a esta plasticidad fenotípica y a su crecimiento clonal, *Carpobrotus* es muy eficiente en la colonización del espacio, aspecto característico de las plantas invasoras.

En base a la estructura simple de formación de las ramas de *Carpobrotus* (nudo-entrenudo), la tasa y ángulo de ramificación y la tasa de elongación se ha elaborado un modelo de crecimiento que define el desarrollo y la forma de una población clónica de *Carpobrotus* en un período de 100 años. Con este trabajo hemos obtenido información sobre el potencial invasor de una de las principales y más peligrosas especies alóctonas de las islas. Tanto en longitud como en producción, *Carpobrotus* tiene un crecimiento exponencial durante los 20 primeros años de vida que se estabiliza con posterioridad. Este cambio en el régimen de crecimiento puede ser atribuido al acumulo de nuevas ramas en zonas ya colonizadas, donde la competencia entre los nudos por enraizar y la falta de sustrato se hace relevante; en este momento la planta ha pasado de una morfología poco compacta a otra mucho más densa sin espacios huecos entre las ramas de un mismo individuo. Esta recolonización del espacio sobre sí misma es debida al ángulo y a la tasa de

ramificación. Se trata de una planta que acumula grandes cantidades de necromasa, la cual, debido a su lenta descomposición, se va depositando en el sustrato y va dificultando la germinación de plantas nativas y también su propio asentamiento.

Esta tesis es un primer paso en el conocimiento de la flora exótica de las Balears y, en concreto, de una de las principales plantas invasoras que amenazan el litoral de las islas. Dar a conocer a la sociedad la problemática actual del tema e incentivar el interés por continuar en la investigación y conocimiento son acciones imprescindibles en aras de la conservación, tanto de la flora nativa como de la fauna, nuestro patrimonio máspreciado.

## **Referencias**

- Bourgeois K. 2002. Analyse du rôle des Vertébrés dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen. Diplôme d'Etudes Approfondies «Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé» Option «Milieux Continentaux». Université d'Aix-Marseille III. Faculté des sciences et Techniques de St Jérôme. Marseille.
- D'Antonio CM., Odion DC and Tyler CM. 1993. Invasion of maritime chaparral by the introduced succulent *Carpobrotus edulis*. *Oecologia* 95: 14-21.
- D'Antonio CM and Mahall BE. 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub



- species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* 78: 885-894.
- D'Antonio CM. 1990. Seed production and dispersal in the non native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of central California. *Journal of Applied Ecology* 27: 693-702.
- García O. 1999. *Carpobrotus edulis*, una amenaza para la flora endémica de Menorca. *Quercus* 158, 50–51.
- Heger T and Trepl L. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321.
- Hobbs RJ and Huenneke LF. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337.
- Kew Garden. 2003.  
<[http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/pdfs/T4invasive\\_species.pdf](http://www.rbgekew.org.uk/ksheets/pdfs/T4invasive_species.pdf)>.
- Kowarik I. 2003. Human agency in biological invasions: secondary releases foster naturalisation and population expansion of alien plant species. *Biological Invasions* 5: 293-312.
- Lake CJ and Leishman MR. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117:215-226.
- Le Néindre M. 2002. Les Espèces Introduites et Envahissantes dans les Îles Méditerranéennes: Etat des lieux et Propositions d'actión. Stage de DESS Ecosystèmes Méditerranéens Littoraux. Réalisé sous la direction de Jean Jalbert. Directeur de la Conservation à la Station Biologique de la Tour du Valat et membre du Groupe Méditerranée du Comité français pour l'UICN. Université de Corse.
- López M, Izquierdo I, Martín JI and Rodríguez JL. 2003. Algunos datos sobre las especies exóticas de Canarias: hipótesis sobre la preferencia de hábitat.

- En Contribuciones al conocimiento de las especies exóticas invasoras en España, pp 94-95. I Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras. Ed. GEI. León.
- Moragues E and Rita J. 2005. Els vegetals introduïts a les illes Balears. Documents Tècnics de Conservació. II<sup>a</sup> època, núm. 11. Conselleria de Medi Ambient. Govern de les Illes Balears. Palma de Mallorca. España.
- Moragues E and Traveset A. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*.122: 611-619.
- Payeras A and Rita J. 2005. Biodiversitat de les plantes vasculares de les Illes Balears. Projecte d'investigació. UIB, Palma de Mallorca.
- Pimentel D, Lach L, zúñiga R and Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. *Bioscience* 50: 53-65.
- Quézel P, Barbero M, Bonin G and Loisel R. 1990. Recent plant invasions in the Circum-Mediterranean region. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (eds F. di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche), pp. 51-60. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Puth LM and Post DM. 2005. Studying invasions: have we missed the boat? *Ecology letters* 8: 715-721.
- Sandlund OT, Schei PJ and Vilken Û (Ed.).1999. *Invasive Species and Biodiversity Management*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 431 p.
- Stohlgren TJ, Schell LD and Vanden Heuvel B. 1999. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain grasslands. *Ecological Applications* 9:45-64.

- Suehs CM, Médail F and Affre L. 2004. Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. genetic diversity and introgression. *Heredity* 92, 31–40.
- Vilà M, Muñoz I, 1999. Patterns and correlates of exotic and endemic taxa in Balearic Islands. *Ecología Mediterránea* 25, 153– 161.
- Vilà M and D'Antonio CM. 1998. Hybrid vigor for clonal growth in *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecological Applications*, 8, 1196-1205.
- Weber E, Vilà M, Albert M and D'Antonio CM. 1998. Invasion by hybridization: *Carpobrotus* in coastal California. In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I., Williamson M. (eds), *Ecological Mechanisms and Human responses*. Leiden: Backhuys Publishers Plant Invasions. 275-281.
- Williamson M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall. London.
- Wisura W. and Glen H.F. 1993. The South African species of *Carpobrotus* (*Mesembryanthema* - Aizoaceae). *Contributions to the Bolus Herbarium* 15: 76-107.



## V Principales Conclusiones

### Situación en Baleares

1 - Durante el presente estudio, se ha catalogado un total de 306 especies no nativas introducidas en ecosistemas naturales y seminaturales de las islas Baleares, representando el 16 % de la flora total de las islas. De éstas se han cartografiado en el medio natural un total de 208 en Mallorca. El 9,5% son especies naturalizadas y el 6,4% subespontáneas (sin considerar las plantas de cultivo, los arqueófitos y los táxones de origen dudoso). Un 14,6 % (45 especies) son especies exóticas invasoras en sentido amplio.

2 - Podemos encontrar especies exóticas invasoras en todos los grupos taxonómicos más importantes. Estas especies se agrupan en 78 familias, 8 de las cuales representan el 44 % del total (por orden de importancia: *Asteraceae* 10,16 %, *Poaceae* 7,5 %, *Fabaceae* 6,9 %, *Solanaceae* 5,3 %, *Brassicaceae* 4,3 %, *Aizoaceae* 3,9 % *Amarantaceae* 3,9 %, *Labiatae* 3,3 %).

3 - Cerca de un 30% de las plantas exóticas invasoras presentes en las Baleares pertenecen a nuestro entorno geográfico. Aún así, no superan las de origen americano, que suman el 32% de las exóticas de las Islas. África con un 16% y Asia con un 9% son otras zonas que aportan especies exóticas. Estas cifras pueden variar si consideramos que las plantas de origen mediterráneo presentan ciertas dificultades de ser reconocidas como introducidas y que las plantas de introducción antigua no se reconocen como exóticas por estar completamente integradas en nuestro paisaje.

4 - Los fanerófitos representan la forma vital más frecuente entre la flora introducida (34.4 %) seguido por las plantas de ciclo anual (terófitos), con un 29.5 %. Los hidrófilos son un grupo muy poco importante; con la excepción de *Arundo donax*. Este patrón es claramente desarmónico cuando se compara con la flora autóctona, que se caracteriza precisamente por la falta de fanerófitos (8.5 %), especialmente árboles, y una mayor proporción de terófitos (41.5 %). Las plantas exóticas más peligrosas que colonizan los ecosistemas naturales son en su mayoría especies perennes, mientras que las exóticas más comunes y abundantes son plantas de ciclo anual que no se comportan como invasoras en áreas no perturbadas.

5 - Entre las plantas exóticas no existe una pauta común ni en origen geográfico ni en biotipos, sino que forman parte de un gran grupo de diversificación morfológica y ecológica que colonizan un ambiente u otro.

6 - Diversos atributos biológicos, en especial la propagación vegetativa, explican la abundancia de plantas exóticas en islas del Mediterráneo. Además, la suculencia en zonas ruderales, las hojas grandes mayores de 50 cm<sup>2</sup>, los largos períodos de floración estival, los frutos carnosos en zonas naturales y la dispersión por el viento y vertebrados, son características que tipifican las especies invasoras más abundantes. Sin embargo, no se ha podido establecer una categoría ecológica relevante que sea consistente, es decir, no parece existir una pauta universal de atributos que expliquen el éxito de las invasiones vegetales.

7 - La elaboración de los índices de impacto, que caracterizan las especies exóticas en función de su comportamiento en el medio así como también los ecosistemas más vulnerables, ha resultado ser una metodología rápida, eficiente y estandarizable a otras áreas de estudio. Dichos índices han permitido conocer el estado de la cuestión en cada uno de los ambientes de las islas Baleares y nos han aportado una idea global sobre el grado de alteración del medio y las especies exóticas más peligrosas y abundantes.

8 - Las zonas húmedas (4 citas / UTM 10 x 10 Km) y los sistemas forestales (3,60 citas / UTM) son los ecosistemas naturales más resistentes a la invasión de plantas exóticas mientras que los ambientes más alterados y humanizados (márgenes de carreteras (20,35 citas / UTM) y tramos de torrentes urbanos (11,24 citas / UTM ) son los más vulnerables a ser invadidos y presentan los niveles más elevados en riqueza de plantas exóticas naturalizadas. Estos ecosistemas asociados a zonas urbanas actúan como reservorios de especies invasoras que potencialmente pueden invadir ecosistemas adyacentes más naturales. Las áreas de cultivo (6,79 citas / UTM) y las zonas de litoral (6,33 citas / UTM ) asociadas a zonas humanizadas son también puntos importantes en la entrada de plantas exóticas.

*Carpobrotus edulis* y *C. affine acinaciformis*

9 - La floración sincrónica de ambos *Carpobrotus* con especies nativas que comparten hábitat, influye de forma positiva, negativa o neutral en el componente cuantitativo de la polinización con variaciones tanto temporales como espaciales. Cualitativamente, *Carpobrotus* es un taxon visitado por una amplia variedad de insectos polinizadores, por tanto, es un taxon generalista, pero no reduce el éxito reproductivo de las plantas nativas estudiadas a pesar de que exista, en algunas de ellas –concretamente *Lotus cytisoides*-, una competencia por los polinizadores. Dicha competencia, además, parece variar entre años. La influencia de *Carpobrotus* en la polinización de plantas nativas es probablemente específica de cada especie; dependiendo del contexto ecológico y de las fluctuaciones temporales de diversos factores que influyen en el éxito de la polinización.

10 - *Carpobrotus* tiene una tasa anual de crecimiento de aproximadamente 40 cm. en las ramas apicales. Tiene un máximo de crecimiento en primavera cuando las temperaturas son moderadas y se inician las primeras lluvias. El verano es la época con menor tasa de crecimiento. Las ramas apicales son de mayor tamaño, de mayor eficiencia fotoquímica y tienen una mayor tasa de crecimiento que las ramas laterales de menor longitud. Mientras que las ramas apicales tienen la función de colonización, las ramas laterales incrementan la superficie foliar y van rellenando el espacio ya colonizado.

11 - *C. affine acinaciformis* tiene un amplio abanico de respuestas fenotípicas a diferentes umbrales de luz, aunque la tasa de crecimiento es mayor en ambientes a la sombra que bajo el sol directo. Estas diferencias se atribuyen a



la búsqueda de luz de las ramas de individuos que viven bajo sombra moderada. Esta capacidad adaptativa de esta especie refuerza su capacidad como invasora frente a condiciones ambientales adversas o diferentes a las de su hábitat natural.

12 - El crecimiento clonal de *Carpobrotus* spp. y su elevada plasticidad en diferentes condiciones de luz, hace que posea unos mecanismos muy eficientes para la colonización rápida de nuevas zonas y el éxito de su establecimiento en zonas costeras de ecosistemas mediterráneos.

13 - La simulación del crecimiento y la producción de *Carpobrotus* spp. permite conocer su potencial de invasión en el tiempo. Basándonos en una serie de parámetros para elaborar el modelo de crecimiento durante un periodo de 100 años, se observa que tiene un desarrollo no-lineal, creciendo de forma exponencial inicialmente, hasta los 20 años aproximadamente, y de forma más uniforme a partir de entonces. Los 5 primeros años vienen determinados por una estructura del clon muy ramificada, que irá avanzando hacia una compactación y crecimiento en espesor de la planta.

14 - *Carpobrotus* tiene una gran influencia negativa en la pérdida de biodiversidad (tanto en riqueza como en diversidad). No todas las formas vitales son igualmente susceptibles a la invasión por *Carpobrotus* spp., aunque la vulnerabilidad de los ecosistemas mediterráneos a la invasión por esta especie ha quedado patente. En la isla de Mallorca, los porcentajes de terófitos y hemicriptófitos no se ven afectados por la presencia de *Carpobrotus*, mientras que el porcentaje de caméfitos sufre una importante depauperación en las parcelas invadidas. En Menorca, la tendencia es diferente: los

hemicriptófitos tienen una mayor proporción en las parcelas invadidas que en las control. Creemos que estas pautas tan diferentes se deben a la gran heterogeneidad de la flora nativa presente en las diferentes parcelas estudiadas.

15 - La presencia de *Carpobrotus* provoca también cambios en la composición química del suelo. El aumento de carbono orgánico y nitrógeno, así como la acidificación del suelo, es compatible con una elevada producción de necromasa en las parcelas estudiadas de Mallorca y Menorca.

16 - Por último, concluimos que *Carpobrotus* es un taxon exótico muy agresivo adaptado a nuestros ecosistemas costeros y al clima Mediterráneo, que afecta tanto a la estructura de la comunidad vegetal como a las condiciones abióticas del suelo. Es una planta de rápida colonización con pocos o ningún factor ambiental que actúe negativamente en su dinámica de crecimiento y asentamiento. Las comunidades naturales invadidas por esta especie, principalmente en los ecosistemas litorales, se ven fuertemente afectadas por este taxon. Por tanto, para cualquier plan de recuperación del litoral es importante tener en cuenta el riesgo que suponer seguir manteniendo *Carpobrotus* dentro de dichas zonas. Basándonos en el conocimiento obtenido en esta tesis, consideramos que debería ejercerse un mejor control de la misma, e incluso sugerimos que sea declarada como especie plaga.