



**Universitat de les  
Illes Balears**

Facultat de Ciències

**Memòria del Treball de Fi de Grau**

# Fisiologia comparada de diverses espècies natives e invasoras de Mallorca

Lucía Jiménez Álvarez

**Grau de Biologia**

Any acadèmic 2017-18

Treball tutelat per Jaume Flexas Sans

\*Departament de Biologia

S'autoritza la Universitat a incloure aquest treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació	Autor		Tutor	
	Sí	No	Sí	No
	X		X	

Paraules clau del treball: *Whitania somnifera*, *Hyoscyamus albus*, *Nicotiana glauca*, *Physalis peruviana*, morfologia, fisiologia.



## Índice

Resumen y abstract	4
Introducción	5
Material y métodos	10
Resultados	16
Discusión	19
Conclusión	22
Agradecimientos	22
Bibliografía	23

## Resumen

En el presente estudio se añade información, por primera vez, sobre caracteres morfo-fisiológicos de las especies nativas *Whitania somnifera* e *Hyoscyamus albus*, y las especies invasoras *Nicotiana glauca* y *Physalis peruviana*, presentes en las Islas Baleares. El trabajo experimental consiste en el estudio morfológico y fisiológico de las hojas de dichas especies, para así comprobar las diferencias entre los grupos de nativas e invasoras, y las causas potenciales de una mayor capacidad adaptativa de las invasoras. Los datos obtenidos muestran que hay grandes diferencias entre invasoras y nativas en cuanto a las medidas de morfología como el área foliar y la masa foliar específica (LMA), teniendo las invasoras hojas de mayor superficie pero menor LMA y densidad. En cuanto a la fisiología, se han obtenido resultados significativos en la medida de fotosíntesis y la eficiencia intrínseca en el uso del agua, siendo ambos parámetros superiores en invasoras, lo que muy probablemente contribuye a su mayor crecimiento y capacidad de adaptación.

## Abstract

In the present study information is added, for the first time, on morpho-physiological characters of the native species *Whitania somnifera* and *Hyoscyamus albus*, and the invasive species *Nicotiana glauca* and *Physalis peruviana*, present in the Balearic Islands. The experimental work consists of the morphological and physiological study of the leaves of the species, in order to verify the differences between the groups of native and invasive, and the potential causes of a greater adaptive capacity of the invaders. The data show that there are large differences between invasive and native in terms of morphology measures such as leaf area and specific leaf mass (AML), with the largest invasive leaves and the smallest AML and density surface. In terms of physiology, its result obtained in the measurement of photosynthesis and the intrinsic efficiency in the use of water, being the parameters higher in the invasions, which can contribute to its greater growth and adaptability.

## **Introducción**

Uno de los impactos biológicos consecuentes del cambio climático son las alteraciones en la distribución de especies (Lloret et al., 2005). Las variaciones del clima hacen más propicias las condiciones de los ecosistemas, favoreciendo así la distribución y expansión de las plantas invasoras (McNeely, 2001).

En la actualidad, y con motivo de una gran globalización respecto al tráfico y comercio de especímenes, se ve favorecido el auge de las especies invasoras (Shine, 2000). Se definen plantas invasoras como aquellas especies exóticas cuya introducción provoca o puede causar daños económicos, ambientales o de salud (Mullin, 2000). Por otro lado, existe una definición centrada en cómo estas especies modifican el ecosistema invadido, es decir, está enfocada en los efectos provocados tras la invasión (Moragues, 2006).

Opuestamente a las especies descritas anteriormente, se encuentran las especies nativas, las cuales se describen por su localización circunscrita a su área de distribución natural (Moragues, 2006).

Se considera que las invasiones biológicas son uno de los importantes peligros para preservar los ecosistemas naturales y con ello la biodiversidad (Shine, 2000). Así, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), valora que la invasión biológica se encuentra en el segundo puesto de amenazas importantes para la conservación de la biodiversidad del mundo, ya que en primer lugar se encuentra la directa perturbación de los ecosistemas (UICN., 2018).

Al igual que es necesario conocer la ecología de las especies invasoras para así comprender sus impactos antropogénicos en los ecosistemas y paisajes, también se precisa el conocer los procesos sociales para la gestión de conservación de estas especies invasoras, ya que estas crean un problema para las agencias encargadas en esto, debido a uno de sus efectos principales sobre los ecosistemas invadidos, como es la pérdida de biodiversidad (Bardsley & Edwards-Jones, 2006).

La llegada de las especies invasoras a los nuevos ecosistemas, causa efectos negativos sobre ellos mismos en relación a su funcionamiento, como por ejemplo cambios en el ciclo hídrico, suministro del agua, control de inundaciones, etc (McNeely, 2001), o bien afectando a los demás componentes del ecosistema, como es el desplazamiento de las plantas nativas, e incluso de especies animales, y pudiendo dañar así de manera irreversible áreas sensibles desde el punto de vista ecológico, ocasionando pues pérdidas económicas graves. En esta llegada de especies

invasoras entra en juego el hombre, siendo el principal agente dispersor de este tipo de especies, causando un problema ambiental global (Moragues, 2006).

El problema que causan estas especies invasivas es distintivo dependiendo si hablamos de ecosistemas insulares o peninsulares. En primer lugar, hacemos referencia a los ecosistemas insulares, ya que, al estar aislados, están provistos relativamente de pocas plantas, carnívoros, herbívoros y descomponedores. Por ello, la sustentación de los procesos esenciales es más difícil y esto hace que estos ecosistemas sean más vulnerables a la invasión (Moragues, 2006).

De forma general, los efectos de la inclusión de nuevas especies de plantas en un ecosistema son los siguientes:

- Extinción de especies nativas (Courtenay, 1997), y debilitamiento de la zona.
- Competición por el espacio y requerimientos (recursos) con las plantas nativas (Standish et al., 2004).
- Transformación de las propiedades geomorfológicas de la zona invadida (Hilton et al., 2002).
- Cambios en los aspectos de la biología reproductiva de las especies nativas, a través de la competencia por los dispersores y polinizadores (Moragues and Traveset, 2005).
- Alteraciones en las cadenas tróficas de los ecosistemas (Moragues, 2006).
- Translocación de los sistemas hídricos y de incendios (Mack et al., 2000).
- Introducción de sustancias alelopáticas (Callaway and Aschehoug, 2000).
- Favorecimiento de la entrada de patógenos y/o parásitos (Moragues, 2006).
- Devaluación de especies nativas y causando pérdidas económicas y de identidad cultural (Courtenay, 1997).
- En el caso de que la especie invasora sea próxima genéticamente a la de la región huésped, puede ocasionar además un problema de contaminación genética, interfiriendo así en el desarrollo genético de las poblaciones autóctona, y causando efectos más fuertes sobre las especies nativas (Moragues, 2006).

Estas consecuencias indican la necesidad de análisis fisiológicos de las especies invasoras y su posterior comparación con estudios realizados en especies nativas, ya que permitirán realizar un control y prevención exhaustivos, cuyo objetivo principal es identificar especies potencialmente invasoras antes de que afecten a los ecosistemas (Hulme, 2003).

En cuanto al ámbito sanitario, a pesar de que la incidencia es moderada, se ha detectado la aparición de ciertas alergias, y se ha descubierto que se deben a la propagación de especies invasoras. Dentro del ambiente sanitario, conviene destacar uno de los efectos indirectos propiciado por especies invasoras siendo el uso abundante de plaguicidas, ya que los factores de control naturales de estas plantas no se encuentran en las zonas invadidas (Moragues, 2006).

Las especies invasoras se diferencian de las nativas por sus parámetros fisiológicos entre otras cosas, como son altas tasas de fotosíntesis, respiración y transpiración (Roy, 1990). Se ha demostrado que las invasoras tienen mayor fracción de masa foliar que las nativas, por tanto mayor proporción de área foliar (a mayor masa de área foliar mayor tasa fotosintética), y menor masa radicular con respecto a estas (Wilsey y Polley 2006), lo que conlleva a un crecimiento e invasión más rápidos. Muchos estudios han comprobado que el crecimiento de plantas invasoras es más fuerte por su respuesta positiva ante cambios ambientales que les proporcionan mayor disponibilidad de los recursos: altos niveles de suministro de agua, concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> y deposición de nitrógeno; recursos que suponen bajos para las plantas nativas (He et al., 2018).

Todas las especies invasoras son candidatas para el desarrollo de un programa de control biológico. Sin embargo, algunas especies están tan estrechamente relacionadas con cultivos de importancia económica (Mullin, 2000).

Los costes ocasionados por la invasión son debidos a (Moragues, 2006):

- Pérdidas en la recolecta.
- Pérdidas a nivel paisajístico y turístico.
- Inversión en plaguicidas e investigación para erradicarlas.
- Estrategias para su prevención.

Independientemente del medio que colonicen, las características más importantes de las especies invasoras son: dispersión vegetativa, grandes hojas, floración estival, extenso período de floración y dispersión zoócora y anemócora (Richardson et al., 2000). Estas características se relacionan con la capacidad potencial colonizadora del hábitat y el óptimo uso de los recursos. Por otro lado, los caracteres del ciclo biológico se encaminan a beneficiar la expansión de estas plantas en el período de latencia. Estas características no son únicas ni esenciales para este conjunto de plantas. No se ha demostrado que exista ningún patrón universal que demuestre la culminación de estas especies invasoras, sino que este patrón está determinado por: el objetivo de la introducción, la capacidad de adaptación de la

propia planta. Se ha demostrado que la predisposición a ser invadido es directamente proporcional a mayor grado de perturbación (Hobbs & Huenneke, 1992).

Además de estas características existen caracteres que se pueden relacionar con la capacidad invasora: gran producción de semillas, alta tasa de crecimiento en condiciones favorables, sus semillas son factibles durante un largo periodo de tiempo, (Rejmánek & Richardson, 1996), aptitud de autofecundación, sistemas de reproducción asexual, frente a condiciones adversas como la tala o la quema, son capaces de rebrotar, poseen sistemas de defensa ante depredadores, tienen buena destreza competitiva, son especies eurioicas, es decir, toleran un amplio rango de variaciones del medio, variabilidad genética, contienen baja cantidad de ADN nuclear, consecuentemente, la selección natural proporciona un periodo de generación mínimo debido a su pequeño genoma (Moragues, 2006).

Cabe destacar que para que una especie sea invasora, el clima y las condiciones ambientales han de ser similares a sus ecosistemas originales (Moragues, 2006).

Conviene añadir, que además de la dispersión natural, zoócora y anemócora como hemos mencionado anteriormente, existen dos vías más, en las cuales el hombre es el vector principal: una sería la importación deliberada por el hombre, como plantas de cultivo o forrajeras, usadas para la repoblación forestal entre otras, o bien son introducidas de manera involuntaria (Mack et al., 2000), siendo un ejemplo el caso de una equívoca mezcla de semillas entre otras (Moragues, 2006).

Los ecosistemas que se encuentran ocupados por especies nativas, tienen ciertas características que hacen viable la invasión, como son: la vegetación, la existencia de recursos o el tipo de bioma, y la respuesta del ecosistema y de la propia especie frente a la invasión (Moragues, 2006).

Estudios realizados previamente por parte de la fisiología vegetal, han demostrado diferencias fisiológicas en diversos parámetros entre especies nativas e invasoras. Se ha descubierto que el grosor y la densidad de las hojas de las especies invasivas son mayores que los de las plantas nativas, y consecuentemente el SLA (Specific leaf area) de las invasoras es mayor que en nativas (McDowell, 2002). Además, la mayor capacidad fotosintética es característica de las plantas invasoras (Xiong et al., 2004). En cambio para el estudio del potencial hídrico no hubo una tendencia general significativa que fuera diferente entre invasoras y nativas (Cavaleri & Sack, 2010). La información cuantitativa sobre el área foliar por área mejorará la comprensión de la taxonomía de los grupos funcionales de las plantas, la regulación



fisiológica de las plantas y los controles ambientales sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Cheng et al., 2014). Otros estudios demostraron diferencias significativas en cuanto a características de especies invasoras y nativas, como por ejemplo el caso de la invasiva *Wedelia trilobata*, la cual tiene mayor masa por área foliar y mayor altura (diferencia menos significativa) que *Wedelia urticifolia*, nativa; en cambio, la invasora tiene menos Relative growth rate (He et al., 2018).

Haciendo referencia al clima Balear, se sabe que las Islas Baleares es conjunto de cinco islas que forman un archipiélago localizado centralmente en la Cuenca del Mediterráneo Occidental. (Bardsley & Edwards-Jones, 2006). Generalmente el de las islas baleares es de tipo mediterráneo, aunque se distingue un gradiente climático latitudinal y altitudinal que produce variaciones en las características ambientales de las diferentes islas. En las islas Baleares se reconocen distintos pisos bioclimáticos, entre ellos el termomediterráneo. En cuanto a los tipos de ombroclimas, encontramos desde el semiárido, en las islas encontradas más al sur del archipiélago, hasta el húmedo en Menorca y las montañas de Mallorca (Rivas-Martínez et al., 1992).

En conjunto, la flora Balear contiene una proporción relativamente baja de especies invasoras con respecto a otras islas del Mediterráneo (8,4%), en cambio, Mallorca es la isla con mayor número de especies exóticas, ya que contiene el 90% de todos los taxones registrados. La mayoría de estos taxones pertenecen a las familias Solanaceae, Iridaceae y Euphorbiaceae. (Bardsley & Edwards-Jones, 2006). Hasta el momento, las especies invasoras de las Baleares no han sido estudiadas desde el punto de vista fisiológico.

Debido a la problemática de estas especies invasoras, sobre todo enfocándose en el sistema insular y su vulnerabilidad ante esto, el objetivo de nuestro trabajo es conocer las diferencias a nivel fisiológico entre especies nativas e invasoras en las Islas Baleares, principalmente en la Isla de Mallorca. Este estudio lo enfocaremos en cuatro especies concretas, siendo dos nativas: *Withania somnifera* y *Hyoscyamus albus* L. y dos invasivas: *Nicotiana glauca*. R.C. Graham y *Physalis peruviana*.

## Material y métodos

El material vegetal utilizado en este estudio consiste en especies nativas e invasoras (Ver Tabla 1).

Especies nativas:

*Withania somnifera*: conocida comúnmente en castellano como Oroval. Su distribución se centra en Alicante, Castellón, Valencia e Islas Baleares (Ibiza, Mallorca y Menorca), generalmente por el Mediterráneo -meridional. El período de floración de esta especie se sitúa en los meses de Mayo hasta Agosto, es decir, florece a finales de la primavera y en verano, e incluso en otoño. Habitan en matorrales ruderales soleados, y tiene un aspecto de arbusto propio de lugares bastante alterados pero siempre secos y soleados. Tiene hojas y tallos cubiertos de pelos, las hojas son más o menos ovaladas. Las flores salen en grupos compactos en las axilas de las hojas, tienen forma de campanilla de color verdoso. Cuando fructifica el cáliz se cierra encima del fruto, este es una pequeña baya roja (Rita, 2007).

*Hyoscyamus albus*: llamada en castellano hierba loca, o beleño dorado o blanco, y lechuga silvestre. Su distribución por las islas baleares es en Cabrera, Formentera, Ibiza, Mallorca y Menorca, aunque por lo general su distribución es mediterránea. La época de floración de esta especie es a finales de primavera y verano, (abril, mayo, junio, julio, agosto, septiembre). En cuanto a sus hábitats las encontramos en los márgenes de los campos y caminos, campos baldíos, basureros y paredes, es decir, en zonas más o menos perturbadas. Sus características a destacar son, hojas de margen lobulado, de color verde glauco y de tacto carnoso. Al florecer desarrolla una larga inflorescencia y sus flores de color amarillo limón con venas lilas permanecen apiladas en el tallo; su cáliz crece tras la floración. A pesar de ser una planta venenosa se ha usado en medicina como analgésico, o por sus propiedades psicotrópicas (Rita, 2007).



Especies invasoras:



*Physalis peruviana*: Es una planta invasora, procedente de la zona de los Andes (Colombia), (Puente., et al 2011) también es conocida como uchuva. Se ha encontrado en dos zonas de las Islas Baleares, siendo Mallorca, Valldemosa, (Canyelles & Salom, 2003), y en la isla de Ibiza (Gallego et al., 2004). Esta especie pertenece a la familia de solanaceae. Hierba perenne, a veces con la base lignificada, densamente pubescente, con pelos simples. Tallos simples o ramificados en la parte inferior. Hojas ampliamente ovadas, acuminadas, cordiformes, enteras o ligeramente dentadas,

geminadas. Inflorescencia reducida a una sola flor, axilar. Cáliz campanulado, herbáceo y pubescente en la floración. Corola campanulada, amarilla con manchas purpúreas o pardas. Fruto en baya, el fruto se clasifica como un fruto climatérico dado el incremento en actividad respiratoria y producción de etileno. La uchuva se destaca por ser una fruta con altos contenidos de ácido ascórbico, beta caroteno y vitaminas del complejo B. (Fischer, 2000).

*Nicotiana glauca*: Esta especie se distribuye por Alicante, Barcelona, Castellón, Girona, Tarragona, Valencia e Islas Baleares (Mallorca e Ibiza). Su época de floración es desde abril a julio. Sus hábitats se centran en zonas muy alteradas, como en márgenes de caminos o torrentes. En cuanto a sus características destacamos, que es un arbusto o pequeño árbol de hojas lanceoladas de color glauco y corteza también glauca. Las flores son tubulares de color amarillo. Las otras *Nicotiana* que hay en Baleares son plantas herbáceas y entonces no se pueden confundir con esta. Florece en primavera hasta el verano (Rita, 2007).

Tabla 1: Tabla resumen. Listado de especies nativas e invasoras usadas en el experimento.

Familia	Nombre especie	Estatus	Fotografía
Solanaceae	<i>Withania somnifera</i>	Nativa	
Solanaceae	<i>Hyoscyamus albus</i>	Nativa	

Solanaceae	<i>Physalis peruviana</i>	Invasiva	
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	Invasiva	

Las semillas de las 4 especies (siendo las cuatro especies C3) tanto nativas como invasoras, se recolectaron durante la primavera y el verano de 2017 en praderas nativas de toda Mallorca. El 14 de diciembre de 2017, las semillas fueron sembradas en macetas de plástico, y se hicieron 6 réplicas de cada especie en un suelo bien drenado y húmedo, con pH neutro, el cual fue autoclavado anteriormente. Todas las plantas han sido cultivadas bajo las mismas condiciones de germinación (luz, humedad y presión), las cuales fueron controladas durante todo el período de estudio. El riego de estas plantas se realizó según la necesidad, y se fertilizó con la solución Hoagland. Las medidas respectivas al estudio de fotosíntesis/intercelular  $CO_2$ , masa por área foliar, y potencial hídrico se hicieron desde el 12/02/2018 hasta el 02/03/2018. En cuanto a las demás medidas para estudiar los rasgos fisiológicos como son anatomía de la hoja y potencial osmótico se hicieron desde el día 05/03/2018 hasta el 16/03/2018.

Tabla 2: Parámetros morfológicos medidos en este experimento. PS: peso seco (g); T: grosor (cm); AF: área foliar ( $cm^2$ ); LMA: masa por área foliar ( $g\ m^{-2}$ ); LD: densidad foliar ( $g\ cm^{-3}$ ); RWC: contenido hídrico relativo (%). Parámetros fisiológicos medidos en

el experimento: Fotosíntesis ( $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ); Gs: conductancia estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ); ETR: Transporte de electrones tilacoidal ( $\mu\text{mol electrones m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ).

<b>Parámetros morfológicos</b>	<b>Descripción</b>	<b>Unidades</b>
PS	Peso seco	g
T	Grosor	cm
Área	Área foliar	$\text{cm}^2$
LMA	Leaf mass per area	$\text{g m}^{-2}$
LD	Densidad foliar	$\text{g cm}^{-3}$
RWC	Contenido hídrico relativo	%
<b>Parámetros fisiológicos</b>	<b>Descripción</b>	<b>Unidades</b>
$A_N$	Fotosíntesis neta	$\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{ s}^{-1}$
$g_s$	Conductancia estomática	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{ s}^{-1}$
ETR	Transporte de electrones tilacoidal	$\mu\text{mol electrones m}^{-2}\text{ s}^{-1}$

### **Intercambio de gases:**

Primeramente, hicimos las medidas respectivas a intercambio de gases mediante el sistema de fotosíntesis portátil Li-6400 (Li-cor Inc., nebraska, EEUU): esencialmente, se trata de una técnica espectroscópica: existen unas bandas de absorción características del  $\text{CO}_2$  y otras del  $\text{H}_2\text{O}$ . El aire se hace circular mediante una bomba en un circuito en el que se incluye la hoja que fotosintetiza, y se miden las

concentraciones de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O antes y después de pasar por la hoja: se calculan entonces la tasa de fotosíntesis y transpiración. La ubicación en la cabeza de los IRGAs en el Li-6400 mejora la sensibilización frente al sistema clásico de ubicación en el cuerpo principal o consola. Las medidas obtenidas con este aparato son: Fotosíntesis neta (A<sub>N</sub>), Transpiración (E), T° del aire y de la hoja, HR, PAR, además de las estimaciones de conductancia estomática (g<sub>s</sub>) y conductancia de CO<sub>2</sub> en el mesófilo (C<sub>i</sub>).

El IRGA determina las tasas de fotosíntesis (A<sub>N</sub>) y de transpiración (E).

$$A_N = (\text{Flujo de aire} \times \Delta\text{CO}_2) / \text{Área foliar}$$

$$E = (\text{Flujo de aire} \times \Delta\text{H}_2\text{O}) / \text{Área foliar}$$

A partir de éstas pueden calcularse otros parámetros de acuerdo

con la Primera Ley de Fick de los flujos (ec. 1 y 2):

$$1. E = g_{\text{H}_2\text{O}} \times ([\text{H}_2\text{O}_i] - [\text{H}_2\text{O}_a])$$

$$2. A_N = g_{\text{CO}_2} ([\text{C}_a] - [\text{C}_i])$$

En (1) E y [H<sub>2</sub>O<sub>a</sub>] son medidas directamente. Asumiendo un 100% de HR en la cámara subestomática y midiendo la T<sup>a</sup> de la hoja, podemos estimar [H<sub>2</sub>O<sub>i</sub>] y despejar g<sub>H<sub>2</sub>O</sub>.

En (2) A<sub>N</sub> y [C<sub>a</sub>] son medidas directamente. Como g<sub>CO<sub>2</sub></sub> = g<sub>H<sub>2</sub>O</sub> / 1.6, puede despejarse la concentración de CO<sub>2</sub> en la cámara subestomática, [C<sub>i</sub>].

Para asegurar que todas las hojas muestreadas de cada especie tuvieran una edad y una etapa de desarrollo similares, todas las mediciones de intercambio de gases se realizaron en hojas completamente expandidas. Se tomaron muestras de una hoja por individuo y 6 individuos por especie. A mediados de febrero se midió el intercambio de gases foliares de las cuatro especies (*Withania somnifera*, *Hyoscyamus albus* L. (nativas) y *Nicotiana glauca*. R.C. Graham, *Physalis peruviana* (invasoras)). Las medidas de intercambio de gases se realizaron con la densidad de flujo de fotones (PFD) de 1200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, en [CO<sub>2</sub>] ambiental (400 micro mol mol<sup>-1</sup> aire), a 25°C de temperatura del aire, y con una humedad del aire de entrada de 26-29%.

Las condiciones en las que se han hecho las medidas de intercambio de gases son las siguientes:

Tabla 3: Condiciones en las que se han hecho las medidas de intercambio de gases. PARI: del inglés photosynthetically active radiation. Intensidad lumínica (nm); RH-S: humedad relativa (%); T<sup>a</sup> foliar: temperaturas de las hojas (C°). El primer valor mostrado es el promedio y el segundo el error estándar.

	PARI	RH-S	T <sup>a</sup> foliar
<b><i>Hyoscyamus albus</i></b>	1601,97 ± 0,22	64,65 ± 2,80	29,62 ± 0,12
<b><i>Withania somnifera</i></b>	1603,34 ± 0,41	58,09 ± 1,67	29,14 ± 0,07
<b><i>Physalis peruviana</i></b>	1602,94 ± 0,40	56,81 ± 1,14	29,45 ± 0,20
<b><i>Nicotiana glauca</i></b>	1603,22 ± 0,43	59,76 ± 1,33	28,83 ± 0,17

#### **Masa por área, grosor y contenido hídrico relativo:**

En primer lugar se midió el peso fresco de la hoja, es decir, recién cortada de la planta. A continuación, para calcular el área foliar de la hoja usamos el programa imagej, tras haber escaneado cada hoja con las cuales hemos hecho las demás medidas. Seguidamente calculamos el grosor de la hoja, usando como herramienta un pie de rey, y fue tomada tras el escaneo de cada hoja, para el cálculo del área foliar. La técnica es tan simple como realizar la medida cinco veces en cinco zonas diferentes de la hoja, teniendo en cuenta la nerviación foliar, y no medir sobre ella. A la media de estas medidas se la considera el grosor foliar T (del inglés “thickness”). Luego calculamos el peso turgente, introduciendo la hoja en un bote con agua destilada durante 24 horas, cortando un trozo de pecíolo para que no quede aire en los vasos conductores. Al día siguiente ya obtenemos el peso turgente, y finalmente se mete la hoja en la estufa a 120 °C durante 72 horas, teniendo como resultado el peso seco de la hoja.

Una vez que tenemos estas medidas hechas calculamos los parámetros con las siguientes fórmulas:

$$\text{LMA} = \text{PS (peso seco)} / \text{área foliar}$$

$$\text{LD} = \text{PS} / (\text{AF} * \text{T})$$

$$RWC = ((PF-PS) / (PF-PS)) * 100$$

### Análisis estadístico

Para identificar diferencias entre las especies invasoras y nativas, hemos hecho un análisis de varianza (ANOVA). El factor “especies” fue incorporado como efecto aleatorio, y los grupos invasoras / nativas como efecto fijo. Las diferencias significativas fueron aceptadas con un p-valor menor de 0,05. Se usaron 6 réplicas por especies. Los tratamientos estadísticos se hicieron con el programa R (R Core Team (2016)).

### Resultados

Las especies nativas y las invasoras difirieron marcadamente en algunos parámetros foliares, pero no en otros (Tabla 4).

Tabla 4: Comparación de datos entre plantas nativas (*Hyoscyamus albus* y *Withania somnifera*) e invasoras (*Physalis peruviana* y *Nicotiana glauca*). Los parámetros son los siguientes: grosor de la hoja (cm); área foliar (cm<sup>2</sup>); LMA: masa por área foliar (g m<sup>-2</sup>); LD: densidad foliar (g cm<sup>-3</sup>); RWC: contenido hídrico relativo (%). Medias ± error estándar de 6 réplicas por especie. Valores significativos (p<0,05) son denotados en negrita. Para diferencias entre nativas e invasoras, se muestra el valor de p para un ANOVA de dos factores.

	<b>Grosor (mm)</b>	<b>Área foliar (cm<sup>2</sup>)</b>	<b>LMA (g m<sup>-2</sup>)</b>	<b>LD (g cm<sup>-3</sup>)</b>	<b>RWC (%)</b>
<b><i>Hyoscyamus albus</i></b>	0,385 ± 016	28,68 ± 8,21	81,1 ± 13,5	0,21 ± 0,04	63,7 ± 5,97
<b><i>Withania somnifera L.</i></b>	0,433 ± 0,018	26,55 ± 3,41	61,7 ± 5,3	0,14 ± 0,01	85,6 ± 3,3
<b><i>Physalis peruviana l.</i></b>	0,367 ± 0,027	84,15 ± 10,35	34,1 ± 6,7	0,09 ± 0,01	67,7 ± 4,1



<b><i>Nicotiana glauca</i></b>	0,474 ± 0,014	94,40 ± 9,50	41,2 ± 2,1	0,09 ± 0,04	85,7 ± 1,7
<b>DIFERENCIAS NATIVAS/ INVASORAS</b>	p= 0,86	<b>p= 0,007</b>	p= 0,08	p= 0,12	p= 0,89

En esta tabla se han comparado medidas morfológicas de cuatro especies, dos nativas (*Hyoscyamus albus* y *Withania somnifera*) y dos invasoras (*Physalis peruviana* l. y *Nicotiana glauca*). En cuanto a la medida de grosor, no se han obtenido datos significativamente diferentes entre los dos grupos de especies, ni tampoco entre ellas mismas (significación no mostrada), encontrándose en un rango desde 0,367 a 0,474 mm.

Con respecto al área foliar, hay que resaltar la diferencia significativa ( $p < 0,05$ ) entre las especies nativas e invasoras, aproximadamente tres veces mayor el valor de las invasoras, con un rango desde 94,40 a 84.15 cm<sup>2</sup>, mientras que el rango de las nativas se encuentra entre 26,55 y 28,68 cm<sup>2</sup>. Lo contrario ocurre en el caso de la masa por área foliar (LMA), para el que los valores de las nativas duplican aproximadamente ( $p < 0.1$ ) los de las invasoras (Tabla 4). Haciendo referencia a la densidad foliar (LD) podemos ver que nuevamente difieren los valores entre invasoras y nativas, siendo valores muchos más altos los de las nativas, cuyo rango es desde 0,14 a 0,21 g/cm<sup>3</sup>, mientras que las invasoras tienen un rango desde 0,08 a 0,09 g/cm<sup>3</sup>, si bien en este caso las diferencias son marginalmente no significativas.

Para terminar la descripción de los datos obtenidos de medidas morfológicas de estas plantas tenemos el contenido hídrico relativo, cuyos valores difieren entre especies, pero no entre invasoras y nativas (Tabla 4).

Por otra parte, se han encontrado diferencias significativas en algunos parámetros relacionados con la fotosíntesis (Tabla 5).

Tabla 5: Comparación de datos entre plantas nativas (*Hyoscyamus albus* y *Withania somnifera*) e invasoras (*Physalis peruviana* l. y *Nicotiana glauca*). Los parámetros son los siguientes:  $A_N$ : Fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ );  $g_s$ : conductancia estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); ETR: transporte de electrones tilacoidal ( $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); EIUA: eficiencia intrínseca en el uso del agua (cociente entre  $A_n$  y  $g_s$ ). Valores

significativos ( $p < 0,05$ ) son denotados en negrita. Medias  $\pm$  error estándar de 6 réplicas por especie.

	$A_n$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	$g_s$ ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	ETR ( $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	EIUA ( $A_n / g_s$ )	ETR / $A_n$
<i>Hyoscyamus albus</i>	12,2 $\pm$ 0,9	0,167 $\pm$ 0,006	115 $\pm$ 10	73,14 $\pm$ 6,07	9,46 $\pm$ 0,25
<i>Withania somnifera</i>	11,2 $\pm$ 0,8	0,149 $\pm$ 0,007	93 $\pm$ 8	75,43 $\pm$ 4,44	8,31 $\pm$ 0,24
<i>Physalis peruviana</i>	17,3 $\pm$ 0,8	0,176 $\pm$ 0,014	146 $\pm$ 9	8,42 $\pm$ 3,95	8,42 $\pm$ 0,33
<i>Nicotiana glauca</i>	19,3 $\pm$ 0,9	0,207 $\pm$ 0,015	182 $\pm$ 7	95,86 $\pm$ 6,17	9,58 $\pm$ 0,51
<b>ANOVA</b> <i>Diferencias nati / inva</i>	<b>p=0,02</b>	p=0,21	p=0,11	<b>p=0,01</b>	p=0,93

En esta tabla observamos primeramente la medida de fotosíntesis, cuyos valores entre grupo de especies muestran una diferencia significativa, siendo los valores de las invasoras sustancialmente mayores que los de las nativas ( $p < 0,05$ ). En cuanto a la medida de conductancia estomática se ve que no hay diferencias significativas entre los grupos, ni entre especies, encontrándose en un rango de 0.15 a 0.21 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Haciendo referencia al transporte de electrones tilacoidal, contemplamos que hay diferencias notables – aunque marginalmente no significativas ( $p=0,11$ ) entre los distintos grupos, siendo el rango de nativas desde 93 a 115  $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y el de invasoras desde 146 a 182  $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Como consecuencia de la

mayor tasa de fotosíntesis neta en invasoras sin diferencias en conductancia estomática, la eficiencia intrínseca del uso del agua (EIUA) resultó significativamente mayor en las invasoras que en las nativas. Por el contrario, no hubo diferencias en el cociente entre transporte de electrones y fotosíntesis neta ( $ETR / A_N$ ), siendo el rango 8,31-9,58 (Tabla 5).

## Discusión

De una forma general, el presente trabajo ha intentado estudiar posibles diferencias entre las especies nativas e invasoras de las Islas Baleares. Hemos escogido como objeto experimental dos especies nativas: *Whitania somnifera* e *Hyoscyamus albus*, y dos especies invasoras como *Nicotiana glauca* y *Physalis peruviana*.

Las cuatro especies han sido estudiadas en condiciones óptimas, las cuales son reflejadas por los resultados obtenidos. Si bien en dos de las especies los valores de contenido hídrico resultan bajos (Tabla 4), y podrían reflejar un cierto estrés hídrico, los valores de conductancia estomática están en un rango representativo de condiciones óptimas (Tabla 5). Además, las dos especies cuyo contenido hídrico relativo es inferior al 70%, presentan igualmente valores para el cociente  $ETR/A_N$  entre el intervalo de 8-9, que son los valores típicos para plantas  $C_3$  en condiciones óptimas (Flexas et al., 2002).

En primer lugar hablaremos de la morfología entre los grupos de especies donde ya podemos observar (Tabla 4) diferencias de LMA (leaf mass per area, masa por área foliar) y LD (Leaf density, densidad foliar), de acuerdo con lo observado en comparaciones con otras especies, donde estos parámetros suele ser menores en plantas invasoras que en plantas nativas (Pattison et al., 1998). Unos valores menores de LMA y densidad implican que los componentes del mesófilo en la hoja están menos empaquetados, lo que podría facilitar la difusión del  $CO_2$  entre las células resultando en una mayor conductancia del mesófilo ( $g_m$ ), y por tanto favoreciendo una mayor fotosíntesis, como suele observarse en otras especies invasoras (Cavaleri & Sack, 2010). En cambio, en las especies nativas vemos que su LMA y LD, son mayores que en las invasoras, y esto hace que ocurra lo contrario, ya que al ser la hoja más compacta el  $CO_2$  no difundiría con facilidad y por tanto su valor de conductancia del mesófilo sería menor, y su fotosíntesis también (Tambussi, 2005).

Efectivamente, la morfología de las hojas anticipa los resultados observados en los parámetros fisiológicos. Centrándonos en las plantas invasoras y nativas, en cuanto a las medidas de fotosíntesis y conductancia estomática, corroborando estudios realizados previamente en otras especies (Cavaleri & Sack, 2010), las especies invasoras presentan valores de fotosíntesis neta superiores a las nativas (Tabla 5). Siendo las tasas fotosintéticas por unidad de área mayor en las invasoras, y el área foliar de éstas también superior (Tabla 4), la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de hoja es muy superior en las especies invasoras que en las nativas, lo cual puede suponer una enorme ventaja competitiva en términos de crecimiento. No obstante, y al contrario de lo descrito en otras comparaciones entre nativas e invasoras (Cavaleri & Sack, 2010), las diferencias en conductancia estomática no fueron significativas, si bien los valores de las dos invasoras fueron en promedio un 28% superiores a la nativa que presentó valores más bajos (*W. somnifera*). Dado que no hubo diferencias significativas entre especies en los parámetros ambientales durante las medidas (temperatura de la hoja, déficit de presión de vapor – VPD - o humedad relativa en la cubeta; véase Materiales y Métodos), y la tasa de transpiración  $E = g_s \cdot VPD$ , E fue también en promedio apenas un 27% superior en promedio en las invasoras respecto a *W. somnifera* (datos no mostrados). Consecuentemente, tanto la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $A_N / E$ ) como la eficiencia intrínseca (EIUA), fueron significativamente superiores en las invasoras respecto a las nativas. En este estudio discutimos EIUA por ser, de entre las dos estimas de eficiencia, la más estable y útil para comparar entre estudios (Medrano et al. 2002). En estudios realizados anteriormente en otras especies y ecosistemas se ha demostrado justo lo contrario a nuestros resultados, ya que han obtenidos valores significativamente mayores de EIUA en las especies nativas frente a las invasoras, lo que indica que en el caso de esas especies usan menos agua que las especies invasoras para fijar la misma cantidad de CO<sub>2</sub> (Baruch and Goldstein, 1999; Cavaleri & Sack, 2010). De modo más global, comparativas entre especies diversas muestran que hay una correlación negativa entre tasa de fotosíntesis y EIUA (Flexas et al., 2002; Medrano et al., 2002). En consecuencia, este resultado encontrado para estas dos invasoras de Baleares (mayor fotosíntesis y a la vez mayor EIUA) es muy significativo, ya que en condiciones mediterráneas, donde la escasez de agua es el factor más limitante para el crecimiento vegetal, esta combinación de caracteres es una probablemente de gran ventaja en términos de fitness de las especies invasoras, y debería tenerse en cuenta de cara a proyectos para su erradicación. En este sentido, y para confirmar la importancia de estos caracteres, estudios futuros deberían centrarse en verificar

cuáles son las tasas de crecimiento y de consumo de agua de estas especies, en diversas condiciones de abastecimiento hídrico.

Desde el punto de vista fisiológico, cabe preguntarse cómo consiguen estas dos especies invasoras combinar, por una parte, mayores tasas de fotosíntesis con similares conductancias estomáticas que las nativas y, por otra, altas tasas de fotosíntesis con altos valores de EIUA. Aunque en este estudio no ha sido posible determinarla, ambas respuestas apuntan a una mayor conductancia del mesófilo. Como ya se ha anticipado al principio de esta discusión, las características de menor LMA y densidad foliar hacen suponer que las dos especies invasoras podrían tener mayor conductancia del mesófilo. De acuerdo con la teoría vigente (ver p.e. Grassi & Magnani 2005), la tasa de fotosíntesis ( $A_N$ ) está co-limitada por tres factores: conductancia estomática ( $g_s$ ), conductancia del mesófilo ( $g_m$ ) y fotoquímica/bioquímica de la fotosíntesis (representada en este estudio por ETR). El hecho de que las diferencias entre invasoras y nativas sean mucho más significativas para  $A_N$  ( $p=0.02$ ) que para  $g_s$  ( $p=0.21$ ) y ETR ( $p=0.11$ ) sugiere que ninguno de estos dos factores es el más limitante para la tasa de fotosíntesis  $A_N$ , dejando por tanto como único factor posible a la  $g_m$ .

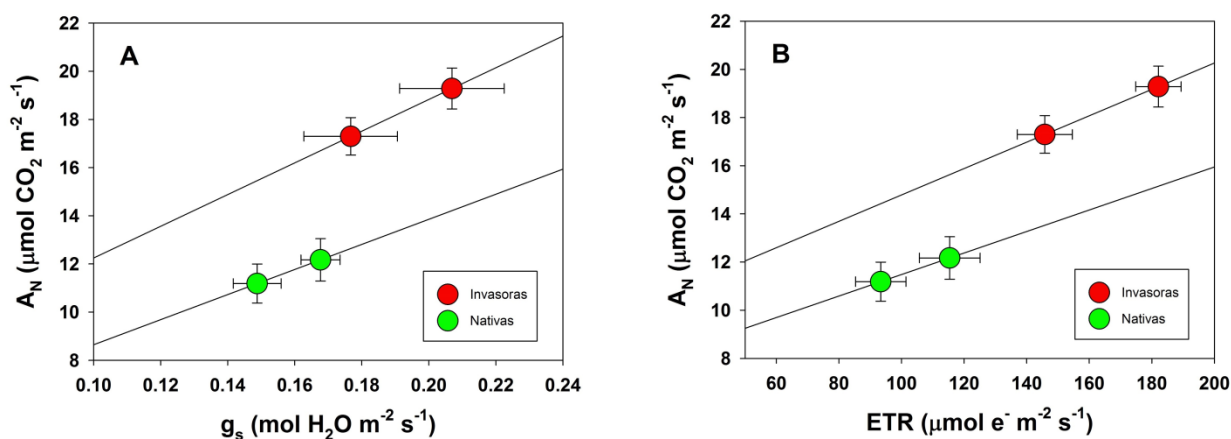


Fig.A. Representación de fotosíntesis ( $A_N$ ) frente a conductancia estomática ( $g_s$ ) de plantas invasoras (rojo) y nativas (verde). Fig.B. Representación de fotosíntesis ( $A_N$ ) frente a transporte de electrones tilacoidal (ETR) de plantas invasoras (rojo) y nativas (verde).

De hecho, si observamos las relaciones entre  $A_N$  y  $g_s$  (Fig. 1) y  $A_N$  y ETR (Fig. 2), se ve claramente como las relaciones para invasoras y nativas discurren en paralelo, con las invasoras siempre por encima. Es decir, tanto para una misma  $g_s$  como para una

misma ETR, las invasoras logran una mayor  $A_N$ , lo cual únicamente puede ser debido a una  $g_m$  mucho mayor (Grassi & Magnani, 2005; Flexas et al., 2013).

Con lo cual se verifica que  $g_m$  es el factor clave ya que es más alta en las dos invasoras, sin observar diferencias significativas en  $g_s$ , ello explicaría la, a su vez, mayor EIUA de las invasoras, tal y como demostraron matemáticamente Flexas et al. (2013).

### **Conclusión**

En resumen, y aunque los resultados de este trabajo deben considerarse preliminares, las dos especies invasoras seleccionadas muestran caracteres morfo-anatómicos diferenciados de las dos especies nativas, que podrían explicar en buena parte su capacidad de adaptación a las condiciones de Baleares. Por una parte, tienen hojas de mayor área pero menor LMA y densidad, lo cual probablemente favorece una mayor conductancia del mesófilo y, por tanto, tasa de fotosíntesis. Las medidas de tasa fotosintética corroboran este punto, siendo muy superiores a las de las especies nativas. Por lo tanto, la capacidad de crecimiento potencial de las invasoras es muy superior al de las nativas, al menos en las condiciones óptimas utilizadas en este estudio. Pero, más sorprendentemente, las invasoras presentan asimismo mayor eficiencia en el uso del agua que las nativas, de nuevo probablemente asociado a su mejor anatomía y conductancia del mesófilo. Este carácter podría conferirles una gran ventaja adaptativa, particularmente en condiciones mediterráneas como las de Baleares. Futuros estudios deberían encaminarse a (1) confirmar la mayor conductancia del mesófilo en invasoras; y (2) evaluar su potencial de crecimiento bajo diferentes condiciones de disponibilidad hídrica.

### **Agradecimientos**

En primer lugar a mi tutor Jaume Flexas por darme la oportunidad de trabajar con él y su equipo, y aprender tanto como lo he hecho. En segundo lugar a mis padres por el apoyo incondicional y la confianza plena en mí. También agradecer a mis compañeros de trabajo por el aguante y los nervios que les he causado. A mi compañero de laboratorio Mohamed Abdallah, por el trabajo en equipo y toda la toma de muestras y experimentación. A Cyril Douthe por la inmensa ayuda en los últimos momentos de tensión. Y por último a mi amigo y compañero de piso "Manué" por la ayuda y la compañía constante en momentos de bajón, agobio e incertidumbre.

## Bibliografías

Bardsley, D., & Edwards-Jones, G. (2006). Stakeholders' perceptions of the impacts of invasive exotic plant species in the Mediterranean region. *GeoJournal*, 65(3), 199-210.

Baruch, Z., & Goldstein, G. (1999). Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 121(2), 183-192.

Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Rylands, A. B., Konstant, W. R., ... & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation biology*, 16(4), 909-923.

Callaway, R. M., & Aschehoug, E. T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290(5491), 521-523.

Canyelles, G. A., & Salom, J. C. (2003). Notes florísticas de les Illes Balears (XVI). Floristic records from the Balearic Islands (XVI). *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 46, 141-143.

Carmona Hernández, D., Trejo Calzada, R., Esquivel Arriaga, O., Arreola Avila, J. G., & Flores Hernández, A. (2007). EVALUACIÓN DE UN MÉTODO PARA MEDIR FOTOSÍNTESIS EN MEZQUITE (*Prosopis glandulosa*). *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 6(2).

Cavaleri, M. A., & Sack, L. (2010). Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: a global meta-analysis. *Ecology*, 91(9), 2705-2715.

Cheng, T., Rivard, B., Sánchez-Azofeifa, A. G., Féret, J. B., Jacquemoud, S., & Ustin, S. L. (2014). Deriving leaf mass per area (LMA) from foliar reflectance across a variety of plant species using continuous wavelet analysis. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 87, 28-38.

Cifre, J., Bota, J., Escalona, J. M., Medrano, H., & Flexas, J. (2005). Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L.): An open gate to improve water-use efficiency?. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 106(2-3), 159-170.

Díaz Díaz, J. D. (2016). Especies exóticas invasoras en espacios naturales protegidos.

Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual review of plant physiology*, 33(1), 317-345.

Fischer, G. (2000). *Fisiología del cultivo de la uchuva (Physalis peruviana L.)* (No. Doc. 20599)\* CO-BAC, Bogotá).

Fischer, G., Ebert, G., & Lüdders, P. (1999, June). Root-zone temperature effects on dry matter distribution and leaf gas exchange of cape gooseberry (*Physalis peruviana L.*). In II ISHS Conference on Fruit Production in the Tropics and Subtropics 531 (pp. 169-174).

Flexas J, Bota J, Escalona JM, Sampol B, Medrano H (2002). Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* 29, 461–471.

Flexas, J., Niinemets, Ü., Gallé, A., Barbour, M. M., Centritto, M., Diaz-Espejo, A., ... & Rosselló, F. (2013). Diffusional conductances to CO<sub>2</sub> as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynthesis research*, 117(1-3), 45-59.

Gallego, P. P. F., Requena, M. G., Pérez, J. J. H. B., & Ciurana, M. J. (2004). Flora alóctona adventicia o naturalizada en la Comunidad Valenciana e Islas Baleares. *Flora Montiberica*, (27), 15-22.

Grassi, G., & Magnani, F. (2005). Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 28(7), 834-849..

He, L., Kong, J., Li, G., Meng, G., & Chen, K. (2018). Similar responses in morphology, growth, biomass allocation, and photosynthesis in invasive *Wedelia trilobata* and native congeners to CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Ecology*, 219(2), 145-157.

Herbarivirtual.uib.es. (2018). Herbario Virtual del Mediterráneo Occidental. [online] Available at: <http://herbarivirtual.uib.es/cat-med/index.html> [Accessed 4 May 2018].

Hernández Sampieri, R., Fernández Collado, C., & Baptista Lucio, P. (2010). *Metodología de la investigación*.

Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation biology*, 6(3), 324-337.



Hulme, P. E. (2003). Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war?. *Oryx*, 37(2), 178-193.

Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E. V. A., Rita, J., & Hulme, P. E. (2005). Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, 93(3), 512-520.

Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689-710.

McDowell, S. C. (2002). Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89(9), 1431-1438.

McNeely, J. A. (Ed.). (2001). *Global strategy on invasive alien species*. IUCN.

Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulías, J., & Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of botany*, 89(7), 895-905.

Moragues Botey, E. (2006). Flora alòctona de les Illes Balears. Ecología de dos especies invasoras: *Carpobrotus edules* y *Carpobrotus aff. acinaciformis*.

Moragues, E., & Traveset, A. (2005). Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*, 122(4), 611-619.

Mullin, B. H. (2000). *Invasive plant species*.

Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2), 453-469.

Pattison, R. R., Goldstein, G., & Ares, A. (1998). Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia*, 117(4), 449-459.

Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52(3), 273-288.

- Puente, L. A., Pinto-Muñoz, C. A., Castro, E. S., & Cortés, M. (2011). *Physalis peruviana* Linnaeus, the multiple properties of a highly functional fruit: A review. *Food Research International*, 44(7), 1733-1740.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (1996). What attributes make some plant species more invasive?. *Ecology*, 77(6), 1655-1661.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Rita, J. (2007). Herbario virtual del Mediterráneo occidental.
- Rivas-Martínez, S. (1983). Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5(1983), 33-43.
- Roy, J. (1990). In search of the characteristics of plant invaders. In *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*(pp. 335-352). Springer, Dordrecht.
- Shine, C. (2000). Guía para la elaboración de marcos jurídicos e institucionales relativos a las especies exóticas invasoras (No. 40). IUCN.
- Standish, R. J., Williams, P. A., Robertson, A. W., Scott, N. A., & Hedderley, D. I. (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.
- Tambussi, E. A. (2005). Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. Universitat de Barcelona.
- IUCN. (2018). International Union for Conservation of Nature - IUCN. [online] Available at: <https://www.iucn.org/es>
- Wilsey, B. J., & Polley, H. W. (2006). Aboveground productivity and root–shoot allocation differ between native and introduced grass species. *Oecologia*, 150(2), 300-309.
- Wu, Y. Y., Liu, C. Q., Li, P. P., Wang, J. Z., Xing, D., & Wang, B. L. (2009). Photosynthetic characteristics involved in adaptability to Karst soil and alien invasion of

paper mulberry (*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.) in comparison with mulberry (*Morus alba* L.). *Photosynthetica*, 47(1), 155-160.

Xiong, D., Wan-Hui, Y. E., Hui-Ling, F. E. N. G., Qi-He, Y. A. N. G., Hong-Ling, C. A. O., Xu, K. Y., & Zhang, Y. (2004). Gas exchange characteristics of the invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in South China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 45.