

Alelopatía: una característica ecofisiológica que favorece la capacidad invasora de las especies vegetales

P. Lorenzo¹, L. González¹

(1) Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Biología, Universidad de Vigo, As Lagoas-Marcosende 36200 Vigo, España

➤ Recibido el 14 de enero de 2010, aceptado el 31 de enero de 2010.

Lorenzo, P., González, L. 2010. Alelopatía: una característica ecofisiológica que favorece la capacidad invasora de las especies vegetales. *Ecosistemas* 19(1):79-91.

El principal problema asociado a las invasiones vegetales en los ecosistemas terrestres es la pérdida de biodiversidad en el área amenazada. Muchos de los estudios realizados sobre diferentes ecosistemas se han basado en las relaciones de competencia por recursos entre la flora autóctona y la alóctona prestándose menor atención a la interferencia entre las especies. En esta revisión se repasan aspectos que pueden estar favoreciendo la capacidad invasora de las especies exóticas como la importancia de la alelopatía en el proceso invasivo, los diferentes compuestos químicos que intervienen como aleloquímicos, ó los efectos que el proceso alelopático tiene sobre la actividad fisiológica de las especies receptoras, los microorganismos del suelo y el ciclo de nutrientes. Concluimos que los problemas medioambientales generados por las especies invasoras pueden agudizarse en espacios protegidos y sensibles donde se esperan circunstancias climáticas más benignas como consecuencia del proceso de cambio climático.

Palabras clave: alelopatía, compuestos alelopáticos, ecofisiología vegetal, especies alóctonas, especies nativas, invasión.

Lorenzo, P., González, L. 2010. Allelopathy: an ecophysiological trait that favors the invasive ability of plant species. *Ecosistemas* 19(1):79-91.

The main problem associated with plant invasions in terrestrial ecosystems is the loss of biodiversity in the threatened area. Most of the studies on different ecosystems have been based on relations of competition for resources between the native and non-native flora and paying less attention to interaction relationship between species. We reviewed in this article the importance of allelopathy in the invasive process, the different chemical compounds which act as allelochemicals, the effects of the allelopathic process on the physiological activity of the recipient species, soil microorganisms and nutrient cycling, different aspects that may have favored the invasive ability of alien species. We conclude that generated environmental problems by exotic species may be exacerbated in protected and sensitive areas where milder weather conditions due to the climate change process are expected.

Key words: allelopathy, allelopathic compounds, exotic species, native species, invasion, plant ecophysiology.

Introducción

De modo muy simple, las especies invasoras son las que proceden de otras regiones. Esta definición, meramente biogeográfica, implica especies exóticas (alóctonas) en contraposición a las especies nativas (autóctonas) (Rejmánek, 1995). Sin embargo, una especie exótica no debería ser considerada invasora si no se establece con éxito en el área introducida; es decir, si no es capaz de regenerarse por sí misma o no es, posteriormente, capaz de dispersarse sin apoyo humano directo (Binggeli, 1994). Teóricamente, una especie alóctona puede ser considerada invasora cuando entra en una fase exponencial de dispersión (Pyšek, 1995).

Por otro lado, debemos aceptar que una invasión biológica no es un fenómeno localizado, es un proceso dinámico a lo largo del cual la población invasora atraviesa diferentes estadios: introducción, establecimiento, naturalización y rápida dispersión fuera de los rangos normales (**Fig. 1**).

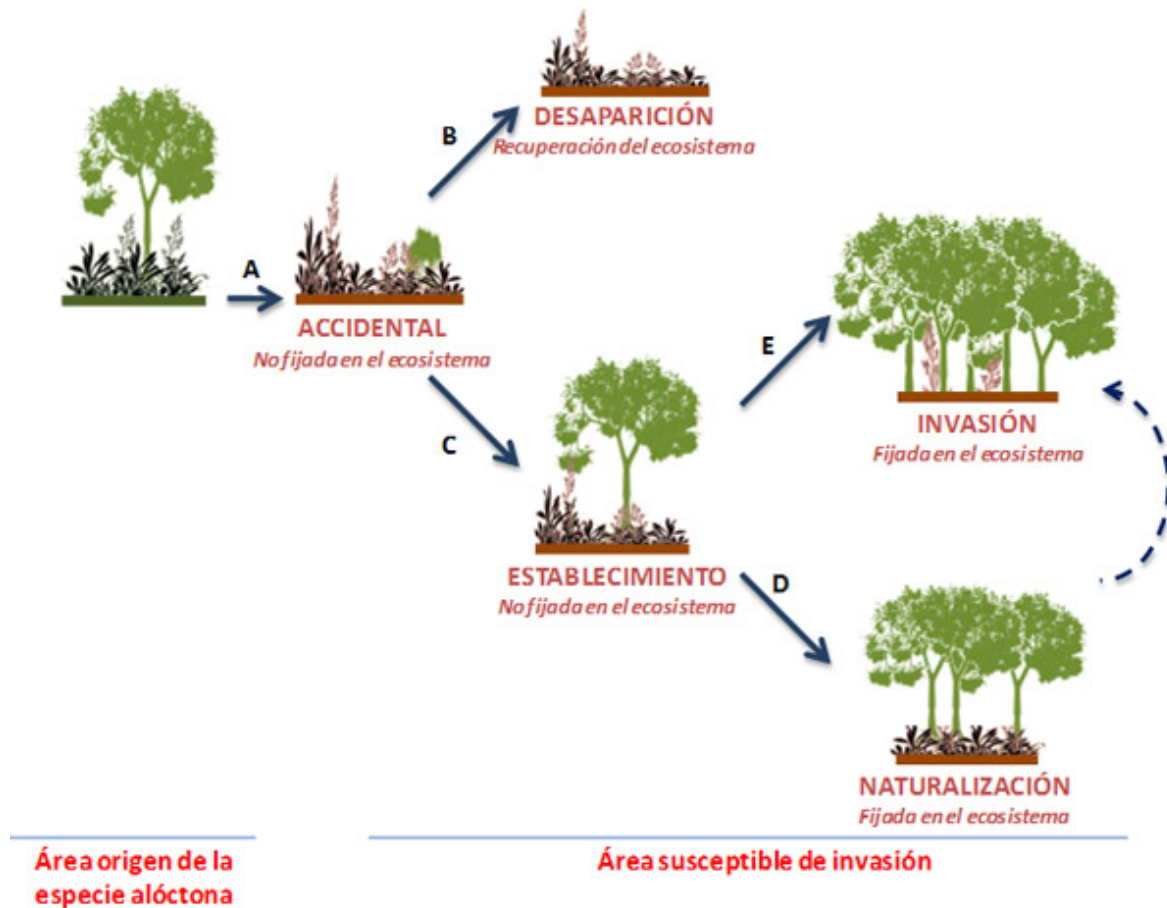


Figura 1. Esquema dinámico del proceso de invasión. **A:** introducción de propágulos, **B:** desaparición, **C:** factores que influyen en el establecimiento, **D:** factores que influyen en la naturalización, **E:** factores que influyen en la invasión.

El presente artículo analiza el proceso alelopático en el marco del mecanismo invasor de las especies vegetales exóticas en ecosistemas terrestres.

Problemas generados por la invasión de especies vegetales

La invasión de nuevos territorios por especies vegetales alóctonas amenaza la biodiversidad y la estabilidad de los ecosistemas (Davis, 2003). Este proceso es responsable de la disminución en la riqueza de especies nativas y de la extinción de ciertas especies (Richardson et al., 1989; Gaertner et al., 2009), de cambios en la relación entre microorganismos del suelo (Jacinthe et al., 2009), de modificaciones en la disponibilidad de Nitrógeno en el suelo (Chen et al., 2009) y otros nutrientes (Rodgers et al., 2008) y de cambios en las características propias del suelo (Zhang et al., 2009). Estos resultados mantienen abierto el debate sobre la 'paradoja de la invasión': dependiendo de la escala espacial del estudio se confirma la existencia de relaciones positivas y negativas entre la biodiversidad de especies nativas y la invasión de exóticas (Fridley et al., 2007; Rout y Callaway, 2009). A pesar de esta controversia, la invasión, en general, estaría causando un descenso en la abundancia de especies nativas o la eliminación de algunas poblaciones que podrían reducir la diversidad genética (Davis, 2009).

Características de las especies invasoras

Las características que favorecen la capacidad de una planta de convertirse en invasora están directamente relacionadas con su habilidad de reproducirse sexual y asexualmente, de crecer rápidamente desde su germinación hasta la etapa reproductora y, particularmente, de su plasticidad fenotípica que le permitirá adaptarse al estrés ambiental del nuevo espacio (Baker, 1974; Shi y Ma, 2006). Sin embargo, las especies invasoras más amenazantes no comparten todos estos rasgos (Roy, 1990; Pyšek y Richardson, 2007; Lorenzo et al., 2010a) y hay suficiente trabajo científico que soporta la hipótesis de que el éxito de la invasión podría estar desencadenado por rasgos funcionales cuantitativamente diferentes de los presentes en la flora nativa (Lloret et al., 2005).

Un estudio promovido en Irlanda (Milbau y Stout, 2008), analizando la importancia de diferentes factores históricos (del medio y de las especies), taxonómicos y ecofisiológicos, clasificó la importancia de estos factores en el incremento de la habilidad de las especies para transformarse en naturalizadas o invasoras. Los factores que diferenciaron a las especies exóticas invasoras de las no invasoras fueron la introducción ornamental, flores hermafroditas, forma de polinización, que sean invasoras en otros lugares, comienzo de la época de floración, el valor indicador de humedad y la fecha del primer registro. La incorporación de información filogenética tuvo poca influencia sobre los resultados, lo que sugirió que la capacidad de las especies exóticas para naturalizarse y volverse invasoras evolucionó independientemente en los diferentes linajes filogenéticos. Jiang et al. (2007) sugieren que debido a que las diferentes especies que constituyen las comunidades vegetales difieren en su historia vital, los rasgos biológicos y fisiológicos, responsables de la relación existente entre diversidad, producción de biomasa e invasibilidad, son probablemente diferentes.

Hoy también se conoce que las características del hábitat susceptible de ser invadido influyen directamente en la capacidad invasora de la especie exótica (Gaertner et al., 2009). Sin duda, un mejor conocimiento de por qué algunas plantas actúan como invasoras podría ayudarnos a identificar especies potencialmente perjudiciales y a controlar a las especies invasoras actuales.

La perspectiva alelopática

Hay cientos de miles de especies vegetales, pero relativamente pocas tienen la capacidad de invadir nuevos territorios. La razón de esta especificidad geográfica la podemos entender en función de los diferentes filtros evolutivos (Lambers et al., 2008). Las plantas exóticas deberían superar estos filtros para llegar a ser invasoras (Lortie et al., 2004; Lorenzo et al., 2010a). Las especies vegetales están presentes en un área determinada por razones históricas (evolución vegetal o deriva continental) a pesar de haber condiciones ambientales apropiadas en otras regiones, éste es el filtro histórico. Algunas especies están ausentes de un espacio determinado porque no tienen los apropiados rasgos fisiológicos para sobrevivir (por ejemplo, no pueden tolerar condiciones de déficit hídrico extremo), éste sería el filtro fisiológico (ver Galmes et al., 2010). Las interacciones que se puedan producir entre las especies exóticas y autóctonas en el nuevo ambiente determinarán, finalmente, la composición vegetal del área invadida, siendo éste el filtro biótico (Fig. 2). Uno de los componentes de este último filtro son las relaciones alelopáticas que se pueden producir entre las especies vegetales en el espacio naturalizado (Lorenzo et al., 2008), incluyendo la mediación de microorganismos edáficos (Zhang et al., 2009).

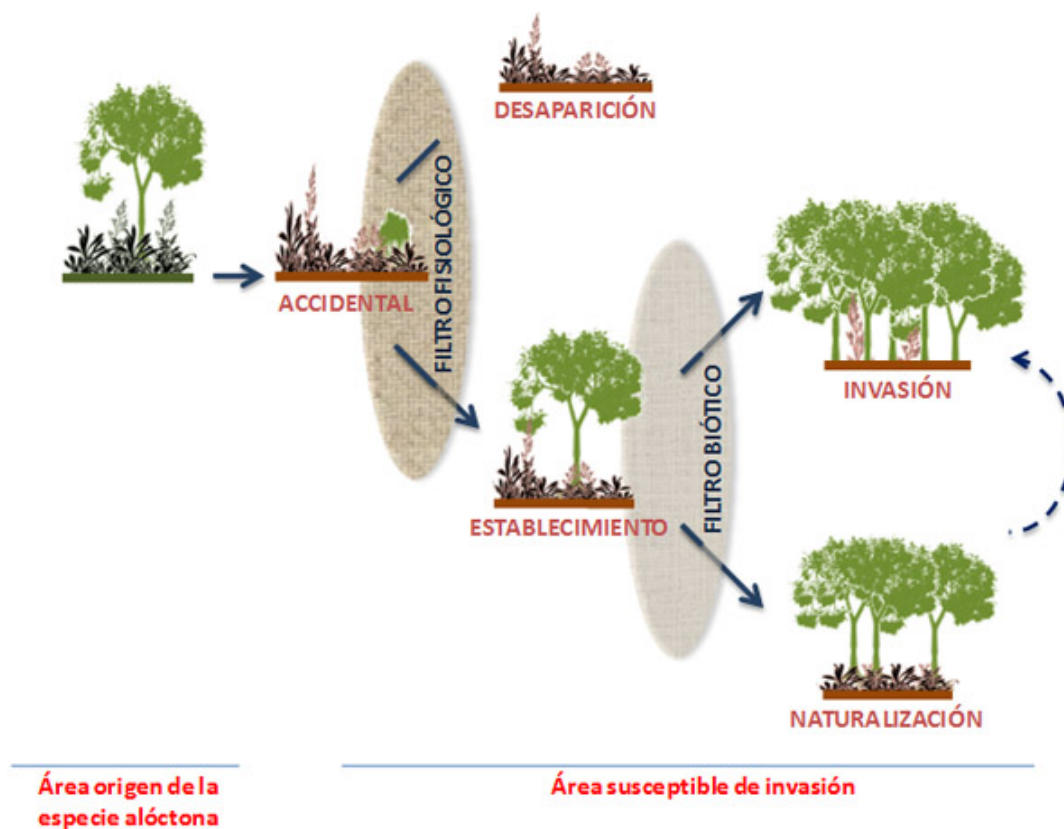


Figura 2. Esquema dinámico del proceso de invasión incluyendo los filtros evolutivos que actúan como barreras.

En el marco de este texto, basándonos en la definición de aleopatía dada por la International Allelopathy Society en el año 1996 (Torres et al., 1996), entendemos por aleopatía “Cualquier proceso que implica metabolitos secundarios producidos por especies exóticas que influyen en el crecimiento y desarrollo de las especies nativas (excluyendo animales), comprendiendo efectos positivos y negativos”. El proceso alelopático, desde la perspectiva de la competencia entre especies, constituye un elemento pasivo de interacción (Reigosa et al., 1999), ni más ni menos importante que otros elementos de interferencia. Si bien, la hipótesis emitida por Rabotnov, (1974) nos indica que la aleopatía es, probablemente, menos significativa en comunidades vegetales que hayan coevolucionado que en el caso de especies nativas y alóctonas que evolucionaron en áreas biogeográficas diferentes (Reigosa et al., 1999; Reigosa et al., 2002; Callaway y Hierro, 2006). Los aleloquímicos de la especie exótica tienen múltiples funciones dentro del entramado biótico en el área de distribución original (alelopática, defensa frente a herbívoros, agentes transportadores de metales o agentes de simbiosis entre microorganismos del suelo y la planta). Además, en la nueva área, la función alelopática de la potencial invasora se vería incrementada al escapar de sus enemigos naturales y perder, los aleloquímicos, parte de sus funciones originales (Sinkkonen, 2006).

En el entorno ecológico generado por los filtros de Lambers et al. (2008) se incluyen diferentes hipótesis para explicar el éxito invasor de algunas especies alóctonas (**Fig. 3**. Lorenzo et al., 2010a): la *hipótesis de la presión de los propágulos* (PPH, di Castri, 1989), *hipótesis de la liberación de los enemigos* (ERH, Keane y Crawley, 2002), *hipótesis del competidor superior* (SCH, Bakker y Wilson, 2001), *hipótesis de las nuevas armas* (NW, Callaway y Aschehoug, 2000), *hipótesis de la evolución de la capacidad competitiva incrementada* (EICA, Blossey y Nötzold, 1995) y la *hipótesis de la fluctuación de recursos y el hábitat perturbado* (FR and DHH, Davis et al., 2000). Durante el proceso dinámico de invasión, las especies exóticas utilizan alguno de los mecanismos incluidos en estas hipótesis como vías de expansión, siendo muy probable la participación de varios de estos mecanismos a lo largo del proceso invasivo (Jiang et al., 2007; Lorenzo et al., 2010a). De entre todas las hipótesis mencionadas, hay tres que son sugeridas con más frecuencia para explicar la capacidad invasora de diferentes especies vegetales: ERH, EICA y NW (Bais et al., 2003; Mitchell y Power, 2003; Torchin et al. 2003; Callaway y Ridenour, 2004; Callaway et al., 2005a; Callaway et al., 2008; Gómez-Aparicio y Canham, 2008; Handley et al., 2008; He et al., 2009; Hill y Kotanen, 2009; Monty y Mahy, 2009; Te Beest et al., 2009).

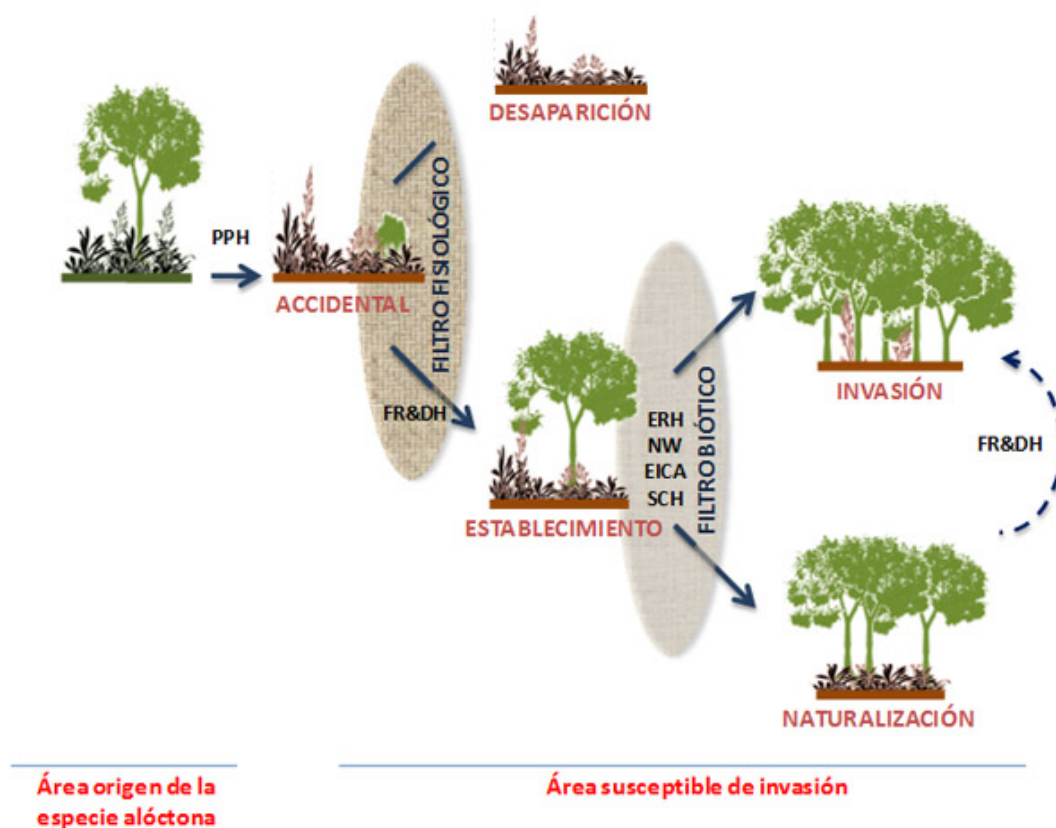


Figura 3. Esquema dinámico del proceso de invasión incluyendo los filtros evolutivos que actúan como barreras y las posibles teorías de invasión que ejercerían su actividad sobre el filtro. PPH: hipótesis de la presión de los propágulos, FR and DH: hipótesis de la fluctuación de recursos y el hábitat perturbado, ERH: hipótesis de la liberación de los enemigos, NW: hipótesis de la evolución de las nuevas armas, EICA: hipótesis de la evolución competitiva incrementada, SCH: hipótesis del competidor superior.

La ERH, del inglés 'Enemy Release Hypothesis', propone que la especie alóctona es capaz de aumentar su densidad poblacional en la nueva área geográfica porque se ve libre de los depredadores que la atacan en su espacio nativo. La idea de la EICA, del inglés 'Evolution of Increased Competitive Ability', se basa en que una vez que la planta invasora deja de ser atacada por sus enemigos específicos nativos, puede invertir más recursos en crecer y menos en defenderse, lo que le confiere una ventaja competitiva frente a las especies nativas. La NW, del inglés 'Novel Weapons', indica que las especies alóctonas liberan aleloquímicos que son relativamente inefectivos frente a sus plantas vecinas en el hábitat original pero altamente inhibitorios del desarrollo de las plantas nativas en el nuevo hábitat. El hecho de que se pueda dar este fenómeno, se debe principalmente a que las especies autóctonas no están adaptadas a los aleloquímicos de las especies exóticas, siendo las relaciones evolutivas entre vegetales una parte clave de la hipótesis de las nuevas armas (Inderjit et al., 2006). Esta teoría está amparada por estudios biogeográficos de especies invasoras (He et al., 2009; Callaway et al., 2008; Thorpe et al., 2009) en los que se demuestra que las especies invasoras producen más efectos sobre las comunidades nativas del área invadida que sobre los congéneres de estas especies nativas en el área original. Parece, por tanto, que la alelopatía desempeña un papel importante en los procesos invasivos de aquellas especies de plantas que consiguen dominar en los ecosistemas en que son introducidas. De hecho, el fenómeno de la alelopatía ha sido ampliamente estudiado en las últimas décadas dentro del contexto de la hipótesis de nuevas armas, debido a las numerosas invasiones de plantas originadas por diferentes causas (Carballeira y Reigosa, 1999; Callaway y Ridenour, 2004; Callaway et al., 2005a; Lorenzo et al., 2008; Ens et al., 2009; Jarchow y Cook, 2009).

Una gran parte de los experimentos realizados en alelopatía con especies exóticas evalúan la actividad fitotóxica de las especies invasoras mediante bioensayos en los que se determina la germinación, crecimiento de plántulas y biomasa de especies diana bajo condiciones de laboratorio o invernadero (González et al., 1995; Carballeira y Reigosa, 1999; Hoagland y Williams, 2003; Lorenzo et al., 2008). En cambio, el estudio de la alelopatía en la naturaleza ha estado acompañado de gran escepticismo como consecuencia de las dificultades metodológicas inherentes en la demostración de este fenómeno bajo condiciones de campo (Gómez-Aparicio y Canham, 2008). La forma de poner fin a este debate consiste en diseñar y/o realizar experimentos de alelopatía en condiciones naturales diferenciando los procesos de competencia por recursos del fenómeno alelopático. Aunque en los últimos años se han hecho progresos en el uso de técnicas más realistas y sofisticadas, los estudios de alelopatía en condiciones reales siguen siendo escasos (Gómez-Aparicio y Canham, 2008). Una de las herramientas utilizadas en la investigación alelopática, que permite separar competencia de alelopatía, es el uso del carbón activado. Este elemento posee la capacidad de adsorber los compuestos orgánicos liberados por las especies invasoras (Inderjit y Callaway, 2003). Sin embargo, investigaciones recientes han encontrado que el carbón activado interfiere con la disponibilidad de nutrientes y el crecimiento de la planta (Weißhuhn y Patri, 2009; Lau et al., 2008, respectivamente), lo que nos sitúa en una nueva inseguridad metodológica. Los autores de esta revisión (Lorenzo y colaboradores; Universidad de Vigo; datos no publicados) han diseñado un nuevo método manteniendo la interacción de la especie donadora y receptora en un plano inclinado que permite detectar el efecto alelopático sin necesidad de añadir elementos externos y que se basa en la capacidad de los aleloquímicos de desplazarse en la solución del suelo.

Compuestos alelopáticos que median en la invasión de las especies

La mayoría de los compuestos liberados por las plantas son considerados metabolitos secundarios producidos como resultado de las rutas metabólicas primarias (Hadacek, 2002). Dependiendo de su acción fitotóxica, su concentración bioactiva y su persistencia y destino en el entorno en que son liberados, pueden actuar como compuestos alelopáticos (Inderjit y Duke, 2003). Además, en la naturaleza, la actividad alelopática está probablemente originada por la acción conjunta de varios aleloquímicos, más que por la acción de uno solo (Inderjit et al., 2002; Inderjit y Duke, 2003). Hoy en día existe un gran debate con relación al papel que realizan los metabolitos secundarios como aleloquímicos en los ecosistemas naturales y, en concreto, durante el proceso de invasión. El principal problema que se plantea es que la baja concentración a la que se encuentran los metabolitos secundarios en condiciones de campo, es insuficiente para provocar una respuesta fitotóxica (Tharayil, 2009). A pesar de este controvertido debate, en las últimas décadas se han empleado esfuerzos considerables para demostrar la mediación de compuestos liberados por plantas alóctonas en los procesos de invasión (Carballeira y Reigosa, 1999; Callaway y Ridenour, 2004; Callaway et al., 2005b; Lorenzo et al., 2008; Ens et al., 2010; Jarchow and Cook, 2009). Generalmente, el estudio de la alelopatía en especies de plantas invasoras se ha realizado a través de bioensayos en los que extractos obtenidos de especies alóctonas se aplican sobre especies receptoras. Tratar de identificar cada uno de los compuestos químicos del extracto y determinar cuál es el responsable del efecto alelopático es una tarea muy complicada y difícil de abordar. Sin embargo, hay trabajos en los que la actividad alelopática en los ecosistemas está relacionada con determinados grupos de compuestos, por ejemplo, fenoles simples, flavonoides, terpenoides, alcaloides, ácidos grasos, poliactilenos, compuestos sulfurados, oligopéptidos (Macías et al., 2007) y glucosinolatos (Müller, 2009). Son escasos los trabajos en los que el efecto alelopático de una especie invasora está asociada a una o varias moléculas identificadas. En la **tabla 1** se recoge el efecto, sobre diferentes especies receptoras, de compuestos alelopáticos que intervienen en el proceso de invasión.

Compuesto alelopático	Especie invasora	Efecto	Especie receptora	Bibliografía
Sesquiterpenos	<i>Chrysanthemoides monilifera</i> spp. <i>rotundata</i>	Inhibición del crecimiento de plántulas	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Isolepis nodosa</i> • <i>Acacia longifolia</i> var. <i>sophorae</i> • <i>Banksia integrifolia</i> 	Ens et al. 2010
Fenoles solubles	<i>Typha angustifolia</i>	Reducción del crecimiento	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Bolboschoenus fluviatilis</i> 	Jarchow y Cook 2009
Glucosinolatos y sus productos de hidrólisis	Especies de la familia Brassicaceae	Interacciones planta-planta, planta-microorganismo y planta insecto	<ul style="list-style-type: none"> • Especies nativas del área invadida 	Müller 2009
7,8-benzoflavona	<i>Acroptilon repens</i>	Efecto sobre cuatro especies de legumbres y sus rizosferas asociadas	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Astragalus cicer</i> • <i>Hedysarum boreale</i> • <i>Lupinus sericeus</i> • <i>Medicago sativa</i> 	Alford et al. 2009
(±)-catequina	<i>Centaurea maculosa</i>	Efecto sobre cuatro especies de legumbres y sus rizosferas asociadas	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Astragalus cicer</i> • <i>Hedysarum boreale</i> • <i>Lupinus sericeus</i> • <i>Medicago sativa</i> 	Alford et al. 2009
(±)-catequina	<i>Centaurea maculosa</i>	Efecto sobre el crecimiento	<ul style="list-style-type: none"> • Especies que conviven con la invasora en su ambiente nativo e invadido 	Thorpe et al. 2009
Isopropil y sec-butil glucosinolatos y sus productos de degradación	<i>Sisymbrium loeselii</i>	Inhiben la germinación y el crecimiento	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Centaurea maculosa</i> • <i>Pseudoroegneria spicata</i> • <i>Festuca idahoensis</i> • <i>Glomus intraradices</i> 	Bainard et al. 2009
Óxido de cariofileno, ácido linoleico, germacreno B	<i>Centaurea diffusa</i>	Liberados al suelo	?	Quintana et al. 2009
(±)-catequina	<i>Centaurea maculosa</i>	Reducción de la biomasa, descenso de la germinación e incremento de la mortalidad de los germinantes	<ul style="list-style-type: none"> • Especies nativas del ambiente invadido 	He et al. 2009
Monoterpenos	<i>Artemisia vulgaris</i>	Reducción de la biomasa aérea	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Solidago canadensis</i> 	Barney et al. 2009
Poliacetilenos y diterpenos	<i>Solidago canadensis</i>	Efectos en el crecimiento	<ul style="list-style-type: none"> • Especies nativas 	Abhilasha et al. 2008
Cnicina	<i>Centaurea diffusa</i>	Reducción de la germinación, del peso e inhibición del crecimiento de algunas bacterias fitopatógenas Gram (-)	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Lycopersicum esculentum</i> • <i>Lactuca sativa</i> • <i>Triticum aestivum</i> • <i>Leonorus sibiricus</i> • <i>Pseudomonas syringae</i> • <i>Xanthomonas campestris</i> (Pammel) Dowson • <i>Erwinia caratovora</i> Smith 	Cabral et al. 2008
Onopordopicrina	<i>Centaurea tweediei</i>	Reducción de la germinación, del peso y de la longitud radicular	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Lycopersicum esculentum</i> • <i>Lactuca sativa</i> • <i>Triticum aestivum</i> • <i>Leonorus sibiricus</i> 	Cabral et al. 2008

Tabla 1. Efecto, sobre diferentes especies receptoras, de compuestos alelopáticos que intervienen en el proceso de invasión.

Procesos ecofisiológicos afectados por los aleloquímicos durante la invasión

A pesar de su relevancia ecológica, la alelopatía es fuertemente debatida en la actualidad (Fitter, 2003; Fridley et al., 2007; Tharayil, 2009). Los procesos ecológicos y fisiológicos que se ven afectados por la liberación de metabolitos secundarios procedentes de especies invasoras a la solución del suelo son diferentes.

Efectos sobre procesos fisiológicos en las especies receptoras

Las invasiones vegetales pueden disminuir la diversidad de especies vegetales pero también incrementar la productividad vegetal (Rout y Callaway, 2009), y este fenómeno es el resultado de diferentes interacciones en el ecosistema que incluyen a los microorganismos edáficos. Los procesos de invasión, a menudo, incrementan los depósitos y flujos de nitrógeno a través de procesos regulados por las comunidades microbianas edáficas favoreciendo la productividad (Rout y Callaway, 2009) pero, otras veces, inhiben la capacidad de captar nutrientes de las plantas nativas a través de la supresión de micorrizas asociadas (Callaway et al., 2008).

En condiciones de laboratorio, se han detectado efectos producidos por las especies invasoras sobre procesos fisiológicos (cambios en la tasa de germinación o inhibición y estimulación en el crecimiento de plántulas) en las especies nativas (Mei et al., 2005; Sun et al., 2006; Hussain et al., 2008; Lorenzo et al., 2008). En los últimos años se ha intentado conocer el mecanismo de acción de los aleloquímicos procedentes de especies invasoras, para ello, la estrategia de los investigadores es profundizar en el conocimiento de los efectos primarios en la planta receptora (ver Weir et al., 2004 para revisar los mecanismos fisiológicos y bioquímicos mediados por aleloquímicos). Uno de los procesos mejor estudiados en alelopatía es la inhibición de la fotosíntesis y la evolución del oxígeno a través de la interacción con componentes del fotosistema II (Martínez-Otero et al., 2005; Zhou y Yu, 2006; Lorenzo et al., 2008) pero también se ha estudiado el efecto de los aleloquímicos sobre la respiración y síntesis de ATP (Ishii-Iwamoto et al., 2006) y, en concreto, sobre la respiración de especies nativas afectadas por la invasión de *Acacia dealbata* (Lorenzo et al., 2008). A pesar de que el modo de acción de algunos aleloquímicos también se ha estudiado sobre sistemas redox (que finalmente resultan en la formación de especies reactivas al oxígeno), conductividad estomática, transpiración foliar, metabolismo de los aminoácidos, regulación de la concentración de hormonas y ciclo celular, estos estudios no se han realizado con extractos o aleloquímicos derivados de especies invasoras.

Efectos sobre la biodiversidad de la flora

En experimentos a pequeña escala, la relación entre la diversidad vegetal de la comunidad y la invasión por especies no nativas es negativa (Maron y Marler, 2007), por tanto la resistencia del sistema a la invasión aumenta con la diversidad de especies (Elton, 1958). La argumentación a favor de esta idea antigua parece residir en que comunidades ricas en especies ofrecen pocos nichos vacantes ('niche complementarity effect') o presentan una gran probabilidad de que una planta invasora sea excluida competitivamente por un competidor superior ('sampling effect') (Tilman, 1999; Wardle, 2001; Fargione y Tilman, 2005). Aunque los estudios realizados en periodos de tiempo cortos indican que el impacto de las plantas invasoras sobre los ecosistemas es relativamente pequeño, la futura incidencia sobre la flora autóctona podría ser muy alta (van Wilgen et al., 2008) y los indicios obtenidos hasta el presente sugieren que el efecto sobre la biodiversidad debería ser un motivo de preocupación.

En el proceso de invasión y su efecto sobre la diversidad autóctona no se debe despreciar la posibilidad de interacción con otros fenómenos de estrés que afecten a las especies autóctonas (Maron y Marler, 2007) como puede ser la sequía, más acusada en un periodo de calentamiento atmosférico global como el actual (van der Wal et al., 2008). Aunque queda mucho que investigar en el campo de las interacciones ecofisiológicas dentro del marco de las especies invasoras, los datos actuales indican que las comunidades vegetales no responden de igual forma, lo que conduce a cambios significativos en la composición y dominancia de las especies (Richardson et al., 1989; Gaertner et al., 2009; Matesanz et al., 2009). Estas diferencias en la respuesta ecofisiológica también se confirman en ensayos de laboratorio en donde se ha comprobado una relación positiva entre diversidad vegetal y producción, y negativa entre diversidad vegetal e invasibilidad. Sin embargo los mecanismos que subyacen en el proceso de invasión son diferentes según el tipo de comunidad invadida (Jiang et al., 2007).

Efectos sobre el ciclo de nutrientes en el suelo

Los aleloquímicos procedentes de especies invasoras tienen un fuerte impacto sobre la dinámica del ciclo de nutrientes en el suelo del área invadida. La gran diversidad de especies vegetales invasoras y de lugares susceptibles de invasión, hace que los patrones propuestos de diferenciación entre áreas invadidas y libres de especies exóticas sean inconsistentes. En general, la concentración de C, N y P total se incrementa con la densidad de la especie invasora (Li et al., 2007). Estudios realizados con plantas invasoras fijadoras de nitrógeno indican un elevado contenido en N y una tasa C/N más baja que en las áreas no invadidas. Estas variaciones junto con un aumento en los contenidos de C orgánico, N total y cationes intercambiables se traducen en cambios en los microorganismos del suelo (Marchante et al., 2008). Estos cambios se

pueden producir de diferentes formas, variando la entrada de materia orgánica en el ecosistema invadido (hojarasca) o alterando el sistema radicular (Yan y Tong, 2008). También se han encontrado casos de invasoras no fijadoras que incrementan el C y N total, el N (NH_4^+) y la tasa neta de nitrificación (Chen et al., 2009) o el N, P, Ca y Mg (Rodgers et al., 2008). Aunque algunas invasoras, fijadoras y no fijadoras, tengan el mismo efecto sobre los nutrientes del suelo, no podemos afirmar que exista un patrón generalizado. De hecho, otros autores han publicado resultados diferentes en las áreas invadidas en donde disminuye el N y P total, el N (NO_3^-) y P disponible y la estabilidad de los agregados, mientras que se incrementa el C orgánico y el N (NH_4^+) (Zhang et al. 2009).

Interacción con microorganismos

Como se ha visto en este texto la mayor parte del esfuerzo para valorar el efecto de la invasión por especies vegetales se ha realizado sobre la biodiversidad de especies vegetales y también animales. Menor atención se ha prestado sobre la microflora edáfica que podría estar desempeñando un papel fundamental en los procesos de invasión (Marchante et al., 2008). Una de las vías por las que las plantas modifican el suelo en el que viven son los exudados radiculares; si la planta es invasora, sus exudados radiculares pueden alterar la comunidad microbiana que se encuentra alrededor de sus raíces (Bais et al., 2004). Los resultados obtenidos indican un incremento de la biomasa microbiana a medida que incrementa la densidad de la especie invasora en espacios invadidos (Li et al., 2007; Jacinthe et al., 2009), de la actividad metabólica (respiración basal) (Zhang et al., 2009; Jacinthe et al., 2009) y de la diversidad funcional (Zhang et al., 2009).

Recientes investigaciones han mostrado que algunas especies invasoras establecen ciclos de retroalimentación positiva con el suelo que invaden, en los que la rizosfera de la especie alóctona se enriquece de organismos mutualistas que la benefician (Rodríguez-Echeverría, 2009). También se ha encontrado que los suelos invadidos poseen una tasa hongos/bacterias superior y que las comunidades presentes en los suelos invadidos o con flora autóctona son diferentes (Jacinthe et al., 2009). Sin embargo, nuestros propios resultados (Lorenzo et al., 2010b) obtenidos de diferentes ecosistemas invadidos indican que no se puede generalizar la relación hongos bacterias y que, probablemente, ésta es dependiente del grado de madurez de la invasión y de la tipología florística de la zona invadida.

Conclusiones

Las invasiones por especies alóctonas son responsables en gran medida de la pérdida de biodiversidad y de la modificación de los ecosistemas. Las especies alóctonas utilizan distintos mecanismos para invadir nuevas áreas, entre los cuales, la alelopatía parece tener un papel importante. Durante el proceso de invasión, las especies alóctonas liberan aleloquímicos que parecen afectar a diferentes procesos fisiológicos primarios y secundarios en las especies nativas del ambiente invadido y a los microorganismos del suelo que están en su rizosfera, alterando la biodiversidad.

Una utilización más eficiente de los recursos y la interacción competitiva por estos recursos basada en procesos alelopáticos, hacen a las plantas exóticas más invasoras. Un conocimiento más profundo de los mecanismos ecofisiológicos subyacentes al proceso de invasión nos dará las bases para plantear nuevos mecanismos de control y evitar la pérdida de biodiversidad propia de las zonas amenazadas. De lo contrario, los efectos ecofisiológicos asociados a este tipo de perturbación pueden agudizarse, sobre todo bajo las condiciones ambientales derivadas del cambio climático en curso (UNEP-WMO, 2001) y mostrarnos un nuevo escenario para las áreas invadidas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al proyecto 08MDS033310PR de la Xunta de Galicia.

Referencias

- Abhilasha, D., Quintana, N., Vivanco, J., Joshi, J. 2008. Do allelopathic compounds in invasive *Solidago canadensis* s.l. restrain the native European flora? *Journal of Ecology* 96(5):993-1001.
- Alford, E.R., Vivanco, J.M., Paschke, M.W. 2009. The effects of flavonoid allelochemicals from knapweeds on legume-rhizobia candidates for restoration. *Restoration Ecology* 17(4):506-514.
- Bainard, L.D., Brown, P.D., Upadhyaya, M.K. 2009. Inhibitory effect of tall hedge mustard (*Sisymbrium loeselii*) allelochemicals on rangeland plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Weed Science* 57:386-393.
- Bais, H.P., Park, S., Weir, T.L., Callaway, R.M., Vivanco, J.M., 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science* 9:26-32.

- Bais, H.P., Vepachedu, R., Gilroy, S., Callaway, R.M., Vivanco, J.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* 301:1377-1380.
- Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 5:1-24.
- Bakker, J., Wilson, S., 2001. Competitive abilities of introduced and native grasses. *Plant Ecology* 157:117-125.
- Barney, J.N., Sparks, J.P., Greenberg, J., Whitlow, T.H., Guenther, A. 2009. Biogenic volatile organic compounds from an invasive species: impacts on plant-plant interactions. *Plant Ecology* 203:195-205.
- Binggeli, P. 1994. The misuse of terminology and anthropometric concepts in the description of introduced species. *Bulletin of the British Ecological Society* 25(1):10-13.
- Blossey, B., Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887-889.
- Cabral, M.E.S., Fortuna, A.M., de Riscalca, E.C., Catalán, C.A.N., Sigstad, E.E. 2008. Allelopathic activity of *Centaurea diffusa* and *Centaurea tweediei*: Effects of cnicin and onopordopicrin on seed germination, phytopathogenic bacteria and soil. *Allelopathy Journal* 21:183-190.
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290:521-523.
- Callaway, R.M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G.C., Hallett, S.G., Prati, D., Stinson, K., Klironomos, J. 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology* 89(4):1043-1055.
- Callaway, R.M., Hierro, J.L. 2006. Resistance and susceptibility of plant communities to invasion: revisiting Rabotnov's ideas about community homeostasis. En: Reigosa, M.J., Pedrol, N., González, L (Eds.). *Allelopathy: A physiological process with ecological implications*, pp. 395-414. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands.
- Callaway, R.M., Hierro, J.L., Thorpe, A.S. 2005a. Evolutionary trajectories in plant and soil microbial communities: *Centaurea* invasions and the geographic mosaic of coevolution. En: Sax, D.F. Gaines, S.D. and Stachowicz, J.J. (eds.). *Exotic species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography*, pp.341-363. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Callaway, R.M., Ridenour, W.M. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and Environment* 2:436-443.
- Callaway, R.M., Ridenour, W.M., Laboski, T., Weir, T., Vivanco, J.M. 2005b. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology* 93:576-583.
- Carballeira, A., Reigosa, M.J. 1999. Effects of natural leachates of *Acacia dealbata* Link in Galicia (NW Spain). *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 40:87-92.
- Chen, B.M., Peng, S.L., Ni, G.Y. 2009. Effects of the invasive plant *Mikania micrantha* H.B.K. on soil nitrogen availability through allelopathy in South China. *Biological Invasions* 11:1291-1299.
- Davis, M.A. 2003. Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience* 53:481-89.
- Davis, M.A. 2009. *Invasion biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534.
- di Castri F. 1989. History of biological invasions with special emphasis on the Old World. En: Drake J.A., Mooney H.A., di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmánek M., Williamson M. (Eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen and Co. Ltd., London, U.K.

- Ens, E.J., French, K., Bremner, J.B. 2009a. Evidence for allelopathy as a mechanism of community composition change by an invasive exotic shrub, Chrysanthemoides monilifera spp. rotundata. *Plant and Soil* 316:125-137.
- Ens, E.J., French, K., Bremner, J.B., Korth, J. 2010. Novel technique shows different hydrophobic chemical signatures of exotic and indigenous plant soils with similar effects of extracts on indigenous species seedling growth. *Plant and Soil* 326:403-414.
- Fargione, J. E., Tilman, D. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters* 8:604-611.
- Fitter, A. 2003. Making allelopathy respectable. *Science* 301:1337-1338.
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D., von Holle B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasion. *Ecology* 88(1):3-17.
- Galmes, J., Conesa, M.A., Cifre, J., Gulías, J., Medrano, H., Ribas-Carbó M., Flexas, J. 2010. Ecofisiología de las plantas endémicas de las islas Baleares en el contexto Mediterráneo. *Ecosistemas* 19 (1):10-23.
- Gaertner, M., den Breeyen, A., Hui, C., Richardson, D.M. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography* 33(3):319-338.
- Gómez-Aparicio, L., Canham, C.D. 2008. Neighborhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree Ailanthus altissima in temperate forests. *Journal of Ecology* 96:447-458.
- González, L., Souto, X.C., Reigosa, M.J. 1995. Allelopathic effects of Acacia melanoxylon R.Br. phyllodes during their decomposition. *Forest Ecology and Management* 77:53-63.
- Hadacek F., 2002. Secondary metabolites as plant traits: current assessment and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Science* 21:273-322.
- Handley, R.J., Steinger, T., Treier, U.A, Moller-Schärer, H. 2008. Testing the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis in a novel framework. *Ecology* 89(2):407-417.
- He, W.M., Feng, Y., Ridenour, W.M., Thelen, G.C., Pollock, J.L., Diaconu, A., Callaway, R.M., 2009. Novel weapons and invasion: biogeographic differences in the competitive effects of Centaurea maculosa and its root exudates (\pm)-catechin. *Oecologia* 159:803-815.
- Hill, S.B., Kotanen, P.M. 2009. Evidence that phylogenetically novel non-indigenous plants experience less herbivory. *Oecologia* 161(3):581-590.
- Hoagland, R.E., Williams, R.D. 2003. Biossays. Useful tools for the study of allelopathy. En: Macías, F.A., Galindo, J.C.G., Molinillo, J.M.G., Cutler H.G. (Eds.), *Allelopathy: chemistry and mode of action of allelochemicals*, pp. 315-451, CRC Press, LLC, USA.
- Hussain, M.I., González, L., Reigosa, M.J. 2008. Germination and growth response of four plant species towards different allelochemicals and herbicides. *Allelopathy Journal* 22(1):101-110.
- Inderjit, Callaway, R.M. 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil* 256:1-11.
- Inderjit, Duke, S.O. 2003. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta* 217:529-539.
- Inderjit, Ragan, C., Vivanco J.M. 2006. Plant biochemistry helps to understand invasion ecology. *Trends in Plant Science* 11:574-580.
- Inderjit, Streibig, J.C., Olofsdotter, M. 2002. Joint action of phenolic acid mixtures and its significance in allelopathy research. *Physiologia Plantarum* 114 (3):422-428.
- Ishii-Iwamoto, E.L., Abraham, D., Sert, M.A., Bontato, C.M., Kelmer-Brancht, A.M., Brancht, A. 2006. Mitochondria as a site of allelochemicals action. En: Reigosa, M.J., Pedrol, N., González, L. (Eds.) *Allelopathy: A physiological process with*

ecological implications, pp. 267-284. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.

Jacinthe, P.A., Bills, J.S., Tedesco, L.P. 2009. Size, activity and catabolic diversity of the soil microbial biomass in a wetland complex invaded by reed canary grass. *Plant and Soil* 329:227-238.

Jarchow, M.E., Cook, B.J. 2009. Allelopathy as mechanism for the invasion of Typha angustifolia. *Plant Ecology* 204:113-124.

Jiang, X.L., Zhang, W.G., Wang, G. 2007. Biodiversity effects on biomass production and invasion resistance in annual versus perennial plant communities. *Biodiversity Conservation* 16:1983-1994.

Keane, R.M., Crawley, M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164-170.

Lambers H., Chapin III F.S., Pons T.L. 2008. *Plant Physiological Ecology*, Springer, Berlin, Germany.

Lau, J.A., Puliafico, K.P., Kopshever, J.A., Steltzer, H., Jarvis, E.P., Schwarzländer, M., Strauss, S.Y., Hufbauer, R.A. 2008. Interference of allelopathy is complicated by effects of activated carbon on plant growth. *New Phytologist* 178:412-423.

Li, W-H., Zhang, C-B., Gao, G-J., Zan, Q-J., Yang, Z-Y. 2007. Relationship between Mikania micrantha invasion and soil microbial biomass, respiration and functional diversity. *Plant and Soil* 296 (1-2):197-207.

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

Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S., González, L., Freitas, H. 2010b. Effect of invasive Acacia dealbata Link on soil microorganisms as determined by PCR-DGGE. *Applied Soil Ecology* 44:245-251

Lorenzo, P., González, L., Reigosa, M.J. 2010a. The genus Acacia as invader: the characteristic case of Acacia dealbata Link in Europe. *Annals of Forest Science* 67(1):(101)1-11. doi.:10.1051/forest/2009082.

Lorenzo, P., Pazos-Malvido, E., González, L., Reigosa, M.J. 2008. Allelopathic interference of invasive Acacia dealbata: physiological effects. *Allelopathy Journal* 22 (2):64-76.

Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433-438.

Macías, F.A., Galindo, J.L.G., Galindo, J.C.G. 2007. Evolution and current status of ecological phytochemistry. *Phytochemistry* 68:2917-2936.

Marchante, E., Kjølterb, A., Struweb, S., Freitas, H. 2008. Short- and long-term impacts of Acacia longifolia invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology* 40(2):210-217.

Maron, J., Marler, M. 2007. Native plant diversity resists invasion at both low and high resource levels. *Ecology* 88(10):2651–2661.

Martínez-Otero, A; González, L., Reigosa, M.J. 2005. Oxygen electrode for seedling metabolism measurement in allelopathy. *Allelopathy Journal* 16(1):95-104.

Matesanz, S., Escudero, A., Valladares, F. 2009. Additive effects of a potentially invasive grass and water stress on the performance of seedlings of gypsum specialists. *Applied Vegetation Science* 11(3):287-296.

Mei, L., Chen, X., Tang, J. 2005. Allelopathic effects of invasive weed Solidago canadensis on native plants. *Chinese Journal of Applied Ecology* 16(12):2379-2382.

Milbau, A., Stout, J.C. 2008. Factors associated with alien plants transitioning from casual, to naturalized, to invasive. *Conservation Biology* 22(2):308-317.

Mitchell, C.E., Power, A.G. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421, 625–627.

- Monty, A., Mahy, G. 2009. Life history trait evolution during plant invasion. *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment* 13(3):449-458.
- Müller, C. 2009 Role of glucosinolates in plant invasiveness. *Phytochemistry Reviews* 8:227-242.
- Pyšek, P. 1995. On the terminology used in plant invasion studies. En: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, P.M. (Eds.). *Plant invasions: general aspects and special problems*, pp.71-81, SPB Academic Publishing, Amsterdam, Netherlands.
- Pyšek, P., Richardson, M. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? En: Nentwig, W. (Ed.). *Biological Invasions*. Ecological Studies, Vol. 193. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, Germany.
- Quintana, N., El Kassis, E.G., Stermitz, F.R., Vivanco, J.M. 2009. Phytotoxic compounds from roots of *Centaurea diffusa* Lam. *Plant Signaling and Behaviour* 4:9-14.
- Rabotnov, T.A., 1974. On the allelopathy in the phytocenoses. *Izo Akademie Nauk SSR Series Biology* 6:811-820.
- Reigosa, M.J., Pedrol, N., Sánchez-Moreiras, A., González, L. 2002. Stress and allelopathy. En: Reigosa, M.J., Pedrol, N. (Eds.). *Allelopathy from molecules to ecosystems*, pp. 231-256. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, USA
- Reigosa, M.J., Sánchez-Moreiras, A., González, L. 1999. Ecophysiological approaches to allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(5):577-608.
- Rejmánek, M. 1995. What makes a species invasive? En: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, P.M. (Eds.). *Plant invasions: general aspects and special problems*, pp. 3-13, (SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands).
- Richardson, D.M., MacDonald, I.A.W., Forsyth, G.G. 1989. Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome. *South African Forestry Journal* 149:1-8.
- Rodgers, V.L., Wolfe, B.E., Werden, L.K., Finzi, A.C. 2008. The invasive species *Alliaria petiolata* (garlic mustard) increases soil nutrient availability in northern hardwood-conifer forests. *Oecologia* 157 (3):459-471.
- Rodríguez-Echeverría, S. 2009. Organismos del suelo: la dimensión invisible de las invasiones por plantas no nativas. *Ecosistemas* 18 (2):32-43.
- Rout, M.E., Callaway, R.M. 2009. An invasive plant paradox. *Science* 324:734-735.
- Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. En: di Castri, F., Hansen, A.J., Deussche, M. (Eds.). *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, pp. 335-352. Wiley, New York, USA.
- Shi, G., Ma, C. 2006. Biological characteristics of alien plants successful invasion. *Chinese Journal of Applied Ecology* 17 (4):727-732.
- Sinkkonen, A. 2006. Ecological relationships and allelopathy En: Reigosa, M.J., Pedrol, N., González, L. (Eds.). *Allelopathy: A physiological process with ecological implications*, pp. 373-393. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Sun, B-Y., Tan, J-Z., Wan, Z-G., Gu, F-G., Zhu, M-D. 2006. Allelopathic effects of extracts from *Solidago canadensis* L. against seed germination and seedling growth of some plants. *Journal of Environmental Sciences* 18(2):304-309.
- Te Beest, M., Stevens, N., Olf, H., Van Der Putten, W.H. 2009. Plant-soil feedback induces shifts in biomass allocation in the invasive plant *Chromolaena odorata*. *Journal of Ecology* 97 (6):1281-1290.
- Tharayil, N. 2009. To survive or to slay. *Plant Signaling and Behavior* 4(7):580-583.
- Thorpe, A.S., Thelen, G.C., Diaconu, A., Callaway, R.M. 2009. Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community: field evidence for the novel weapons hypothesis. *Journal of Ecology* 97:641-645.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.

- Torchin, M.E., Lafferty, K.D., Dobson, A.P., McKenzie, V.J., Kuris, A.M. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421:628–630.
- Torres, A., Oliva, R. M., Castellano, D., Cross, P. 1996. *First World Congress on Allelopathy. A Science of the Future*. pp. 278. SAI (University of Cadiz). Cadiz, Spain.
- UNEP-WMO. 2001. *Climate change: impacts, adaptation and vulnerability*. United Nations Environment Programme-World Meteorological Organization, New York, USA.
- van der Wal, R., Truscott, A.M., Pearce, I.S.K., Cole, L., Harris, M.P., Wanless, S. 2008. Multiple anthropogenic changes cause biodiversity loss through plant invasion. *Global Change Biology* 14(6):1428-1436.
- van Wilgen B.W., Reyers, B., Le Maitre, D.C., Richardson, D.M., Schonegevel, L. 2008. A biome-scale assessment of the impact of invasive alien plants on ecosystem services in South Africa. *Journal of Environmental Management* 89:336–349.
- Wardle, D.A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility. Evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos* 95:161-170.
- Weir, T. L., Park, S., and Vivanco, J. M. 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology* 7:472–479.
- Weißhuhn, K., Patri, D. 2009. Activated carbon may have undesired effects for testing allelopathy in invasive plants. *Basic and Applied Ecology* 10(6):500-507.
- Yan, Z-P., Tong, C. 2008. Impact of exotic plant invasions on terrestrial ecosystem below-ground carbon cycling and carbon pool. *Acta Ecologica Sinica* 28(9):4440-4450.
- Zhang, C.B., Wang, J, Qian, B.Y., Li, W.H. 2009. Effects of the invader *Solidago canadensis* on soil properties. *Applied Soil Ecology* 43(2-3):163-169.
- Zhou, Y.H., Yu, J.Q. 2006. Allelochemicals and photosynthesis. En: Reigosa, M.J., Pedrol, N., González, L (Eds.). *Allelopathy: A physiological process with ecological implications*, pp. 127-139, Kluwer Academic Publishers. Netherlands.