

# Expansión de un arbusto nativo-invasivo en dunas costeras: causas y consecuencias ecológicas

Dra. Sara Muñoz Vallés  
Dra. Claudia M. Dellafiore  
Departamento de Biología Vegetal y Ecología,  
Universidad de Sevilla  
Ap. 1095, 41080, Sevilla, España

Dr. Juan B. Gallego Fernández  
Profesor de Ecología  
galfer@us.es

---

## INTRODUCCIÓN

Las especies nativas invasoras son aquellas que, siendo autóctonas de una región o ecosistema determinado, adquieren una ventaja competitiva tras un cambio en las condiciones ambientales que limitaban su abundancia, permitiéndoles una rápida expansión y llegar convertirse en poblaciones dominantes. Las consecuencias de las invasiones de especies nativas, al igual que ocurre con especies exóticas, son muy importantes para las propiedades y los procesos de los ecosistemas invadidos, pues afectan su biodiversidad y estabilidad (Valéry *et al.* 2008, 2009). Tras los factores desencadenantes de los cambios en las condiciones ambientales está normalmente la actividad del ser humano, al modificar las relaciones de competencia entre la especie potencialmente invasora y el resto de la comunidad mediante alteraciones del ciclo de nutrientes, de las interacciones entre especies, del régimen de fuego o de patrones de dispersión, entre otros.

Las dunas costeras son ecosistemas con un alto riesgo de ser invadidos por plantas debido a que suelen presentar una escasa cobertura vegetal y baja competencia entre plantas (Jørgensen and Kollmann 2008). De hecho, son numerosos los estudios sobre invasiones de especies exóticas en dunas costeras, sobre todo acerca de las producidas por *Ammophila arenaria*, *Carpobrotus* sp., *Acacia* sp., *Hippophae rhamnoides* y *Rosa rugosa*, entre otras. Sin embargo, los

estudios sobre invasión de especies nativas son en general muy escasos, más aún en dunas costeras. En estos ecosistemas, al igual que ocurre con las especies exóticas, la rápida expansión e incremento de cobertura de algunas especies, generalmente arbustos, puede provocar una importante modificación de los procesos ecológicos (estabilizando las arenas, aumentando el contenido en nutrientes del suelo, alterando las condiciones microclimáticas, etcétera). Estos cambios suelen causar serios problemas para la conservación de especies, de comunidades y, en general, del ecosistema dunar.

Trabajos recientes en dunas costeras del suroeste de España han permitido identificar una especie de arbusto nativo con comportamiento invasor, *Retama monosperma* (L.) Boiss (Muñoz Vallés 2009). La presencia de formaciones dominadas por esta especie, retamares, ha sido considerada tradicionalmente un indicador de buen estado de conservación de las dunas, estando buena parte de su superficie incluida en la red de espacios naturales protegidos de la región. Sin embargo, a principios del siglo XX la distribución de esta especie era mucho menor; y zonas actualmente ocupadas por los retamares eran entonces dunas móviles y semimóviles, donde la retama no existía o su abundancia era baja. En este trabajo mostraremos, centrándonos en un sistema dunar concreto, cuáles han sido las causas del incremento de su abundancia, cómo ha sido el proceso de expansión y cuáles son las consecuencias de la invasión para la estructura, funcionamiento y conservación del ecosistema dunar costero.

---



Figura 1. Localización de la flecha litoral de El Rompido.

### DUNAS DE LA FLECHA LITORAL DE EL ROMPIDO

La flecha litoral de El Rompido se localiza en la desembocadura del río Piedras (golfo de Cádiz, suroeste de España). La flecha litoral se extiende de oeste a este paralela a la costa a lo largo de aproximadamente 12 km, con una anchura que varía entre 300 y 700 m y con una superficie dunar de 360 ha, de las que 305 ha son dunas interiores. La flecha es una formación geomorfológica de gran actividad que crece

en dirección este mediante la sucesiva adición de ganchos arenosos debido a la acción de tormentas periódicas. Estos ganchos arenosos, sobre los que se acumula arena eólica, aparecen separados por entrantes de marea procedentes del estuario. En conjunto, la flecha litoral conforma un paisaje fragmentado y dinámico con una tasa media de crecimiento en longitud de 42 m/año, lo que significa unas 1,5 ha de superficie nueva emergida cada año. El clima es de tipo mediterráneo con influencia oceánica, con inviernos lluviosos y veranos cálidos y secos; la temperatura media anual es de 18,2 °C y la precipitación media anual es de 583 mm.



Figura 2. Retamar sobre dunas costeras.

En la flecha litoral de El Rompido se desarrollan diferentes comunidades de vegetación dependientes de las características geomorfológicas y la influencia marina (Gallego Fernández *et al.* 2006). Se han registrado 220 especies de plantas, de las que 183 viven en las dunas y el resto en marismas mareales (Muñoz Vallés *et al.* 2009). En el área de estudio se encuentran 9 tipos de hábitats protegidos por la Directiva de la Unión Europea 92/43/EEC, y 16 especies y subespecies de plantas protegidas y/o amenazadas. La mayor parte del área está incluida desde 1989 en la Red de Espacios Naturales Protegidos de Andalucía, con la denominación de *Paraje Natural Marismas del Río Piedras y Flecha del Rompido* e integrada en la Red Natura 2000.

### ESPECIE DE ESTUDIO

*Retama monosperma* (L.) Boiss., retama blanca o retama de olor, una leguminosa fijadora de nitrógeno atmosférico, es un arbusto de hasta 4 m de altura y 10 m de diámetro de copa, característico de arenales costeros, endémico del suroeste de la península Ibérica y el noroeste de Marruecos. Su fruto es tipo legumbre carnosa con una sola semilla. Las semillas son de tamaño mediano, con  $6,1 \pm 0,4$  mm de longitud y  $4,8 \pm 0,2$  mm de anchura, y un peso de  $92 \pm 2$  mg. Florece a finales del invierno y durante el verano los frutos se desprenden y caen al suelo, bajo la copa. La tasa de germinación de las semillas es baja, 13%, siendo el período de germinación de otoño-invierno tras las primeras lluvias (Dellafiore *et al.* 2006).

### ORIGEN DE LA PRESENCIA DE RETAMA EN LA FLECHA DE EL ROMPIDO

La primera descripción documental del área de estudio la realiza San Miguel de la Cámara en 1913, en un artículo publicado en el *Boletín* de la Real Sociedad Española de Historia Natural titulado “Las costas de la Provincia de Huelva y sus variaciones en el periodo histórico”. Refiriéndose a la flecha litoral, dice “[...] las dunas son vivas, hasta el punto de encontrar poquísimas matas de barrón [...] las chozas de los carabineros están continuamente amenazadas; cuando nosotros visitamos estas dunas, una de ellas tenía a su lado un médano de 12 m de altura que amenazaba



Figura 3. *Retama monosperma*.



Figura 4. Flores y frutos de *Retama monosperma*.

con sepultarla”. Esta primera descripción indica que el retamar existente actualmente en la flecha litoral es muy reciente, ya que no existía en la primera década del siglo XX. Además, señala que la cobertura de vegetación era muy escasa, consistente principalmente en *Ammophila arenaria*, el barrón, especie característica de sistemas dunares móviles.

El análisis de las fotografías aéreas verticales más antiguas disponibles, de 1946, muestra que la retama sólo es evidente en el sector central de la flecha, en las cercanías de una factoría de atún. El resto del área, en dirección oeste a lo largo de unos 5 km y hacia el extremo este, aparece

en las fotografías como un extenso arenal, cuya vegetación debía de ser de bajo porte y muy escasa densidad; es decir, la vegetación característica de zonas arenosas litorales móviles o semimóviles, como la que existe actualmente en el área de estudio. No hemos encontrado referencias sobre el origen de estos primeros retamares del sector central, pero en las primeras décadas del siglo XX se realizaron numerosos trabajos de fijación de dunas en este sector de la costa. En dichos trabajos se plantaron diferentes especies (*Ammophila arenaria*, *Retama monosperma*, *Pinus pinea* y *Eucaliptus* sp.) para frenar el avance de las dunas sobre viviendas, cultivos e infraestructuras (Kith y Tasara 1946). Por lo tanto, consideramos que el origen de las retamas en el área de estudio es resultado de una plantación realizada en algún momento entre 1920 y 1930.

duna costera y depresiones húmedas) y se digitalizó toda la superficie ocupada por la especie en las cuatro fechas. Los resultados obtenidos muestran que a lo largo de los 45 años analizados la población de retama experimentó un importante aumento de cobertura (figura 2): desde 15 ha ocupadas en 1956 hasta 116,2 ha en 2001, lo que significa un incremento de 673,2% durante los 45 años. La invasión se produjo desde la zona central de la flecha, donde se plantó la especie, hacia los extremos este y oeste, avanzando 3,5 y 4,8 km en cada dirección respectivamente. Hoy se encuentra establecida sobre toda la superficie de dunas interiores, inmersa en un proceso de aumento de densidad. Sólo están libres de retama las nuevas zonas emergidas del extremo este posteriores a 1988, por el momento...

## LA EXPANSIÓN DE RETAMA

Para establecer el patrón espacial y temporal de expansión de retama se analizaron fotografías aéreas verticales de los años 1956, 1977, 1989 y 2001 (Muñoz Vallés 2009). Para cada fecha se delimitó la superficie de duna apta para el establecimiento de retama (se excluyeron la playa, primera

## HIPÓTESIS SOBRE EL ÉXITO DE LA INVASIÓN

La invasión de un ecosistema por una especie está determinada por el tipo de ecosistema, por las características de la especie invasora y, en muchas ocasiones, por alteraciones de origen humano, tanto del ecosistema como de alguna característica de la especie. Davis (2005) establece que la

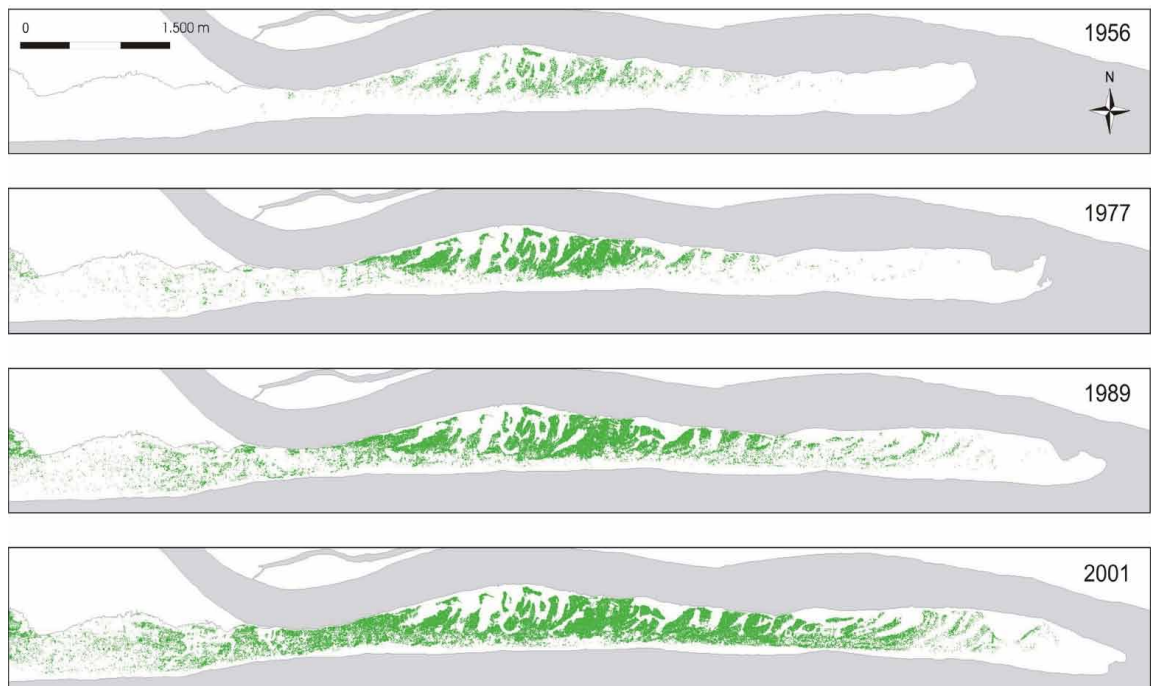


Figura 5. Distribución de *R. monosperma* en la flecha de El Rompido en 1956, 1977, 1989 y 2001.

susceptibilidad de un ecosistema a ser invadido (colonización y establecimiento de individuos de una especie) está influenciada por la suma de las interacción de los procesos físicos y biológicos que operan a escala local. Las dunas costeras móviles y semimóviles en ambiente mediterráneo son ecosistemas con mucho espacio libre, debido a la baja cobertura de vegetal, y con especies de escasa habilidad competitiva. Los procesos que controlan la composición y abundancia de las comunidades de plantas de dunas costeras están determinados principalmente por factores abióticos como la movilidad de las arenas, la salinidad (spray salino), la escasez de nutrientes y el estrés hídrico, muy acusado en verano (Maun 2009). En la flecha litoral la invasión se ha producido en zonas donde las comunidades de vegetación son abiertas, dominadas por herbáceas, muchas de ellas anuales, y con un escaso número de especies leñosas de tipo caméfitos, como *Thymus carnosus*, *Helichrysum picardii* y *Artemisia crithmifolia*.

Las características de esta retama que consideramos claves para que haya sido capaz de invadir las dunas interiores son: pronta madurez sexual, producción de una elevada cantidad de semillas, eficiente sistema de dispersión de las semillas y capacidad de establecerse en un medio con cierta movilidad de arenas, suelos pobres en nutrientes y con aguas subterráneas cuyos valores de salinidad pueden ser muy altos.

### Producción de semillas

Mediante del uso de técnicas dendrocronológicas se ha podido establecer que la edad de la primera reproducción de retama es de 6 años (edad en la que más del 50% de los individuos producen frutos), si bien se ha observado que pueden fructificar individuos de 2 años (menos del 4%). La producción anual de frutos es muy alta y presenta una fuerte variación interanual, relacionada con el régimen de precipitaciones. Se ha estimado que la producción puede alcanzar los 2800 frutos/m<sup>2</sup> bajo la copa de retama en años húmedos, descendiendo hasta los 330 frutos/m<sup>2</sup> en años muy secos. Esto significa que una retama de tamaño medio (de 8 metros de diámetro de copa) puede producir entre 140.000 y 17.000 frutos (semillas) cada año. La predación de semillas es muy importante en zonas con ganado (cabras y ovejas), donde la producción anual se puede llegar a consumir completamente (Zunzunegui *et al.* en preparación). Sin embargo, en zonas sin ganado la predación es muy baja y la realizan pequeños coleópteros de la familia Bruchidae, la liebre (*Lepus granatensis*) y el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) (Muñoz Vallés 2009).

### Dispersión de semillas

Las semillas de retama no tienen adaptaciones morfológicas evidentes para su dispersión; los frutos caen al suelo y permanecen bajo la copa de la planta, de forma que, en ausencia de dispersores, solo fuertes vientos podrían desplazar frutos a unos pocos metros (3-5 m) de la planta madre. En ausencia de un dispersor activo, el retamar podría haber avanzado hasta 500 m durante los últimos 45 años; sin embargo, se ha calculado que el avance en ese período ha sido de unos 4 km.

Los principales dispersores de semillas de retama en las dunas del suroeste de España son el conejo, la liebre y en mucha menor medida el ganado doméstico, cabras y ovejas. En el área de estudio, Dellaio *et al.* (2006, 2008) establecieron que el principal dispersor de la especie es el conejo, a corta, media y larga distancia. El análisis de las fecas de los conejos indicó que una media anual de 2,4% de fecas contiene semillas de retama. La mayor proporción de fecas con semillas se observó en verano y otoño, 3,4% y 4,3% respectivamente, coincidiendo con el período en el que los frutos están disponibles en el suelo. Los frutos de retama constituyen un recurso importante como complemento alimenticio del conejo, ya que en estas fechas su principal alimento (herbáceas anuales) está ausente. Se ha estimado que, en el área de estudio, cada conejo puede dispersar entre 2400 y 4000 semillas al año; y que, en áreas que la retama aún no ha conseguido colonizar, la lluvia de semillas es del orden de 2500 semillas por hectárea y año. El conejo, además, no solo dispersa las semillas, sino que también duplica la tasa de germinación, incrementándola hasta el 24%.

### Establecimiento de la retama

La germinación y supervivencia de retamas en las dunas aún no se ha estudiado; sin embargo, a partir de datos indirectos se pueden obtener varias conclusiones sobre las limitaciones relativas a la tolerancia al enterramiento y la salinidad, y que se tendrán que contrastar empíricamente en el futuro. Esta retama no tolera el enterramiento por las arenas; de hecho, en áreas con alta movilidad de arenas aún no colonizadas, y que reciben semillas por dispersión de los conejos, se ha observado que la germinación de semillas es nula. Según estudios sobre la expansión de retama en zonas de más reciente formación de la flecha (Gallego Fernández *et al.* en preparación), es necesario que se forme un cordón dunar costero que limite el aporte de arenas desde la playa y disminuya la movilidad para que comience el establecimiento

de la especie. Además, el análisis de la expansión a lo largo de la flecha en los últimos 45 años (Muñoz Vallés 2009) muestra que, si bien el avance de la retama se ha producido principalmente por las zonas más interiores hacia el este y oeste, con velocidades superiores a los 50 m/año, el avance hacia la línea de costa ha sido de solo 0,9 m/año, mostrando que ha existido una fuerte limitación al establecimiento, relacionada con el incremento de movilidad de las arenas en dirección a la playa. La retama, sin embargo, es tolerante a la salinidad. En el área de estudio la especie puede utilizar las aguas subterráneas del acuífero dunar, muy cercanas a la superficie (0,7 - 2 m de profundidad), y cuyos valores de salinidad son variables, habiéndose medido conductividades de hasta 16 mS/cm. También se ha observado que, en zonas donde se han producido roturas del cordón costero debido a la erosión por tormentas y ha entrado agua de mar en el retamar, muere toda la parte aérea de la planta, si bien ésta es capaz de rebrotar desde la base.

### PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE EXPANSIÓN

Como se expuso, la expansión de esta retama se produjo a partir de la zona central de la flecha litoral, donde

fue plantada a principios del siglo XX. Sin embargo, la velocidad de expansión y el incremento de cobertura no han sido homogéneos en el espacio y en el tiempo (figura 3). Además de las limitaciones ya comentadas, debido a factores físicos (movilidad de arenas) y de la falta de competencia por parte de otras especies el proceso de invasión ha estado condicionado por la efectividad en la dispersión de semillas, mediada por dos factores: la abundancia del principal dispersor de semillas, el conejo, y la presencia de ganado. Ambos factores están directamente relacionados entre sí y con el tipo de gestión del área.

Hasta 1989 el pastoreo de ganado doméstico se realizaba en toda el área, si bien la presión ganadera no era homogénea. La mayor presión se producía en la zona oeste, de acceso al área, debido a que se podía recorrer en jornadas de un día, mientras que ir a la zona este implicaba un mayor período de tiempo y, además, en verano la falta de agua era una limitación importante para estancias largas. Desde 1989, tras la declaración de la mayor parte de la flecha litoral como espacio natural protegido, el pastoreo solo está permitido en los primeros 3 km situados más al oeste; sin embargo, al no existir vallas de delimitación, el ganado suele adentrarse algunos kilómetros hacia el este de la flecha, en territorio protegido. La variación espacial en el uso y la gestión de la flecha litoral ha tenido una gran repercusión sobre las poblaciones de conejo. Su presencia en la zona oeste es relativamente más baja,

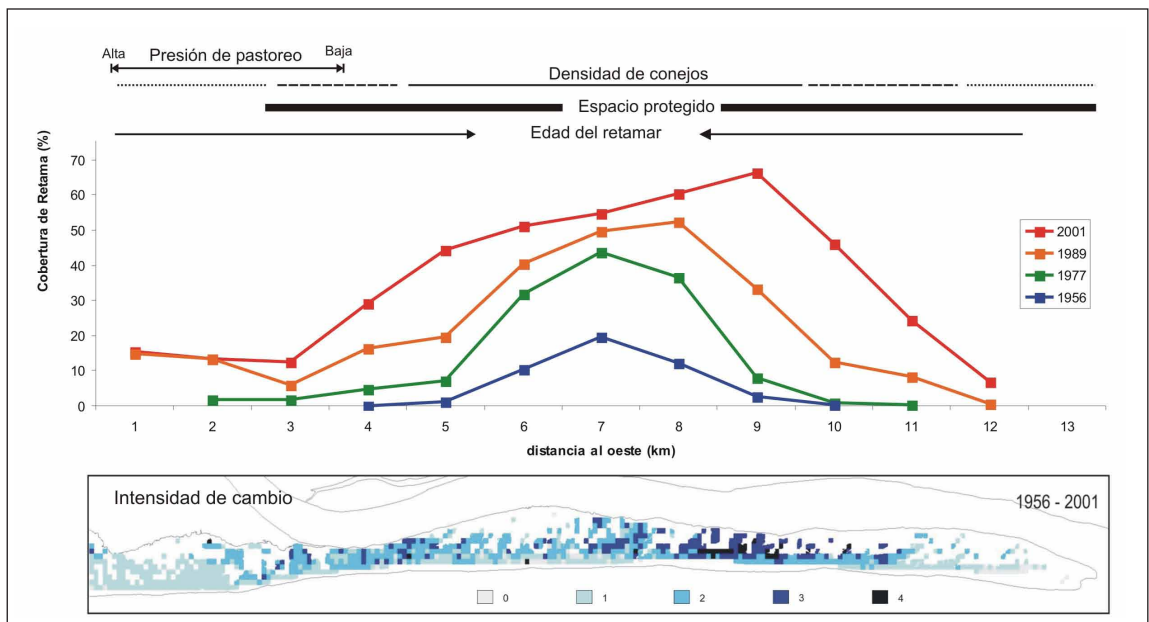


Figura 6. Factores que influyen en la expansión de retama: presión de pastoreo, densidad de conejos y gestión de conservación. Porcentaje de cobertura de retama en sectores de 1 km de anchura a lo largo de la flecha litoral en 1956, 1977, 1989 y 2001. Cartografía de la intensidad de cambio de cobertura de retama en el período 1956-2001: 0 = sin cambio; 1 = incremento hasta 25% de cobertura; 2 = incremento de 25-50%; 3 = incremento de 50-75%; 4 = incremento de 75-100%.

como se refleja en la densidad de madrigueras de conejo existente (Dellafiore *et al.* 2008). La menor presencia de conejos suponemos que se debe principalmente a que el ganado consume casi en su totalidad tanto la vegetación herbácea, recurso alimenticio principal del conejo, como los frutos de retama, recurso alimentario muy importante en verano. Como se puede ver en la figura 3, el mayor incremento de cobertura de retama entre 1956 y 1977 se produjo en el sector central, donde se realizó la plantación, observándose cómo en 1977 la especie había colonizado la mayor parte del área de estudio y la distribución espacial de la cobertura seguía un patrón simétrico respecto a la zona central. Sin embargo, en años posteriores la distribución espacial de cobertura rompe esa simetría, debido, por un lado, a un mayor incremento relativo de cobertura entre los kilómetros 9 y 10, donde existe una alta densidad de conejos y no hay presión ganadera; y por otro, a que hay un menor incremento de cobertura entre los kilómetros 1 a 4, donde la presencia de conejo es más baja y hay una presión de pastoreo decreciente de oeste a este. Los bajos valores de cobertura en el extremo este se deben a que las dunas de los kilómetros 12 y 13 se formaron con posterioridad a 1956 y 1990 respectivamente; de hecho, la retama aún no ha colonizado el kilómetro más oriental de la flecha litoral.

### EFFECTOS DE LA INVASIÓN DE RETAMA SOBRE EL SISTEMA DUNAR

Las dunas costeras son ecosistemas donde las fuertes restricciones ambientales suponen un filtro poderoso que limita la composición y abundancia de las comunidades de plantas (también de otros grupos de organismos). De hecho, las dunas suelen presentar numerosas especies exclusivas que no pueden vivir en otros tipos de ecosistemas, y muchas de ellas suelen ser endémicas. En este tipo de ambiente, la presencia de plantas leñosas de gran porte suele provocar cambios en el suelo y en el microclima, alterando en mayor o menor medida los filtros ambientales y, por lo tanto, la composición y abundancia de la vegetación.

Muñoz Vallés *et al.* (2011) observaron que, tras su establecimiento, esta retama produce bajo su copa, en comparación con las zonas abiertas de duna, una significativa atenuación de las temperaturas extremas, en especial durante las estaciones más frías y la más cálida,

conservando una humedad relativa mínima mayor y enriqueciendo el suelo con nutrientes y materia orgánica. Esto último se produce por la acumulación de hojarasca



Figura 7. Alta cobertura de vegetación herbácea bajo la copa de retama, resultado del proceso de facilitación.

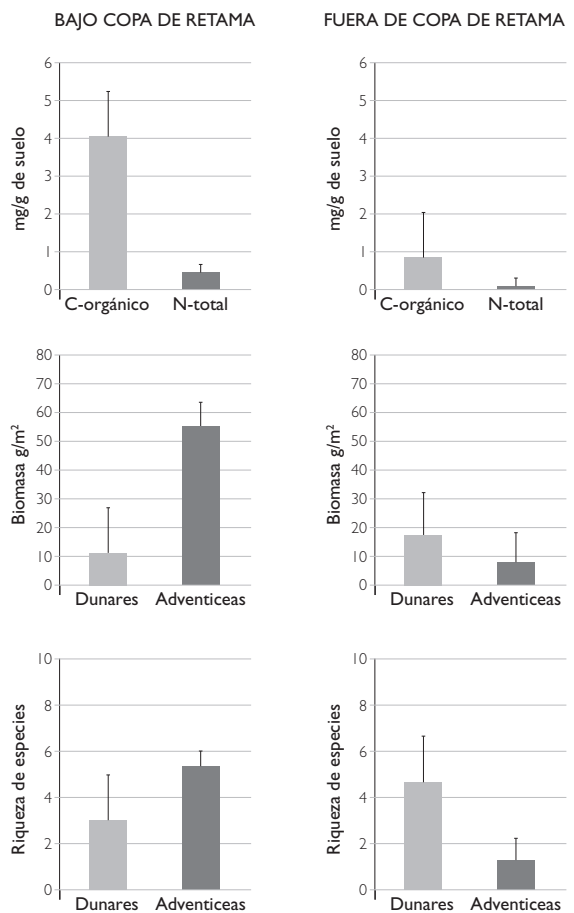


Figura 8. Valores medios bajo y fuera de la copa de retama: contenido en carbono orgánico y nitrógeno total del suelo, y biomasa y riqueza de especies dunares y adventicias.

y sobre todo por el hecho de que la retama es una especie fijadora de nitrógeno atmosférico. También, al proporcionar una protección frente a la alta radiación, la estructura aérea de retama estaría reduciendo la pérdida de agua por evaporación y transpiración bajo su copa. Otro efecto del establecimiento de esta retama, muy importante para el ecosistema dunar, es la disminución de la movilidad de las arenas, al reducir la velocidad del viento y la superficie de suelo sin cobertura vegetal.

Los cambios de las características ambientales que ocasiona la retama bajo su copa facilitan la instalación de otras especies de plantas, produciéndose por lo tanto un aumento de la biomasa vegetal y de la riqueza de especies, herbáceas anuales en su mayor parte. De esta forma, la vegetación de las dunas interiores aparece estructurada como un sistema de parches o “islas fértiles”, limitadas por el alcance de la influencia de la copa de retama, en una matriz ambientalmente más restrictiva. Aunque el efecto de retama sobre la vegetación es claramente positivo, en términos de biomasa y riqueza de especies, el mecanismo de facilitación es muy selectivo. Bajo la copa de retama se favorece la entrada al sistema dunar de un elevado número de especies adventicias, cuya proporción respecto a la riqueza total iguala a la de especies propias de sistemas dunares. El resultado del establecimiento de retama a escala del sistema dunar completo es, por lo tanto, la aparición de “islas” con alta biomasa y diversidad de especies adventicias en una matriz en la cual los valores de biomasa son bajos y la riqueza de especies, dominada por especies exclusivas de dunas, es pobre. Conforme el retamar aumenta de cobertura, las “islas” coalescen, llegando a desaparecer el espacio abierto dunar, y con él las especies características de dunas.

Junto al proceso de facilitación expuesto, bajo la retama se produce una fuerte competencia con las especies dunares existentes, que pueden desaparecer. Como consecuencia de esta interacción, y a nivel de todo el sistema dunar, numerosas especies características de ecosistemas dunares están seriamente amenazadas, entre ellas *Thymus carnosus*, que tiene en la flecha su población más importante en la región y está catalogada como en peligro de extinción en Andalucía.

En conclusión, la expansión de retama ha cambiado radicalmente el ecosistema dunar invadido, mediante la sustitución de comunidades singulares por otras que, aunque más diversas, están compuestas por especies de otros ecosistemas terrestres.

## REFERENCIAS

- Davis, MA. 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28: 696-704.
- Dellafore C, S Muñoz & JB Gallego Fernández. 2006. Rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) as dispersers of *Retama monosperma* (L.) Bois seeds in a coastal dune system. *Ecoscience* 13: 5-10.
- Dellafore CM, JB Gallego Fernández & S Muñoz Vallés. 2008. Habitat use for warren building by European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in relation to landscape structure in a sand dune system. *Acta Oecologica* 33: 372-379.
- Dellafore CM, JB Gallego Fernández & S Muñoz. 2010. The rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) as a seed disperser in a coastal dune system. *Plant Ecology* 206: 251-261.
- Gallego Fernández JB, S Muñoz Vallés & C Dellafore. 2006. Flora y Vegetación de la Flecha de Nueva Umbría (Lepe, Huelva). Ayto. Lepe, 134 pp.
- Gallego Fernández *et al.* en preparación.
- Jørgensen RH & J Kollmann. 2008. Invasion of coastal dunes by the alien shrub *Rosa rugosa* is associated with roads, tracks and houses. *Flora* 204: 289-297.
- Kith y Tassara M. 1946. El problema de las dunas del SO de España. *Revista de Montes* 11: 414-419.
- Maun MA. 2009. The biology of coastal sand dunes. Oxford University Press, Oxford, 265 pp.
- Muñoz Vallés S. 2009. Composición y estructura de la vegetación de la Flecha Litoral de El Rompido, Huelva: Estudio de la expansión de *Retama monosperma* (L.) Boiss. y su efecto sobre las comunidades del sistema dunar. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Muñoz Vallés S, JB Gallego Fernández & CM Dellafore. 2009. Estudio florístico de la Flecha Litoral de El Rompido (Lepe, Huelva). Análisis y catálogo de la flora vascular de los sistemas de duna y marisma. *Lagascalia* 29: 43-88.
- Muñoz Vallés S, JB Gallego Fernández, CM Dellafore & J Cambrollé. 2011. Effects on soil, microclimate and vegetation of the native-invasive *Retama monosperma* (L.) Boiss. in coastal dunes. *Plant Ecology* 212: 169-179.
- Valéry L, H Fritz, JC Lefeuvre & D Simberloff. 2009. Ecosystem-level consequences of invasions by native species as a way to investigate relationships between evenness and ecosystem function. *Biological Invasions* 11: 609-617.
- Valéry L, H Fritz, JC Lefeuvre & D Simberloff. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* 10: 1345-1351.
- Zunzunegui *et al.* en preparación.