



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

**MASTER UNIVERSITARIO EN CIENCIAS, TECNOLOGÍAS Y GESTIÓN
AMBIENTAL**

FACULTAD DE CIENCIAS

TRABAJO FIN DE MÁSTER

CURSO 2014-2015

Orientación: Investigadora

Título del trabajo

**Importancia de la integración clonal en los procesos de
invasiones biológicas: un trabajo experimental con
Carpobrotus sp.**

--

**Importancia da integración clonal nos procesos de invasións
biolóxicas: un traballo experimental con *Carpobrotus* sp.**

--

**Understanding the role of clonal integration in plant invasions:
an experimental study with *Carpobrotus* sp.**

Alumno/a: PORTELA CARBALLEIRA, RUBÉN

Nombre del tutor académico y director/es:
Prof. Dr. SERGIO RODRÍGUEZ ROILLOA

Nombre Grupo de investigación:
BIOCOST

Septiembre, 2015

DR. SERGIO RODRÍGUEZ ROILoa, PROFESOR AYUDANTE DOCTOR DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE A CORUÑA

INFORMA:

Que la presente memoria de Trabajo de Fin de Máster (TFM) titulada “**Importancia de la integración clonal en los procesos de invasiones biológicas: un trabajo experimental con *Carpobrotus* sp.**” presentada por **D. RUBÉN PORTELA CARBALLEIRA** ha sido realizada bajo mi dirección, y considerando que cumple con las condiciones exigidas autorizo su presentación ante el Tribunal correspondiente.

Y para que así conste, firmo la presente en A Coruña, a 1 de septiembre de 2015.

Fdo. Sergio Rodríguez Roiloa



1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS	7
1.1 ¿Qué son?	7
1.2. Características de las plantas invasoras.....	10
1.3 Consecuencias de las invasiones biológicas	12
1.4 Gestión y control de especies invasoras	15
1.5 Plantas invasoras en Galicia.....	17
2. CASO DE ESTUDIO: <i>Carpobrotus</i> sp.	21
2.1 <i>Carpobrotus edulis</i>	21
2.2 <i>Carpobrotus acinaciformis</i>	23
2.3 Impactos y amenazas de <i>C. edulis</i> y <i>C. acinaciformis</i>	24
3. TRABAJO EXPERIMENTAL.....	27
Resumen/Resumo/Abstract	27
Introducción	28
Objetivos.....	29
Material y métodos.....	29
Especies de estudio.....	29
Material vegetal.....	30
Diseño experimental.....	31
Medidas.....	32
Tratamiento estadístico de los datos.....	33
Resultados	34
Discusión.....	38
Conclusiones	40
Bibliografía	40

1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS

1.1 ¿Qué son?

Existen en la naturaleza una serie de barreras (cordilleras, desiertos, grandes masas de agua) que impiden la dispersión de los organismos a través de ellas. Sin embargo, la mano del hombre permite que las especies sorteen dichas barreras, alcanzando regiones donde no se encuentran presentes de manera natural (Di Castri et al., 1990). Se considera **especie exótica** (también denominada especie introducida, no nativa o foránea) a aquella introducida por el hombre fuera de su distribución natural. Esto es aplicable tanto a organismos adultos como a **semillas, propágulos o cualquier parte de un organismo con capacidad de sobrevivir y reproducirse**.

Una vez la especie exótica ha alcanzado una nueva región, se establece dando lugar a una población de pequeño tamaño. La supervivencia de dicha población depende en gran medida de su proximidad a zonas alteradas por el hombre, donde las especies autóctonas estén sometidas a condiciones de estrés. En este punto la especie exótica se denomina especie subesporádica o adventicia, y la población tiende a desaparecer con el paso del tiempo. La llegada de nuevos individuos a la población es crucial para que esta sobreviva. Si dicha población alcanza un tamaño suficiente como para sobrevivir sin depender de la llegada de nuevos individuos, hablamos de una **especie naturalizada** (Williamson y Fitter, 1996).

Aquellas especies naturalizadas que se expanden con rapidez lejos del foco de introducción (donde se estableció la primera población) se denominan **invasoras** (Wilcox y Turpin, 2009). Estas especies tienen la capacidad de desplazar a las especies locales allá donde llegan, alterando los ecosistemas. Las especies invasoras no suelen tener depredadores en las zonas invadidas. Una especie vegetal se considera invasora si en menos de 50 años se ha desplazado a 100 metros del foco de entrada (si su reproducción es mediante semillas) o a más de 6 metros en 3 años (si su reproducción es vegetativa a través de rizomas o estolones)(Vilà et al., 2008). 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 de su plasticidad fenotípica, que le permitirá adaptarse a las condiciones ambientales del nuevo espacio.

Las **invasiones biológicas** consisten en un proceso secuencial de introducción, establecimiento y expansión de especies exóticas en áreas geográficas donde antes no estaban presentes, y que finalmente originan un impacto (ver Fig. 1). La mayoría de estas invasiones ocurren de manera accidental, aunque existen también casos de introducciones intencionadas (especies con fines ornamentales o con aprovechamiento económico, como el eucalipto en Galicia). Pese a que el movimiento de especies por parte del hombre lleva produciéndose desde los comienzos mismos de la agricultura y la ganadería, este proceso se ha intensificado de manera exponencial gracias al fenómeno de globalización. Las barreras geográficas que en la naturaleza impiden que una especie se desplace entre regiones pueden ahora ser sorteadas. Una especie que por sus propios medios necesitaría 5000 años para alcanzar una región biogeográfica distinta, en la actualidad sólo tarda un día (Vilà et al., 2008).

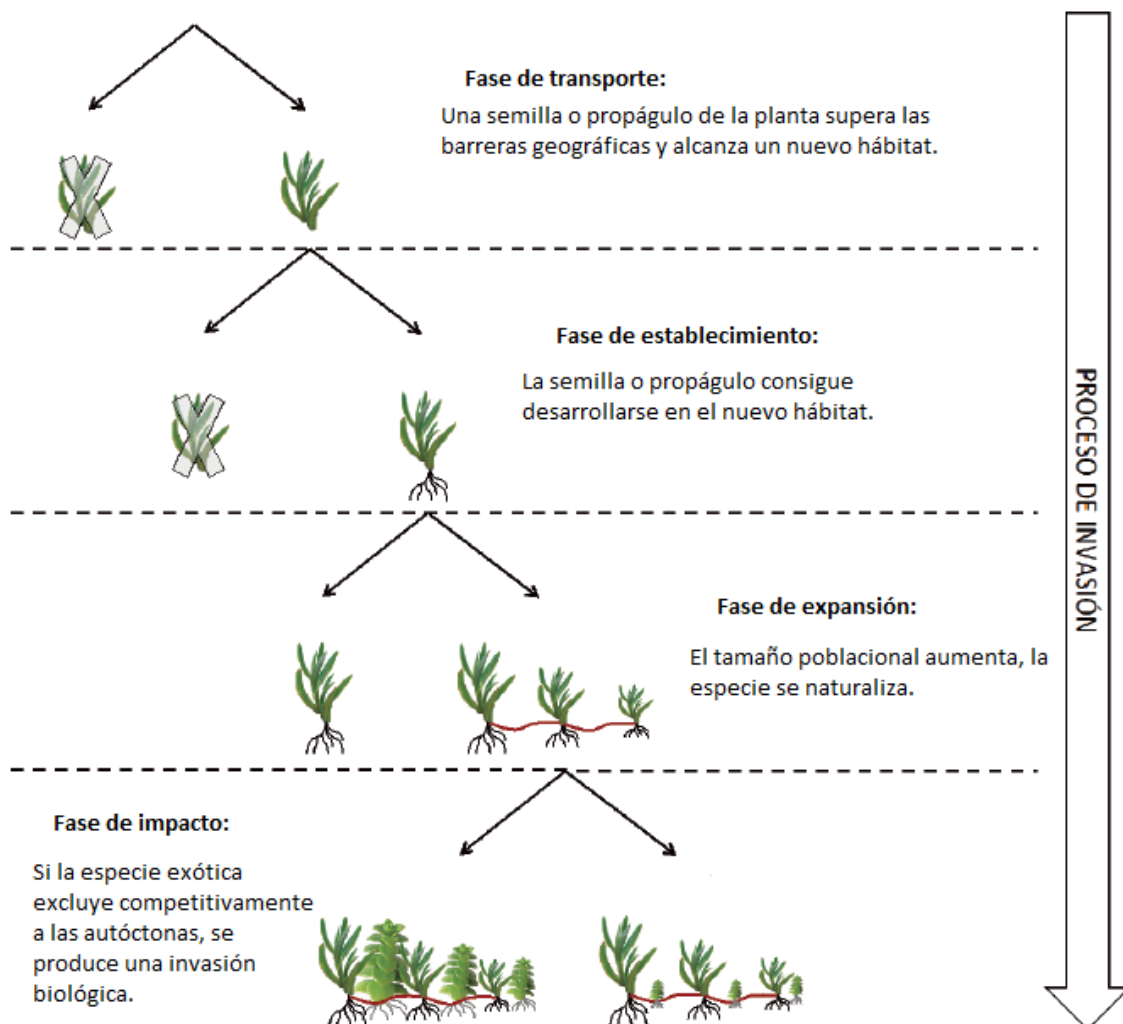


Figura 1. Esquema que muestra de manera simplificada el proceso de invasión con las fases de introducción, establecimiento, expansión e impacto. Modificado de Roiloa et al. 2015.

Las especies exóticas introducidas en Europa se clasifican como **arqueófitos** o **neófitos** según si la introducción se produjo antes o después del descubrimiento de América. Esta clasificación indica la importancia que tuvo el descubrimiento y la explotación de recursos del Nuevo Mundo en la introducción de nuevas especies en Europa. Algunas, como la patata o el maíz, han generado incuestionables beneficios socio-económicos, mientras otras, como la lantana (*Lantana camara*) o el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) están alterando seriamente nuestros ecosistemas.

Se denomina **grado de invasión** a la cantidad de especies exóticas que son introducidas en una región determinada. Por otro lado, se conoce como **invasibilidad** a la probabilidad de supervivencia de las especies introducidas en el nuevo medio. Una forma sencilla de entender esto es con el ejemplo de una especie tropical introducida en el Ártico. No importa la cantidad de veces que la especie sea introducida allí, sus posibilidades de sobrevivir son escasas. En este sentido, las condiciones abióticas (humedad, temperatura...) del hábitat deben ser compatibles con la especie invasora. Así mismo intervienen factores bióticos, la falta de competencia y especies depredadoras determinan una mayor invasibilidad (Lonsdale, 1999).

El grado de invasión de especies vegetales varía entre distintos continentes, siendo más elevado en continentes recientemente descubiertos (América del Norte, América del Sur y Australia). Dentro de un mismo continente se encuentra un mayor número de especies invasoras en las latitudes medias, siendo menor a medida que nos desplazamos hacia el Ecuador y los polos. Por ejemplo, en Centroeuropa existe un grado de invasión mayor que en Escandinavia o en el Mediterráneo. En general, los biomas templados presentan una mayor invasibilidad, seguidos de los boreales, alpinos y mediterráneos, mientras que los subtropicales (sabanas y desiertos) y tropicales (selvas) presentan un menor grado de invasión.

Por otro lado, las islas presentan un grado de invasión superior al de los continentes. Casi el 50% de la flora de Hawai o Nueva Zelanda es exótica. Las islas del Mediterráneo tienen en promedio un 10% más de especies invasoras que los territorios continentales próximos. Esto puede explicarse debido a que las islas tienen un número bajo de especies, con lo cual existen pocos depredadores y competidores que dificulten la colonización de especies exóticas. Además, las condiciones climáticas suelen ser más estables y suaves en islas que en continentes, debido a la proximidad del mar, lo cual favorece a las especies invasoras (Vilà et al., 2008).

1.2. Características de las plantas invasoras

La característica principal de las plantas invasoras es su gran capacidad competitiva. Las plántulas se establecen de manera eficaz, teniendo altas tasas de supervivencia frente a plantas no invasoras. En la fase adulta de su ciclo vital, una característica muy favorable es la capacidad de propagación clonal (Pysek, 1997; Otfinowski y Kenkel, 2008; Roiloa et al., 2015). El crecimiento clonal, a través de estructuras como rizomas, bulbos o producción de nuevos vástagos, se observa tanto en plantas invasoras de medios acuáticos, por ejemplo el helecho de agua (*Azolla filiculoides*) o el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*), como en plantas terrestres, por ejemplo *Oxalis pes-caprae* o *Carpobrotus edulis*. Esta característica permite a la planta ocupar una gran superficie y acceder de manera eficiente a los recursos.

Otro rasgo vegetativo asociado a plantas potencialmente invasoras es su capacidad para una rápida expansión. Esto se consigue combinando una elevada tasa fotosintética y una superficie foliar amplia. La tasa fotosintética elevada permite a la invasora disponer de más carbono que una planta nativa con acceso a la misma cantidad de luz. Además, si una especie invasora posee una elevada superficie foliar por unidad de masa de hoja, puede capturar mucha luz con poca inversión en biomasa foliar (Vilà et al., 2008). De este modo el carbono fijado permite a la planta aumentar su tallo o raíces, para poder captar más luz y nutrientes, lo cual le otorga una gran ventaja respecto a las plantas nativas.

En cuanto a las características reproductivas, las especies invasoras son frecuentemente hermafroditas (un mismo organismo es a la vez macho y hembra), siendo comunes los procesos de autopolinización (una planta se fecunda a si misma), que permiten asegurar la viabilidad de la población a partir de unos pocos individuos. También es frecuente que las plantas invasoras sean polinizadas por insectos, o en menor medida por aves. Mediante la producción de flores ricas en néctar y polen las plantas invasoras llegan a desplazar a las nativas a la hora de ser polinizadas, con lo que la tasa de reproducción de estas últimas desciende (Vilà et al., 2008).

Parte del éxito de las especies invasoras radica en el hecho de que no solo acaparan más recursos, sino que hacen un uso eficiente de los mismos. Por este motivo son capaces de desarrollarse tanto en ambientes ricos en recursos, donde sacan partido de su crecimiento acelerado, como en ambientes pobres o sometidos a condiciones adversas. La succulencia, que permite el desarrollo de las plantas en zonas secas y cálidas, es un rasgo poco frecuente en plantas autóctonas de la Península Ibérica (Vilà et al., 2008).

Una perturbación tolerada por algunas especies invasoras es el fuego, que causa estragos en la flora local. Tras un incendio, las semillas de algunas especies invasoras germinan y aprovechan su elevada velocidad de crecimiento para desarrollarse antes de que lo hagan las especies locales. A las especies que adoptan esta estrategia se las denomina **pirófitas** (amantes del fuego), siendo el eucalipto un ejemplo notable. La liberación de grandes cantidades de semillas de pequeño tamaño, que permanecen largo tiempo en el suelo sin germinar y que inician este proceso únicamente tras un incendio, es característica de estas plantas. Otras especies están adaptadas para rebrotar a partir de las raíces, el rizoma o un bulbo tras quemarse la parte aérea de la planta. En la Península Ibérica existen plantas autóctonas con características pirófitas, asociadas a la zona del suroeste peninsular donde predomina el clima mediterráneo. Ejemplos notables son el madroño (*Arbutus unedo*), la jara (*Cistus laurifolius*), el brezo (*Erica arborea*), la aliaga (*Genista scorpius*), la encina (*Quercus ilex*) o el melojo. (*Quercus pirenaica*)(de las Heras et al., 1991).



Imagen 1. Cortaderia selloana en el una zona de humedal en el municipio de Ares, La Coruña. Se trata de una gramínea de gran porte, con capacidad de adaptarse a distintos ambientes, resistente al fuego, con hojas de bordes cortantes para evitar a los herbívoros y una abundante producción de semillas. Esta planta ejemplifica varios rasgos presentes en las especies invasoras. Fuente: R. Portela.

La presencia de herbívoros que se alimenten de las plantas puede contrarrestar una invasión biológica. No obstante, muchas invasoras son capaces de tolerar a las especies herbívoras locales. Por un lado, su elevada tasa de crecimiento les permite reponer las partes perdidas o dañadas con mayor rapidez que las plantas nativas, lo cual supone una ventaja. Por otro lado, muchas especies exóticas sintetizan compuestos químicos defensivos a los cuales la fauna local no está acostumbrada (Vilà et al., 2008). Si esto ocurre, y el compuesto resulta desagradable o incluso tóxico para los herbívoros, la planta no será depredada. Esto a su vez aumenta la presión que los herbívoros ejercen sobre la flora local.

Un rasgo muy llamativo propio de aquellas especies con potencial invasor es la plasticidad fenotípica (Grime y Mackey, 2002). Esto es, que un mismo genotipo pueda dar lugar a distintos fenotipos en base al medio en el que el organismo se desarrolle. Esto permite a la planta exótica sobrevivir durante periodos en los cuales las condiciones son hostiles mientras dura el proceso de establecimiento. Un ejemplo notable de esto lo encontramos en la especie *Lantana cámara*, de la cual existen más de 650 variedades que están invadiendo 60 países, entre los cuales se encuentra España (se ha establecido en las islas Canarias). Esta especie ha diversificado sus características morfológicas y fisiológicas hasta el punto de poder sobrevivir en condiciones ambientales que van desde el sotobosque tropical a suelos volcánicos desnudos, pasando por cualquier hábitat menos hostil para la vida vegetal.

1.3 Consecuencias de las invasiones biológicas

Sin duda el efecto más perjudicial de las invasiones biológicas es el efecto negativo que estas tienen sobre las especies nativas. Se trata de la segunda causa de **pérdida de la biodiversidad** a nivel global, por detrás de la destrucción de los hábitats. Según el Libro Rojo de la UICN, las especies invasoras son responsables de poner en riesgo a un 5% de las especies amenazadas. Esto resulta especialmente grave en el caso de especies endémicas, pues su desaparición a nivel local puede suponer su extinción (Gurevitch y Padilla, 2004).

Aquellos organismos que son introducidos en una región donde antes no estaban presentes tienen el potencial de alterar significativamente la dinámica de las poblaciones, la estructura de las comunidades y los procesos a nivel de ecosistema (Levine et al., 2003; Sanz et al., 2004). La cadena trófica se modifica al aparecer nuevas relaciones de competencia (por la luz, el agua, los nutrientes...), depredación o alelopatías (efectos perjudiciales que una planta provoca sobre otras cercanas). La propia estructura del suelo puede llegar a cambiar, al

modificarse la insolación y la cantidad de humus presente en el horizonte superior. El régimen de fuegos también puede verse afectado por las plantas invasoras, si se acumula una gran cantidad de biomasa seca esta favorece el avance de las llamas.

Cuando una especie introducida ocupa el mismo nicho ecológico que una especie autóctona, pero con mayor eficacia, la autóctona puede extinguirse localmente (Sanz et al., 2004). La mayor capacidad competitiva de la especie invasora frente a la nativa puede ser el resultado de competencia por explotación o por interferencia. La competencia por explotación se da cuando varios organismos compiten por obtener un recurso limitado. Si un individuo consume una porción de ese recurso, los demás tendrán menos recurso disponible. En el caso de las plantas, la obtención de nutrientes a partir del suelo supone competencia por explotación. La competencia por interferencia se establece cuando un organismo impide a otro el acceso a un recurso. Por ejemplo, si una planta tiene hojas de gran tamaño y crece más que las plantas vecinas, capta luz y ensombrece a las demás plantas, evitando que estas accedan al recurso.

Un buen ejemplo de competencia lo tenemos en la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*), natural de los montes Apalaches en EEUU y que se ha introducido en Europa, Asia, Australia y Argentina. Esta planta consigue competir con la vegetación autóctona y desplazarla mediante su gran eficiencia fotosintética y crecimiento agresivo. Además, fija en el suelo nitrógeno atmosférico que ella misma utiliza debido a su crecimiento más rápido. Otro caso parecido es el de la hierba de la Pampa (*Cortaderia selloana*), originaria de Sudamérica, invasora en California, Hawái y la Península Ibérica. Esta gramínea compite con éxito con las especies nativas por la luz, humedad y nutrientes debido a su rápido crecimiento y acumulación de una gran biomasa aérea y subterránea. El resultado de la proliferación de estas especies es una disminución notable de la biodiversidad en la zona afectada.

Además de la competencia, otro fenómeno por el cual las especies invasoras suponen un peligro para las autóctonas es la hibridación. Esto es, el intercambio de material genético entre taxones genéticamente relacionados. El cruzamiento entre poblaciones de la misma especie pero de diferente origen geográfico también puede conllevar cambios genéticos. Esto puede provocar la desaparición de especies endémicas o relictas. Por otro lado, también puede suponer un aumento en la capacidad invasiva (Vilà et al., 2008).

Las invasiones biológicas tienen un **impacto económico** notable sobre nuestra sociedad, puesto que reducen los rendimientos de la agricultura, la explotación forestal y la pesca (Pimentel et al., 2000). Además, pueden dañar infraestructuras, dificultar el transporte o reducir la disponibilidad de agua cuando, por ejemplo, bloquean cursos de agua o estrangulan

canalizaciones industriales. Asimismo, las especies exóticas pueden destruir paisajes y masas de agua, causando con ello la pérdida de espacios recreativos o de patrimonio cultural. Adicionalmente, las especies exóticas pueden ser un problema para la salud humana, ya que pueden desencadenar alergias y problemas dermatológicos, o actuar como vectores de propagación de enfermedades y patógenos peligrosos (Belmonte y Vilà, 2004).

Se estima que, en los últimos veinte años, las especies invasoras han costado a la Unión Europea más de 12.000 millones de euros anuales, y la cifra sigue en aumento (Unión Europea, 2014). A medida que las invasiones existentes avanzan y se producen otras nuevas, son necesarios más recursos humanos y materiales para combatirlas, o al menos para evitar que sigan propagándose. El coste asociado a erradicar una especie invasora crece exponencialmente si no se erradica de inmediato. Cuanto antes se solucione el problema, menor será el coste para todos los afectados.



Imagen 2. Lecho del embalse de La Torrassa (Lleida), dentro del Parque Nacional del Alto Pirineo, completamente cubierto por la planta invasora Elodea canadensis. La presencia de E. canadensis amenaza las poblaciones locales de otras especies, como Hippuris vulgaris, por lo que se están realizando campañas para su eliminación. Fotografía tomada de gesna.net.

Sin embargo, típicamente los costes y los beneficios de las especies invasoras se reparten de una forma muy asimétrica. En general, quienes se benefician de traer especies invasoras a la UE tienen pocos o ningún incentivo económico para minimizar los riesgos que estas especies traen aparejados. En cambio, los costes asociados al control de las invasiones biológicas y los daños que causan suelen recaer sobre segmentos más amplios de la población, como los productores del sector primario, las administraciones públicas o la sociedad en su conjunto.

1.4 Gestión y control de especies invasoras

La primera línea de defensa a la hora de proteger un hábitat de la invasión por parte de especies exóticas es la prevención. Aquí se incluyen las políticas y medidas encaminadas a evitar la introducción de especies foráneas. Informar a la población del peligro potencial de liberar especies ornamentales al medio es un punto fundamental. Una fuente de entrada de especies vegetales exóticas que se debe tener en cuenta es la jardinería. En este sentido, también se debe formar de manera adecuada a los profesionales para evitar que se produzcan accidentes. Otro punto de la fase preventiva es la legislación vigente, tanto nacional como internacional, que regula el tráfico de seres vivos y de especies potencialmente peligrosas.

Una vez la especie invasora ha sido liberada al medio, si se actúa con rapidez es posible erradicarla por completo antes de que se extienda de manera irremediable. El conocimiento que se tenga de la especie es fundamental en este punto, principalmente si ha invadido antes otras zonas y qué métodos de control o erradicación han sido eficaces, así como aquellos que no han dado buenos resultados. Aquí ganan importancia las interacciones que la especie exótica pueda desarrollar con especies locales, dificultando la eliminación. En cualquier caso, no se debe actuar con precipitación o descuido, asegurando siempre que las medidas que se tomen no sean más perjudiciales que la propia invasión.

Cuando la eliminación total de la especie en el área afectada no es posible, se procede a tomar medidas de control. Esto consiste en mantener el número de individuos en niveles aceptables para evitar daños ecológicos o socioeconómicos inadmisibles. Existen tres métodos que se pueden utilizar, ya sea de manera individual o bien combinados: control químico, físico o biológico (Díaz y Beiras, 2007):

- Control químico: consiste en aplicar herbicidas y pesticidas. Su principal inconveniente es que tienen, por lo general, poca especificidad. Esto puede conllevar un peligro para la salud humana y la biodiversidad local. Se suelen emplear para la eliminación de plantas leñosas en combinación con métodos físicos. Por ejemplo, el procedimiento de eliminación más eficaz para los eucaliptos consiste en talarlos y después aplicar una pasta herbicida en el tronco, antes de que los vasos conductores se cierren, para evitar así que el árbol rebrote.
- Control físico: consiste en retirar los individuos de la zona afectada, ya sea a mano (eliminación manual) o mediante aperos mecánicos o arrastrados por tractor (eliminación mecánica). La eliminación mecánica causa un mayor impacto al medio que la manual, pero en algunos casos (cuando la densidad de individuos es elevada) es

preferible usar este método. El caracol gigante africano, especie muy invasiva que causaba graves pérdidas a los agricultores, fue eliminada por completo de Florida (EEUU) y Australia mediante su recolección manual. La caza de animales, como es el caso de los conejos en Australia, también está clasificada como control físico. Dos métodos utilizados en situaciones muy concretas contra especies vegetales invasoras son el mulching (que consiste en la colocación de materiales como paja o plásticos sobre el suelo para impedir la llegada de luz a las plantas) y los incendios controlados. El mulching tiene un coste elevado y se utiliza sólo en enclaves con un alto valor ecológico donde las plantas invasoras se encuentren en puntos concretos con una alta densidad poblacional. El uso de fuego, por razones evidentes, es desaconsejable (Sanz et al., 2004).

- Control biológico: consiste en introducir los enemigos naturales de la especie invasora en el nuevo ecosistema. Si la especie así introducida se relaciona únicamente con la especie invasora, el método puede resultar muy eficaz. Sin embargo, ha de estudiarse cada caso concreto y tenerse en cuenta las posibles interacciones con la flora y fauna locales, o podría generarse un problema mayor que la invasión original (Simberloff y Stiling, 1996). Un caso tristemente célebre de esto lo encontramos en Australia, donde en 1935 se introdujeron sapos de la caña (*Rhinella marina*) para solucionar un problema con ciertas especies de escarabajo que se alimentaban de la caña de azúcar. El problema llegó cuando la población de sapos aumentó exponencialmente, ya que su piel posee glándulas venenosas y los depredadores locales que se alimentaban de los sapos resultaban intoxicados (Beckmann et al., 2011). Actualmente la población es de unos 200 millones y migran 40 kilómetros al año, desde el noreste del país hasta el centro (Tingley et al., 2013).

1.5 Plantas invasoras en Galicia

En Galicia podemos encontrar actualmente numerosos ejemplos de especies invasoras, algunas con más éxito a la hora de expandirse que otras. Los ambientes más propensos a sufrir un proceso de invasión son aquellos alterados por el hombre, especialmente las zonas de cultivo.

Entre las especies de árboles leñosos encontramos la acacia o mimosa (*Acacia dealbata*), la acacia negra (*Acacia melanoxylon*), el ailanto (*Ailanthus altissima*), el eucalipto común o eucalipto azul (*Eucalyptus globulus*) y la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*). Las plantas leñosas tienen un crecimiento más lento que las herbáceas o arbustivas, pero su impacto en el medio puede llegar a ser mayor debido a alelopatías y a que la captación de recursos (agua, luz) tiene un efecto importante en el medio. Además, su erradicación requiere del uso de medios de control físico (mecánico) que provocan alteraciones en los ecosistemas. El uso de productos químicos como el paraquat es efectivo cuando se trata de grandes poblaciones, pero los efectos sobre la flora local son nefastos. Contra las especies invasoras arbóreas, el método más efectivo es la plantación y cultivo de especies autóctonas siguiendo métodos tradicionales. Para esto debe fomentarse un tipo de agricultura que en algunas zonas de Galicia se ha perdido, lo cual favorece a las especies invasoras.

En lo que a especies herbáceas y arbustivas leñosas se refiere, el número de especies exóticas presente en Galicia es superior. Así, tenemos el amaranto (*Amaranthus retroflexus*), la caléndula (*Arctotheca caléndula*), la caña o falso bambú (*Arundo donax*), el té americano (*Bidens aurea*), el arbusto de las mariposas (*Buddleja davidii*), la hierba carnífera (dos especies, *Conyza canadensis* y *C. bonariensis*), la hierba de la Pampa (*Cortaderia selloana*), la crocosmia (*Crocosmia x crocosmiiflora*), la campanilla (*Ipomoea indica*), la hierba de asno (*Oenothera glazioviana*), la vinagreta (*Oxalis pes-caprae*), el pasto miel (*Paspalum dilatatum*), la tintorera (*Phytolacca americana*), o la hierba doncella (*Vinca difformis*). Algunas de estas especies fueron introducidas de manera accidental en nuestro territorio, mientras que otras llegaron aquí de forma intencionada por mano del hombre (con fines ornamentales o para ser utilizadas como forraje para el ganado, como es el caso del pasto miel) (Díaz y Beiras, 2007).

Un caso peculiar es el de la planta acuática *Egeria densa*, nativa de América del Sur y que se utiliza con fines ornamentales en acuarios. La planta produce una cantidad elevada de oxígeno y limpia de materia orgánica los cursos de agua donde se desarrolla, lo cual supone un peligro para la biodiversidad. Su potencial invasor es tal que en España se encuentra legislada (Real Decreto 1628/2011), estando prohibida su introducción al medio, así como su posesión,

transporte y comercio. La primera cita de esta planta en un medio natural en nuestro país fue en Valencia el 1995. En Galicia se encuentra en el tramo final del río Umia y en la ría de Arousa. *Elodea canadensis*, una planta muy similar a *Egeria*, también tiene potencial invasor y se encuentra ya en Galicia, concretamente en el Bajo Miño y en Tui. El control físico de la planta es contraproducente, ya que se reduce la biomasa pero se produce la fragmentación de los tallos. La planta se reproduce de manera vegetativa (clonal), de modo que la fragmentación de los individuos puede dar lugar a la infestación de zonas cercanas. El control químico en ríos es desaconsejable debido a los efectos perjudiciales que las sustancias utilizadas tienen sobre la flora y fauna locales. Por otro lado, se han realizado experimentos relacionados con métodos de control biológico que presentan resultados positivos. La carpa *Ctenopharyngodon idella* devora de manera eficaz las plantas invasoras, pero deben utilizarse carpas estériles para evitar que ellas mismas se conviertan en una plaga. También debe tenerse en cuenta que las carpas se alimentan tanto de especies invasoras como de las locales.

Otra planta similar es *Azolla filiculoides*, un helecho acuático que se desarrolla en forma de tapices flotantes, llegando a cubrir cursos de agua por completo. La planta bloquea el paso de la luz y produce grandes cantidades de materia orgánica, además de ser capaz de fijar nitrógeno atmosférico, lo cual provoca la eutrofización de los cursos de agua que invade. *Azolla* se usa con fines ornamentales en acuarios, igual que *Egeria*, y se sospecha que esta podría ser la vía de entrada a los ecosistemas que invade. Actualmente en Galicia se encuentra presente en la cuenca del río Miño, así como en zonas puntuales de A Coruña, Ourense y Lugo. El control de la planta por medios químicos resulta muy problemático, y el control físico es ineficiente debido a que la planta se fragmenta y no es eliminada por completo. Así, la única posibilidad practicable para su control ha resultado ser el uso de un gorgojo, *Stenopelmus rufinasus*, originario de Norteamérica y que se alimenta exclusivamente de plantas del género *Azolla*.



Imagen 3: Egeria densa. Fuente: Wikimedia Commons. Imagen 4: Azolla filiculoides. Fuente: Wikimedia Commons.

Interesante es señalar la reciente aparición en Galicia (lugar de Hermedesuxo, Fisterra, A Coruña) de una población de la especie invasora clonal *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. (Romero y Amigo, 2015). Originaria de Sudamérica, es una de las principales especies invasoras en Asia. Como se indicaba en el apartado de gestión y control de especies invasoras, la rápida actuación y erradicación de las primeras incursiones de una especie invasora resulta clave para evitar su propagación y sus consecuencias catastróficas. En este sentido ADEGA (Asociación para a Defensa Ecoloxica de Galiza) ya ha iniciado labores de erradicación sobre esta primera población de *A. philoxeroides* localizada.



Imagen 5: Población de *Alternanthera philoxeroides* invadiendo la localidad de Hermedesuxo, Fisterra, A Coruña. Fuente: Romero y Amigo, 2015.

Los ecosistemas acuáticos y zonas costeras son particularmente susceptibles a sufrir una invasión biológica. El ambiente costero es especialmente hostil para la vida vegetal, al ser el aporte de nutrientes escaso, filtrarse los nutrientes y el agua con facilidad a través de la arena y estar sometidas las plantas al agua salada, que tiene efectos negativos sobre los tejidos

vegetales. En un ambiente tan duro, donde a las plantas les cuesta crecer, la aparición de una especie exótica bien adaptada a esas condiciones puede llevar al desplazamiento de las especies autóctonas. Algunas plantas invasoras propias de ecosistemas costeros que podemos encontrar en Galicia son la caléndula (*Arctotheca caléndula*), la bacopa o hisopo de agua (*Bacopa monnieri*), la cotula (*Cotula coronopifolia*), la siempreviva (*Helichrysum petiolare*), el heno del pantano (*Spartina patens*), la grama americana (*Stenotaphrum secundatum*) o la flor de sangre (*Tropaeolum majus*). Una especie particularmente problemática en Galicia es la uña de gato (*Carpobrotus edulis*), que invade hábitats especialmente sensibles como son las dunas y acantilados costeros, y cuya propagación clonal la convierten en una de las principales amenazas para las especies nativas del litoral gallego.

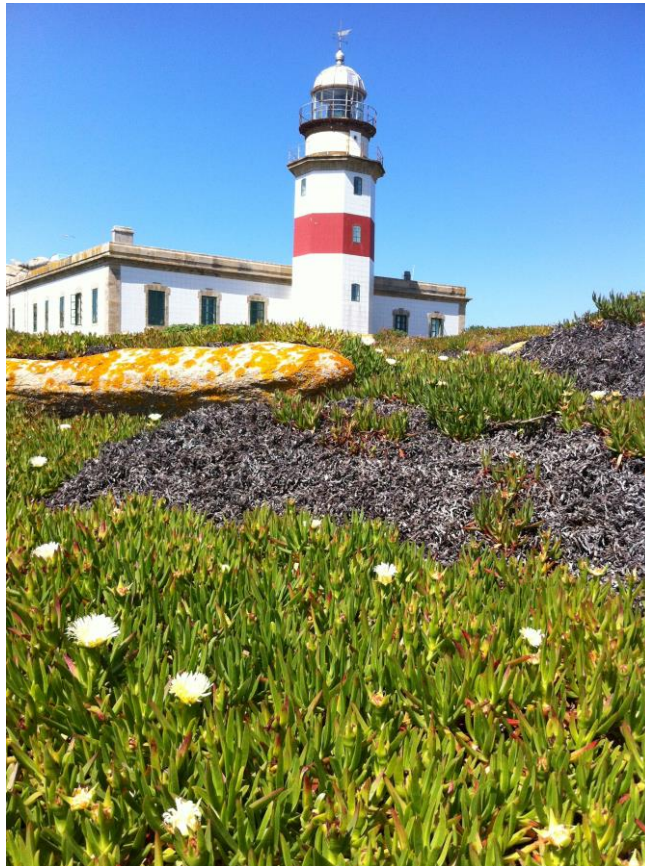


Imagen 6: *Carpobrotus edulis* invadiendo la isla de Sálvora (Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia). Fuente: S.R. Roiloa.

2. CASO DE ESTUDIO: *Carpobrotus sp.*

2.1 *Carpobrotus edulis*

Carpobrotus edulis es una especie vegetal perteneciente a la familia *Aizoaceae*. La especie es originaria de Sudáfrica, pero en la actualidad se encuentra presente en todas las zonas templadas del mundo (sur de Australia, Nueva Zelanda, Chile, California, y Sur de Europa), especialmente en ecosistemas costeros (incluyendo tanto dunas como costa rocosa). Dentro de España se trata de una especie abundante en algunos puntos del litoral cantábrico (Asturias, País Vasco, sur de Galicia), mediterráneo (Costa Brava, Delta del Ebro, Menorca) y suratlántico (Doñana). De manera más puntual aparece también en otros enclaves de varias provincias costeras e insulares.

Se trata de una planta camefita, pluricaule y reptante, alcanzando los tallos una longitud de hasta 2 m, radicantes, muy ramificados y subcilíndricos. Las hojas son de color verde vivo, a veces púrpura en los extremos, ahusadas, con textura cérea y sección transversal en triángulo equilátero, curvadas hacia arriba, de alrededor de 10 cm de largo. En suelos muy salinos, pueden desarrollar una especie de costra salina que les da un color superficial blanquecino. Posee metabolismo CAM, propio de las plantas crasuláceas.



Imagen 7. *Carpobrotus edulis* invadiendo un sistema dunar en Muros (A Coruña). Fuente: S.R. Roiloa.

Las flores son muy llamativas, tienen de 60 a 90 mm de diámetro, numerosos pétalos imbricados de color rosado o amarillento, con cinco tépalos. Estaminodios petaloideos amarillos o rosados, lineales, lanceolados, dispuestos en 34 verticilos. Androceo con numerosos estambres al principio erecto y después convergente hacia los estigmas, con los filamentos amarillentos. Ovario ínfero, con 8-16 carpelos. Estigmas sésiles, radiales, subulados, plumosos. El fruto es carnoso, drupáceo, indehiscente, subgloboso, amarillento, plurilocular. Semillas grandes, ovoides, ligeramente comprimidas, rodeadas de mucílago (Castroviejo, 1990). El periodo de floración comprende de marzo a junio. Algunos mamíferos de pequeño tamaño (conejos, ratas) y las gaviotas se alimentan de los frutos, ayudando a dispersar las semillas con sus deyecciones.

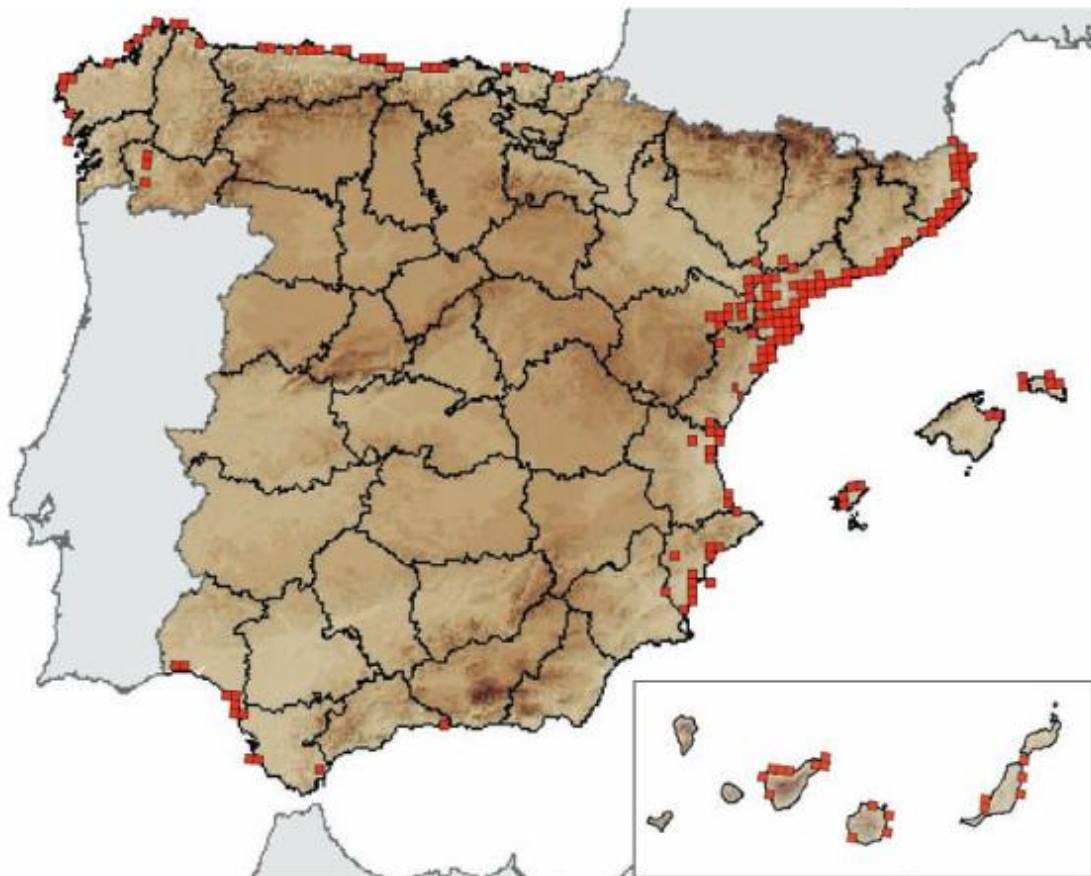


Figura 2: distribución de *C. edulis* en España. Sanz-Elorza et al, 2004.

La fecundación es alógama (entre individuos diferentes) y entomófila, habiéndose observado polinizadores en los órdenes *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera* y *Thysanoptera*. Se reproduce activamente por estolones que enraízan fácilmente en los nudos. Necesita climas

templados, no tolerando las heladas moderadas o reiteradas. Ha desaparecido por completo en algunas zonas después de un periodo de frío intenso. Soporta bien la sequía, la salinidad y los substratos arenosos. Requiere estar expuesta a la luz solar directa. Las semillas germinan abundantemente tras los incendios, pudiendo permanecer en el banco de semillas del suelo sin perder la capacidad germinativa durante varios años. Las hojas y tallos no resultan comestibles para los herbívoros.

2.2 *Carpobrotus acinaciformis*

Esta planta se encuentra emparentada con *C. edulis*, procede de Sudáfrica y muchas de sus características fisiológicas y morfológicas son similares. En España se encuentra naturalizada de manera puntual y dispersa por algunos puntos del litoral mediterráneo y cantábrico. Esta especie es menos frecuente que *C. edulis*, salvo en Murcia. Se trata de un caméfito suculento y reptante, pluriacaule, con los tallos largos y radicantes y las ramas cortas con numerosas hojas. Éstas son opuestas, sésiles, curvadas, generalmente glaucas. La diferencia fundamental con *C. edulis* es que las hojas de este tienen forma de triángulo equilátero, mientras que las de *C. acinaciformis* presentan sección transversal en triángulo isósceles (Suehs et al., 2004). Además, la flor de *C. acinaciformis* siempre es de color púrpura.



Imagen 8. *Carpobrotus acinaciformis* invadiendo un sistema dunar en la desembocadura del río Miño (Caminha, Portugal). Fuente: S.R. Roíloa.

Flores grandes, de 7-10 cm de diámetro, solitarias, de color púrpura, con 5 tépalos. Provistas de numerosos estaminodios petaloideos de color púrpura intenso, dispuestos en 3-4 verticilos. Androceo con numerosos estambres, erectos en la base y después convergentes hacia los estigmas. Ovario ínfero, con 8-16 carpelos. Estigmas sésiles, radiales, subulados, plumosos. Fruto carnoso, drupáceo, indehisciente, oval, con 8-16 lóculos. Semillas grandes, ovoides, ligeramente comprimidas, rodeadas de mucílago (Castroviejo, 1990). Periodo de floración entre marzo y junio, aunque pueden comenzar a florecer a partir de enero. Fecundación alógama y entomófila. Soporta bien la sequía y la salinidad pero no las heladas. Necesita exposiciones a pleno sol para crecer. La planta, a excepción del fruto, tampoco resulta palatable a los herbívoros.

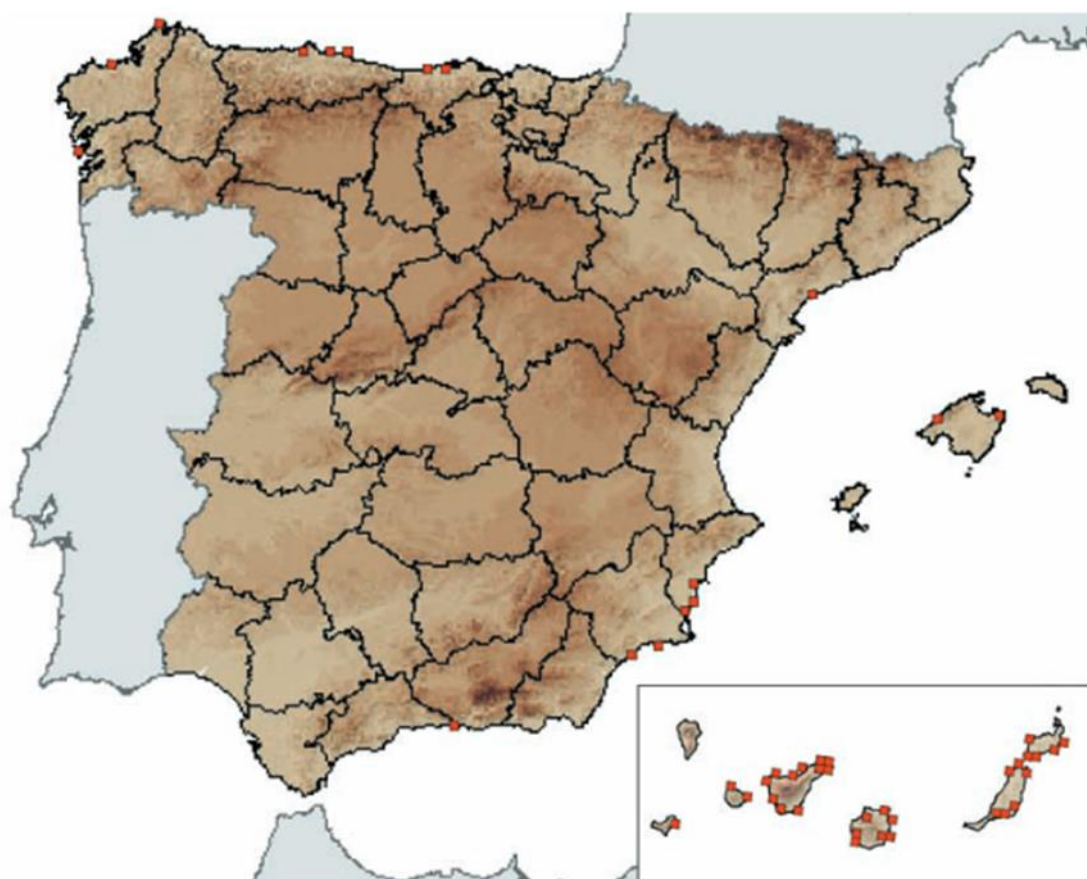


Figura 3: distribución de *C. acinaciformis* en España. Sanz-Elorza et al, 2004.

2.3 Impactos y amenazas de *C. edulis* y *C. acinaciformis*

La vía de entrada de estas especies en España se desconoce, aunque la primera cita de *C. edulis* en España (concretamente en Galicia) data del año 1900 (Sanz et al., 2004). La planta era

utilizada con fines ornamentales y para fijar taludes de zonas costeras, tarea que realiza de manera muy eficaz, llegando a formar tapices espesos a lo largo de dunas enteras. Ambas especies están incluidas en el Catálogo Español de Especies exóticas Invasoras, aprobado por el Real Decreto 1628/2011, de 14 de noviembre, estando prohibida en España su introducción en el medio natural, posesión, transporte, tráfico y comercio.

Ambas especies plantean los mismos problemas. A nivel de hábitat, alteran la abundancia relativa de las especies nativas y modifican los patrones de sucesión natural de la vegetación nativa. Las plantas desarrollan unas flores muy llamativas y cargadas de néctar, que atraen a los polinizadores y disminuyen la eficiencia reproductiva de plantas nativas. Desplazan especies de dunas costeras (*Pancratium maritimum*, *Lotus creticus*, *Ammophila arenaria*, *Crucianella maritima*, *Malcolmia littorea*, *Honckenya peploides*, etc.), disminuye la luz incidente en el suelo y la germinación de especies autóctonas. Producen un efecto de acumulación y concentración de sales en el suelo que modifica su pH y disminuye la disponibilidad de nutrientes minerales. Las alfombras vegetales llegan a ser tan densas que bloquean el transporte de arena, alterando la dinámica estructural costera. Todo esto dificulta la regeneración de las especies nativas tras producirse una perturbación, y facilita el desarrollo de otras especies invasoras (Novoa 2012).

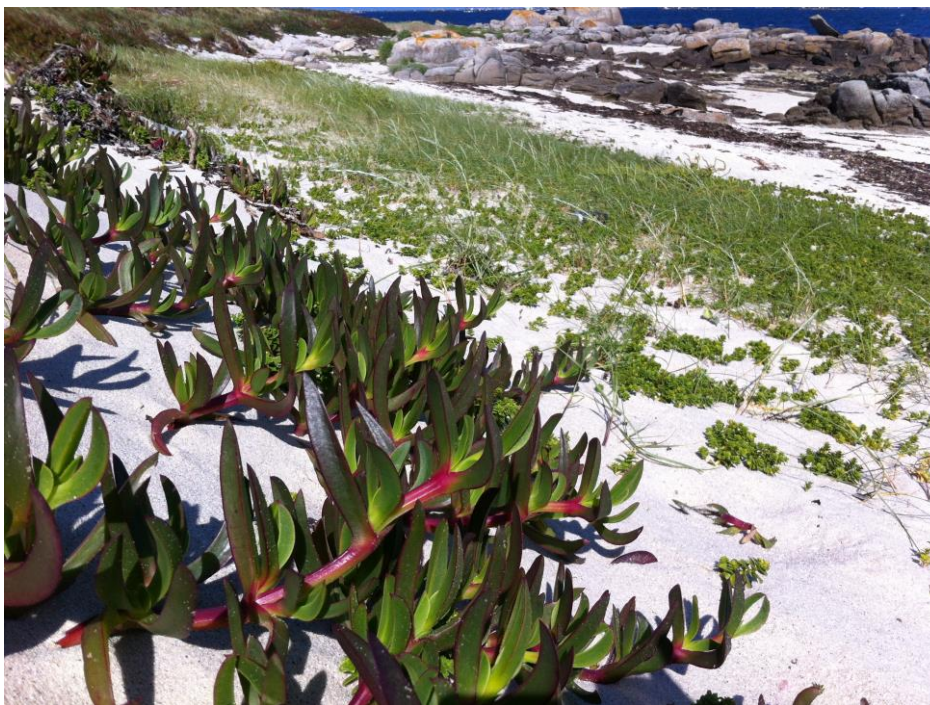


Imagen 9. *Carpobrotus* sp. invadiendo la un sistema dunar en la península de O Grove (Pontevedra) en competencia con la especie nativa *Honckenya peploides*. Fuente: S.R. Roiloa.

En España, se ha encontrado *C. acinaciformis* procedente de restos de jardinería en el Parque Natural de los Acantilados de Maro y Cerro Gordo, en Granada, a unos 2 km de una población de *Rosmarinus tomentosus*, endemismo del litoral de Málaga y Granada declarado en Peligro de Extinción y en Peligro Crítico por la Junta de Andalucía y la UICN respectivamente, del cual sólo quedan cinco poblaciones muy separadas entre sí. En el norte y noroeste de la Península, invaden las zonas superiores de los acantilados, eliminando a las especies autóctonas ya que forma alfombras muy tupidas que cubren superficies considerables de terreno impidiendo el desarrollo de otras plantas. No se han descrito impactos de estas especies sobre la salud humana ni tampoco impactos de tipo económico asociados a la alteración que producen en el terreno. El mayor impacto económico que estas especies producen es el asociado a su control y erradicación.

El método de control y erradicación más utilizado para ambas especies ha sido la retirada manual de las plantas en las zonas invadidas, seguida de una reintroducción de especies nativas. La presencia de una vegetación natural previa densa y bien establecida es la mejor medida preventiva, ya que estas invasoras no crecen bien a la sombra. El método químico más exitoso ha sido el glifosato, aplicado en invierno, que es cuando la mayoría de las especies autóctonas se encuentran en reposo. La concentración utilizada ha sido del 2%, aunque en Asturias se llevó a cabo una experiencia de erradicación de *Carpobrotus* con Roundup Plus (glifosato 36%) en las dunas de Xagó. Todas las plantas tratadas murieron en dos o tres meses y la flora nativa (*Ammophila arenaria*, *Crucianella maritima*, *Pancratium maritimum*) no resultó afectada por la cuidadosa aplicación del herbicida. El uso del fuego no da buenos resultados con esta planta debido a que los tallos y hojas acumulan una gran cantidad de agua. No se conocen por el momento enemigos naturales que puedan utilizarse en el control biológico de estas especies.

En la isla de Menorca, el Consell Insular, a través de un proyecto LIFE, llevó a cabo durante los años 2002-2004 un programa de control y eliminación de *Carpobrotus* en el litoral con el objetivo de restaurar las condiciones favorables para la flora endémica. Se eliminaron manualmente 832.148 kg de la planta que ocupaba una superficie total de 233.785 m². La Junta de Andalucía ha desarrollado proyectos parecidos en Huelva (Doñana), Cádiz (Bolonía, punta Camarinal, Rota, isla de Tarifa, etc.), Málaga (dunas de Artola), y la costa de Almería (punta Entinas-Sabinar). El material vegetal extraído en esos enclaves cubría unas 33,9 hectáreas y fueron recogidas más de 1.880 toneladas.

3. TRABAJO EXPERIMENTAL

Efecto de la integración fisiológica en el proceso de invasión de un sistema dunar por las especies clonales *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis*.

Rubén Portela¹

¹Grupo BioCost, Área de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidade da Coruña. 15071, A Coruña, España. Email: rbnprt12@gmail.com

Resumen

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad. Los mecanismos implicados en las invasiones biológicas son actualmente un tema muy estudiado en ecología. El estudio de aquellas características que permiten a un organismo exótico desarrollarse en un entorno diferente al suyo y convertirse en una especie invasora puede ayudarnos a determinar qué especies tienen potencial como invasoras. Esto puede resultar de gran ayuda para evitar futuras invasiones biológicas, así como para ayudarnos a combatir las ya existentes. En el presente trabajo se ha estudiado en qué medida el crecimiento clonal favorece a los procesos de invasiones biológicas. Para ello se ha realizado un estudio de campo en el que el beneficio de integración fisiológica (capacidad de intercambio de recursos entre individuos conectados de un sistema clonal) ha sido comparado entre las especies clonales *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis* cuando invaden un sistema dunar costero. Nuestro estudio demuestra un beneficio de la integración fisiológica en términos de crecimiento de ambas especies. Sin embargo, los resultados indican que el beneficio fue más acentuado en *C. acinaciformis*, y por lo tanto parecen señalar que la integración podría favorecer más a la expansión de esta especie.

Resumo

As invasións biolóxicas representan una das principais ameazas para a conservación da biodiversidade. Os mecanismos implicados nas invasións biolóxicas son actualmente un tema moi estudado en ecoloxía. O estudo daquelas características que permiten a un organismo exótico desenrolarse nun entorno diferente ó seu e converterse nunha especie invasora poden axudarnos a determinar qué especies teñen potencial como invasoras. Isto pode resultar de gran axuda para evitar futuras invasións biolóxicas, así como para axudarnos a combatir as xa existentes. No presente traballo estudouse en qué medida o crecemento clonal favorece ós procesos de invasións biolóxicas. Para elo realizouse un estudo de campo no que o beneficio da integración fisiolóxica (capacidade de intercambio de recursos entre individuos conectados dun sistema clonal) foi comparado entre as especies clonais *Carpobrotus edulis* e *Carpobrotus acinaciformis* cando invaden un sistema dunar costeiro. O noso estudo demostra un beneficio da integración fisiolóxica en termos de crecemento en ambas especies. Sen embargo, os resultados indican que o beneficio foi máis acentuado en *C. acinaciformis*, e polo tanto parecen sinalar que a integración podería favorecer máis á expansión desta especie.

Abstract

Biological invasions represent one of the main concerns for biodiversity conservation. The mechanisms involved in biological invasions are intensively studied in current ecology. The study of the characteristics that allows an exotic plant specie grow in a different environment and become an invader can help us to predict future invasion scenarios. This can be very helpful in preventing future biological invasions, and also to help us to fight the ones that already exist. In this work we studied how the clonal growth affects the process of biological invasions. To cope with this aim a field study was developed in which the benefit of physiological integration (i.e. the capacity for resource sharing between connected members of a clonal system) was compared between the clonal species *Carpobrotus edulis* and *Carpobrotus acinaciformis* invading a coastal dune system. Our results demonstrate a benefit of physiological integration in terms of growth for both species. However, our results indicate that this benefit was more accentuate in *C. acinaciformis*, and thus indicate that the expansion of this specie was more favoured.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel global (Mack et al. 2000). El grave impacto que causan sobre los ecosistemas nativos ha provocado que en los últimos años el estudio de las invasiones biológicas se incrementara de manera significativa (Blanco y Basanta 2015). Sin embargo, y a pesar de los esfuerzos invertidos, los mecanismos que subyacen en los procesos de invasiones biológicas permanecen todavía sin desentrañar. Muchas de las especies vegetales invasoras más agresivas muestran crecimiento vegetativo, por lo que parece razonable proponer que la reproducción clonal en las plantas puede ser un atributo que favorece las invasiones biológicas (Pysek, 1997). El crecimiento clonal se caracteriza por la producción vegetativa de un número de módulos (denominados rametos) que pueden permanecer físicamente conectados a través de estolones (tallos modificados que crecen en superficie) o rizomas (crecen bajo la superficie) durante un periodo variable de tiempo (Price y Marshall, 1999). Como resultado de esta propagación vegetativa los sistemas clonales pueden colonizar de manera efectiva grandes áreas y por lo tanto son susceptibles de encontrar heterogeneidad ambiental espacial.

Una de las características principales de la reproducción clonal es la capacidad de integración fisiológica. La integración fisiológica permite el intercambio de recursos (agua, nutrientes, fotosintetizados) entre los rametos conectados de un sistema clonal, generalmente desde los rametos creciendo en condiciones más favorables hacia aquellos que crecen en condiciones más desfavorables. Esta capacidad de integración fisiológica permite al entramado de rametos conectados comportarse como un sistema cooperativo, amortiguando posibles situaciones de estrés y colonizando ambientes estresantes que de otra forma quedaría sin explotar. Numerosos estudios han reportado beneficios de la integración fisiológica para diversas especies clonales colonizando un amplio abanico de condiciones ambientales (Hartnett y Bazzaz 1983; Salzman y Parker 1985; Stuefer et al., 1996; Slade y Hutchings 1987; Saitoh et al. 2002; Roiloa y Retuerto 2006; Wang et al., 2008). Recientemente se ha señalado que la integración fisiológica podría ser un mecanismo efectivo permitiendo a las plantas clonales invasoras una rápida expansión en su nuevo ambiente (Song et al., 2013; Roiloa et al., 2015).

OBJETIVOS

El objetivo del presente estudio es el de determinar el papel de la integración fisiológica en la invasión de un sistema dunar por parte de dos especies del género *Carpobrotus*: *C. edulis* y *C. acinaciformis*. Basándonos en estudios previos que reportan un beneficio de la integración fisiológica para la colonización de nuevos ambientes por parte de plantas clonales (Hartnett y Bazzaz 1983; Salzman y Parker 1985; Slade y Hutchings 1987; Saitoh et al. 2002; Roiloa y Retuerto 2006), predecimos que la capacidad de intercambiar recursos entre los distintos rametos del sistema clonal (capacidad de integración fisiológica) representará un beneficio para la expansión de las dos especies de *Carpobrotus* estudiadas. Trabajos recientes han demostrado las ventajas que la integración fisiológica reporta a la expansión de *Carpobrotus edulis* tanto en condiciones de campo (Roiloa et al. 2010) como en experimentos de invernadero (Roiloa et al. 2013, 2014a, b). Sin embargo este es el primer estudio que pretende determinar si la capacidad de integración fisiológica, y por lo tanto el beneficio potencial para su capacidad invasora, difiere entre *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis*. Conocer el papel que juega la clonalidad en estas dos especies resulta clave a la hora de predecir su potencial invasor, y de esta manera priorizar y proponer las estrategias de control más adecuadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies de estudio

Carpobrotus edulis (L.) N.E. Br y *Carpobrotus acinaciformis* (L.) L. Bolus son dos especies con una biología semejante originarias de la región del Cabo (Sudáfrica) y consideradas invasoras en los ecosistemas costeros de zonas de clima mediterráneo, tanto en sustrato rocoso como sobre tierra o en dunas de arena (Traveset et al., 2008; Vilà et al., 2008). Se trata de plantas suculentas, de crecimiento rápido mediante la propagación vegetativa por rametos que le permite formar densas alfombras que cubren amplios espacios de terreno (Wisura y Glen, 1993). Algunos autores, dada su mayor expansión, han señalado a *C. edulis* como un invasor más agresivo que *C. acinaciformis* en el sur de Europa (Suehs et al., 2004). Ambas especies están presentes en la Península Ibérica (Flora Ibérica, <http://www.floraiberica.org/>), sin embargo existe controversia en la diferenciación taxonómica entre *C. edulis* y *C. acinaciformis* (Suehs et al., 2004; Fagúndez y Barrada 2007). Así, según Wisura y Glen (1993), *C. edulis* es el único taxón del género con flores amarillas, mientras que *C. acinaciformis* presenta flores

magenta. Por otra parte, Akeroyd y Preston (1990; 1993) mantienen que *C. edulis* puede presentar tanto flores amarillas como magenta. El trabajo de Suehs et al. (2004) parece resolver esta controversia al señalar la posibilidad de diferenciar entre ambas especies a través de su morfología foliar, concretamente utilizando un índice de equilateralidad aplicado a una sección transversal de la hoja. Según estos autores, *C. edulis* presentaría hojas equiláteras, mientras que *C. acinaciformis* presentaría hojas isósceles. Esta diferenciación foliar también está recogida en la Flora Ibérica (Flora Ibérica, <http://www.floraiberica.org/>)

Material vegetal

El material vegetal de *C. edulis* y *C. acinaciformis* utilizado en el experimento fue recogido en una población de costa rocosa situada en la ciudad de La Coruña (43°22'N, 08°24'O). Para cada una de las especies se recolectaron un total de 16 parejas de rametos de un tamaño similar y sin enraizar. Con el objetivo de garantizar que todas las parejas de rametos tuvieran el mismo estadio de desarrollo se escogieron siempre el tercer y cuarto rameto desde el ápice de cada fragmento clonal. Para incrementar en lo posible la diversidad de genotipos incluidos en el estudio, cada una de las parejas utilizadas fueron recogidas en distintas manchas de *Carpobrotus*, separadas al menos 15 metros unas de otras.

Este material vegetal recolectado fue trasplantado en una duna natural de la playa de Seselle (Ares, A Coruña) (43°25'N, 08°13'O, ver Fig. 1) donde el experimento se desarrolló. Aunque ninguno de los individuos utilizados en el experimento tenía raíces cuando fueron trasplantados, los nutrientes almacenados en el estolón y el carácter suculento de las hojas permiten a las plantas sobrevivir hasta que desarrollan un sistema radical propio. Las plantas fueron fijadas al sustrato mediante ganchos metálicos, para evitar que factores ambientales como el viento las desplazaran de su posición. Para facilitar la disposición de las plantas, estas fueron introducidas en macetas plásticas de 0.5 L, enterradas a ras de suelo y abiertas en su base para permitir el desarrollo de raíces.

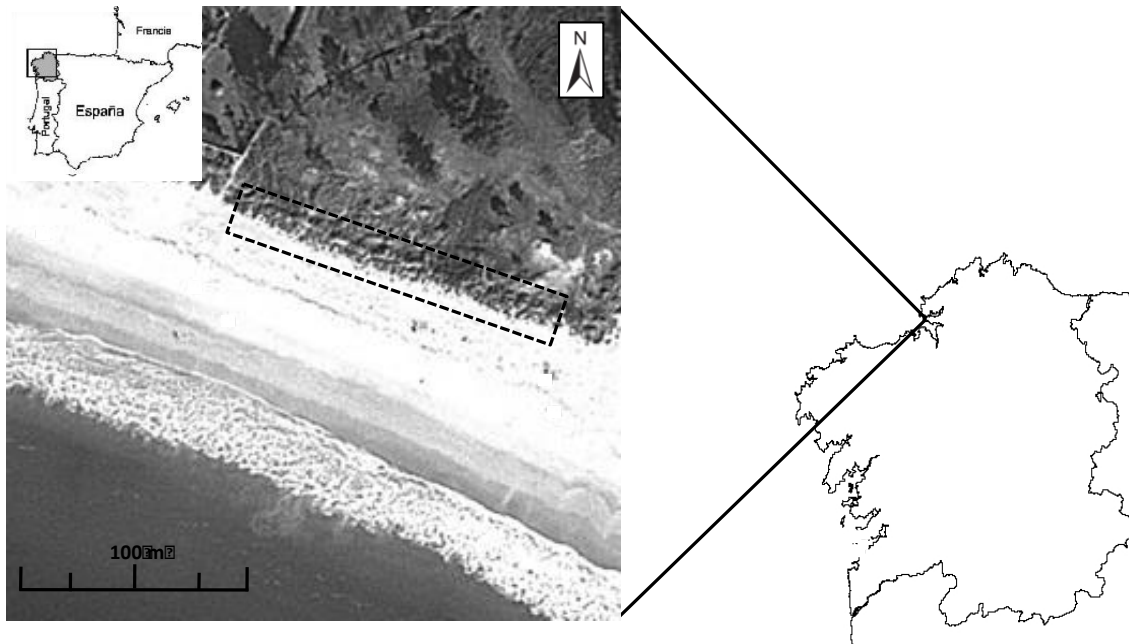


Figura 1. Localización de la duna donde se realizó el experimento. Playa de Seselle, municipio de Ares, A Coruña.

Diseño experimental

El diseño experimental consistió en dos factores cruzados: “conexión” (conectado y desconectado) y “especie” (*C. edulis* o *C. acinaciformis*) (ver Fig. 2). El tratamiento de “conexión” fue aplicado con el objetivo de determinar el papel de la integración fisiológica. Cuando los rametos estaban conectados la integración fisiológica (esto es, el intercambio de recursos entre el sistema clonal) era posible, mientras que cuando los rametos fueron desconectados la integración fisiológica estaba impedida. El tratamiento de desconexión se aplicó mediante el corte con tijera del estolón que unía a los dos rametos de cada una de las parejas. No se observaron síntomas inmediatos de daño tras la corta del estolón, por lo que se descartan artificios derivados de un estrés por el corte en nuestros resultados (Hartnett y Bazzaz, 1983; Alpert, 1991; Evans 1992; Pennings y Callaway, 2000). El tratamiento de “especie” fue aplicado con el objetivo de determinar diferencias en el efecto de la integración fisiológica entre *C. edulis* y *C. acinaciformis*. En cada una de las parejas el rameto basal recibió un aporte de 0.5l de turba comercial (conteniendo todos los nutrientes esenciales para el crecimiento de la planta), mientras que el rameto basal creció directamente en la arena de la duna. De esta manera se favorece el transporte acropetal de recursos (predominante en la mayoría de las plantas clonales) desde el rameto basal al apical. Por otra parte, en la expansión de *Carpobrotus* en sistemas dunares se ha observado que los rametos más basales del sistema clonal comienzan a crecer en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (generalmente

debido al aporte de materia orgánica de especies leñosas bajo las que comienza a desarrollarse), mientras que los rametos apicales crecen en arena con bajo contenido en nutrientes (Roiloa et al. 2014a). Cada tratamiento fue replicado 8 veces, y el experimento fue mantenido durante tres meses (Abril – Julio 2015) bajo condiciones naturales en un sistema dunar en la playa de Seselle (Ares, A Coruña, ver Material vegetal para más información).

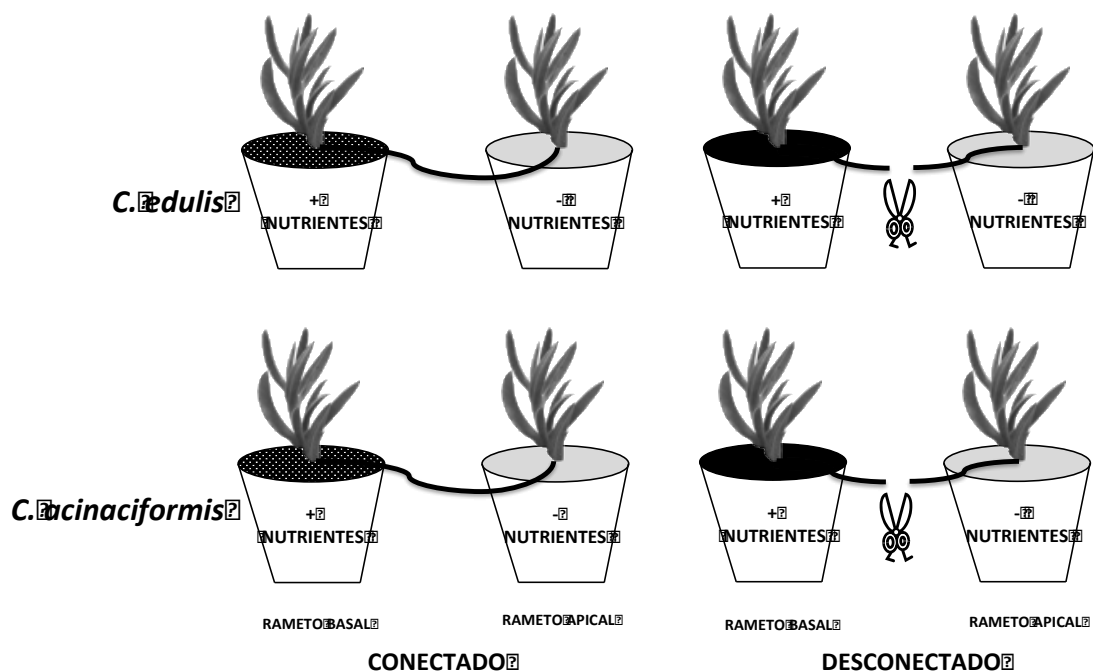


Figura 2. Esquema del diseño experimental con los tratamientos de conexión y especies representados. Para más información ver texto.

Medidas

Al finalizar el experimento los rametos fueron cosechados de manera individual, separados en raíz y parte aérea, secados en estufa a 70°C, y pesados en balanza de precisión. La biomasa total (biomasa raíz + biomasa aérea) y la biomasa proporcional destinada a la raíz (ratio de masa radicular, RMR = biomasa raíz / biomasa total) fueron calculados para cada rameto, tanto basales como apicales. Además, se calculó la biomasa de raíz, la biomasa aérea, la biomasa total y la proporción de biomasa destinada a raíces (RMR) para el sistema clonal (rameto basal + rameto apical).

Tratamiento estadístico de los datos

Previamente al análisis estadístico se comprobó que los datos cumplieran los requisitos de normalidad (mediante el test Kolmogorov–Smirnov) y homogeneidad de varianza (mediante el test de Levene) necesarios para poder aplicar test paramétricos. En el caso de la biomasa de raíz, y de la biomasa proporcional destinada a raíces (RMR) de los rametos apicales, los datos no cumplieron los requisitos de homogeneidad de varianza, y las transformaciones de los datos tampoco consiguieron converger con este criterio. Por lo tanto, para el análisis de estas dos variables se optó por el empleo de test no paramétricos.

La biomasa de raíz, la biomasa aérea, la biomasa proporcional destinada a raíz (RMR) y la biomasa total de los rametos basales y del sistema clonal, así como la biomasa aérea y la biomasa total de los rametos apicales fueron analizados mediante un test ANOVA de dos vías, con “conexión” y “especie” como factores principales. Por otra parte la biomasa de raíz, y la biomasa proporcional destinada a raíz (RMR) de los rametos apicales fueron analizados con el test no paramétrico Scheirer-Ray-Hare (un equivalente al ANOVA de dos vías). Dado que el test Scheirer-Ray-Hare reduce la probabilidad de encontrar diferencias significativas en relación con los test ANOVA (Dytham 1999), se realizó también sobre estas dos variables el test no paramétrico de Kruskal–Wallis para testar el efecto de la “conexión” y de la “especie” de manera separada, y asegurar que las posibles diferencias fueran detectadas.

De las 32 parejas iniciales que se trasplantaron a la duna, un total de 6 (2 correspondientes a *C. acinaciformis* y 4 a *C. edulis*) se perdieron como consecuencia de acciones de vandalismo. De los 52 individuos cosechados (26 parejas) al finalizar el experimento, 7 habían muerto (5 de *C. acinaciformis* y 2 de *C. edulis*) debido a que no consiguieron emitir raíces. Tanto los individuos que desaparecieron durante el experimento como aquellos que murieron no fueron incluidos en los análisis, como se puede inferir de los grados de libertad de los test utilizados.

El nivel de significación aceptado fue de $P < 0.05$ y el paquete estadístico utilizado fue el SPSS Statistics 19.0 (IBM, Armonk, New York, USA).

RESULTADOS

Rametos basales

Nuestros resultados mostraron un efecto significativo del tratamiento de “conexión” en la biomasa de raíz y en la biomasa proporcional destinada a raíces (RMR) de los rametos basales (ver Tabla 1). Así, los rametos basales que permanecen conectados incrementaron significativamente la biomasa de raíz, y la biomasa proporcional que destinaban a raíces (RMR) en comparación con aquellos rametos basales que fueron desconectados (ver Fig. 3). No encontramos efecto significativo del tratamiento “especie” ni de la interacción “conexión” x “especie” para ninguna de las variables estudiadas.

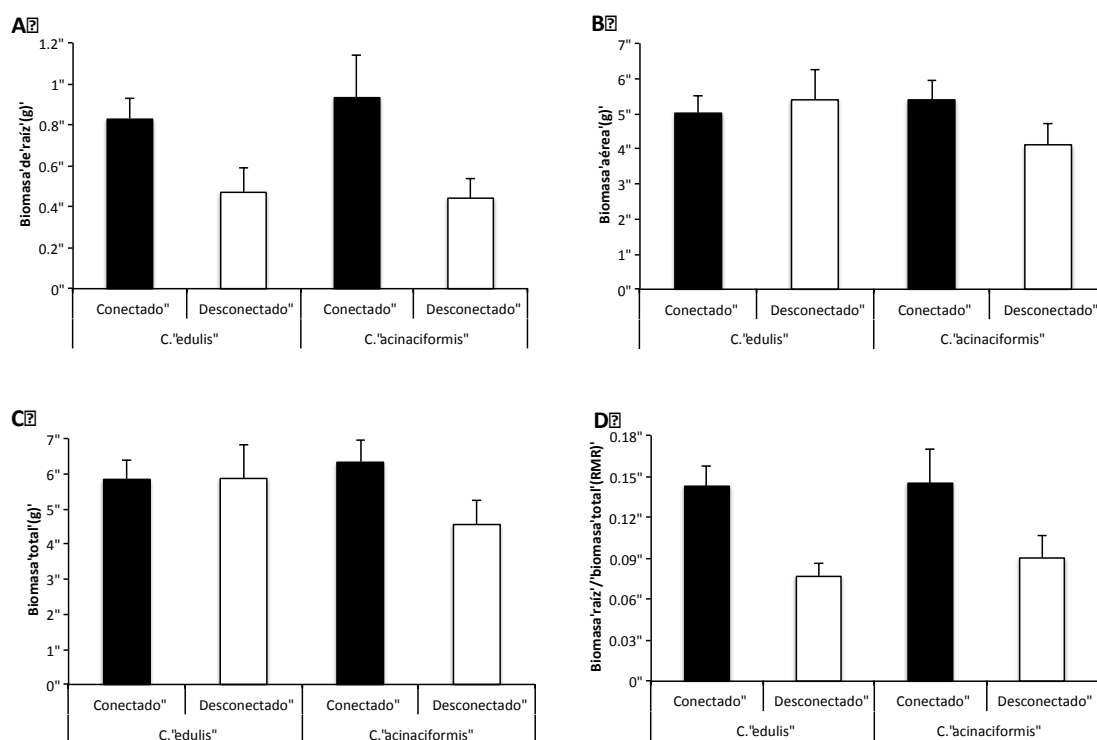


Figura 3. Gráficas de las medias (+ error estándar) para biomasa de la raíz, biomasa aérea, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (RMR) de los rametos basales en los distintos tratamientos.

Rametos apicales

Tanto la biomasa aérea como la biomasa total de los rametos apicales fueron significativamente afectadas por los tratamientos de “conexión”, de “especie” y por la interacción de “conexión” x “especie” (ver Tabla 1). Tanto la biomasa aérea como la biomasa total se redujeron de manera significativa en los rametos apicales que fueron desconectados, y este efecto significativo de la desconexión fue más acentuado en los rametos de *C. acinaciformis* que en los de *C. edulis* (ver Fig. 4). Aunque el test Scheirer-Ray-Hare no arrojó un efecto significativo de ninguno de los factores para la biomasa de raíz y la biomasa proporcional destinada a raíces (RMR) (ver Tabla 1), el análisis posterior de Kruskal–Wallis, mostró que tanto la biomasa de raíz y la biomasa proporcional destinada a raíces (RMR) se redujeron significativamente en los rametos apicales que permanecieron conectados (test de Kruskal–Wallis: $\chi^2 = 7.431$, g.l. 1, $P = 0.006$ para biomasa de raíz; test de Kruskal–Wallis: $\chi^2 = 10.954$, g.l. 1, $P = 0.001$ para biomasa proporcional destinada a raíz, RMR) (ver Fig. 4). Por otra parte, el test de Kruskal–Wallis no encontró diferencias significativas entre las dos especies estudiadas para las variables biomasa de raíz y la biomasa proporcional destinada a raíces (RMR) (test de Kruskal–Wallis: $\chi^2 = 1.892$, g.l. 1, $P = 0.169$ para biomasa de raíz; test de Kruskal–Wallis: $\chi^2 = 0.409$, g.l. 1, $P = 0.522$ para biomasa proporcional destinada a raíz, RMR) (ver Fig. 4).

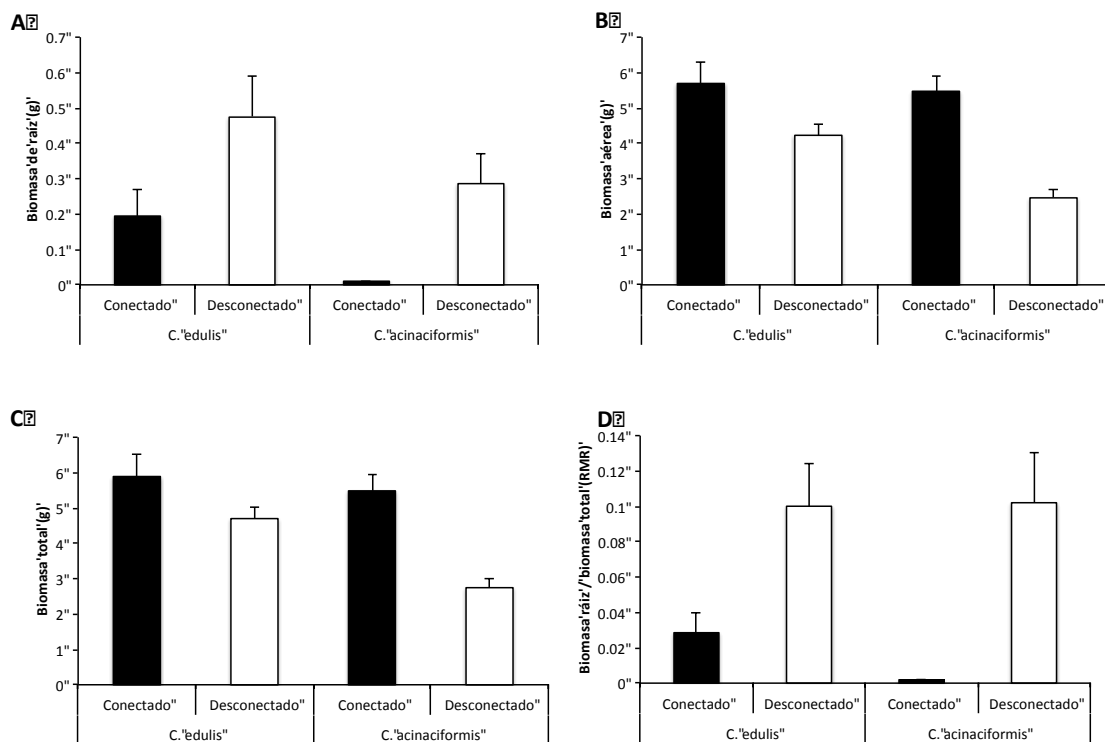


Figura 4. Gráficas de las medias (+ error estándar) para biomasa de la raíz, biomasa aérea, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (RMR) de los rametos apicales en los distintos tratamientos.

Sistema clonal

La biomasa aérea y la biomasa total del sistema clonal (rameto basal + rameto apical) fueron afectadas significativamente por el tratamiento de conexión (ver Tabla 1). Así, tanto para *C. edulis* como para *C. acinaciformis*, se observó una reducción significativa del crecimiento (estimado como biomasa aérea y biomasa total) en aquellos sistemas clonales que fueron desconectados al inicio del experimento (ver Fig. 5). Por otra parte, ni la biomasa de raíz, ni la biomasa proporcional destinada a raíces (RMR) fueron afectadas por ninguno de los tratamientos ensayados o por su interacción (ver Tabla 1)

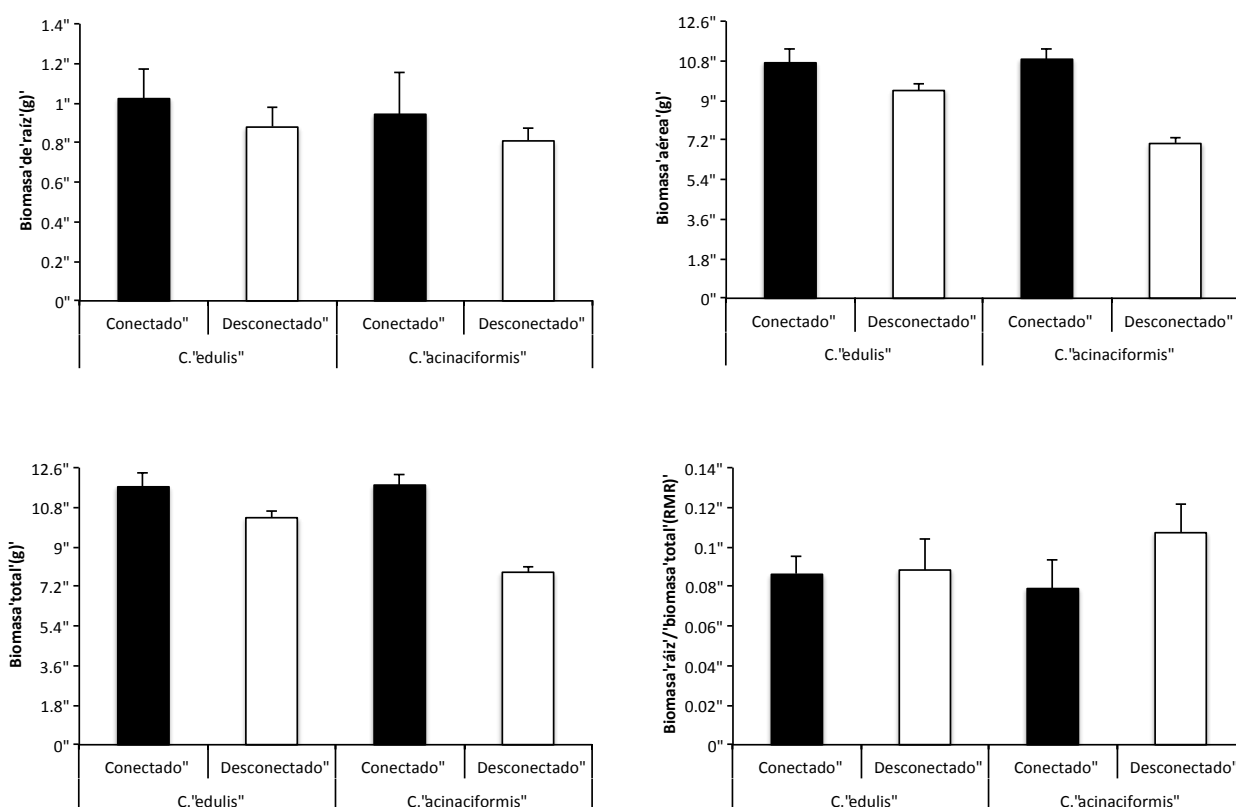


Figura 5. Gráficas de las medias (+ error estándar) para biomasa de la raíz, biomasa aérea, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (RMR) de los sistemas clonales en los distintos tratamientos.

	Biomasa de raíz			Biomasa aérea			Biomasa total			RMR		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
Rameto basal												
Especie	1	0.090	0.767	1	0.409	0.530	1	0.269	0.610	1	0.249	0.624
Conexión	1	10.953	0.003	1	0.408	0.530	1	1.213	0.284	1	14.634	0.001
Especie x conexión	1	0.272	0.608	1	1.395	0.251	1	1.282	0.271	1	0.129	0.724
Error	20			20			20			20		
Rameto apical												
Especie	1	0.784	0.376	1	7.800	0.012	1	7.850	0.012	1	0.409	0.522
Conexión	1	2.261	0.133	1	28.540	<0.001	1	18.115	0.001	1	3.065	0.080
Especie x conexión	1	0.028	0.868	1	6.924	0.018	1	5.695	0.029	17	0.294	0.587
Error	17			17			17			17		
Sistema clonal												
Especie	1	0.266	0.612	1	1.332	0.264	1	1.341	0.263	1	0.188	0.670
Conexión	1	0.928	0.349	1	6.821	0.018	1	6.719	0.019	1	1.276	0.274
Especie x conexión	1	0.001	0.976	1	1.736	0.205	1	1.527	0.233	1	0.938	0.346
Error	17			17			17			17		

Tabla 1. Resultados de los test ANOVA de dos vías y Scheirer-Ray-Hare para rametos basales, rametos apicales y sistema clonal, aplicados para la biomasa de raíz, biomasa aérea, biomasa total y biomasa proporcional destinada a raíces (RMR). Los resultados significativos para una confianza del 95% aparecen resaltados en negrita.

DISCUSIÓN

Nuestro estudio demuestra un beneficio de la integración fisiológica en términos de crecimiento tanto de *C. edulis* como de *C. acinaciformis*. Así, los resultados mostraron un incremento de la biomasa total en aquellos rametos apicales que permanecieron conectados a los rametos basales durante el transcurso del experimento. Estos resultados vienen a apoyar a los numerosos estudios que han reportado beneficios de la integración fisiológica en distintas especies clonales y creciendo en un amplio abanico de condiciones ambientales (por ejemplo: Hartnett y Bazzaz 1983; Salzman y Parker 1985; Stuefer et al., 1996; Slade y Hutchings 1987; Saitoh et al. 2002; Roilola y Retuerto 2006; Wang et al., 2008).

Significativamente, los resultados mostraron un incremento de la biomasa proporcional destinada a raíz de aquellos rametos basales que permanecían conectados a los rametos apicales. Este resultado puede ser interpretado como una respuesta compensatoria de los rametos basales con el objeto de atender la demanda de recursos de los rametos apicales a los que subvencionan. Un incremento de la biomasa proporcional destinada a las raíces permite a los rametos basales incrementar la adquisición de recursos que serán transportados acropetalmente reportando un beneficio a los rametos apicales que los reciben. Estas respuestas compensatorias en las que el rameto basal incrementa su eficiencia en la adquisición de recursos con el objeto de subvencionar a otro rameto del sistema clonal ha sido descrito previamente tanto a nivel morfológico (Roilola y Hutchings 2012) como a nivel fisiológico (Roilola y Retuerto 2005, Roilola et al. 2014c).

Al tiempo que los rametos basales incrementaban su biomasa proporcional destinada a raíces como consecuencia de la conexión, los rametos apicales que permanecen conectados redujeron significativamente la biomasa proporcional que destinaron a raíces. Este resultado puede ser interpretado como una división de tareas dentro del sistema clonal. Los rametos basales se especializan en la adquisición de nutrientes (mediante el incremento de biomasa que destinan a producir raíces), mientras que los rametos apicales se especializan en incrementar su crecimiento en superficie (mediante el incremento en la biomasa proporcional destinada a biomasa aérea), permitiendo la rápida colonización del hábitat. La capacidad para división del trabajo en plantas clonales ha sido descrita previamente, reportando beneficios para el conjunto del sistema clonal en términos de crecimiento (Stuefer et al. 1996; Alpert y Stuefer 1997; Roilola y Hutchings 2013; Roilola et al. 2007, 2014a). Nuestros resultados demuestran que la conexión promueve una especialización en las tareas que realizan los

distintos rametos del sistema clonal, y que finalmente se traduce en un incremento significativo de la biomasa total del conjunto del clon.

El beneficio de la integración fisiológica a nivel del conjunto del clon, así como el incremento en biomasa de los rametos apicales, y el hecho de que este incremento en biomasa se destinará a producir una mayor biomasa aérea, y por lo tanto a una mayor expansión por la superficie dunar, es especialmente importante al tratarse de especies invasoras. Nuestros resultados mostraron que la división de tareas dentro del sistema clonal, y la integración fisiológica entre los distintos rametos (subvención de recursos desde el rameto basal al apical) permiten una mayor expansión y colonización del sistema dunar por parte de las especies invasoras *C. edulis* y *C. acinaciformis*. Por lo tanto, la integración fisiológica (atributo asociado al crecimiento clonal) incrementa la capacidad de colonización de estas especies invasoras, y consecuentemente podría estar favoreciendo a su capacidad invasora. Recientes estudios han señalado a la integración fisiológica como un atributo que podría explicar los mecanismos de invasión, y que podrían justificar el hecho de que muchas de las especies invasoras más agresivas muestren crecimiento clonal (Song et al., 2013; Roiloa et al., 2015). Nuestros resultado apoyan esta hipótesis, y se suman a trabajos previos que muestran como la integración fisiológica y la capacidad de división del trabajo favorecen la expansión de *C. edulis* en las áreas que invade (Roiloa et al. 2010; Roiloa et al. 2013, 2014a, b).

Finalmente, y de manera interesante, nuestros resultados mostraron que el beneficio de la integración fisiológica difiere entre las dos especies de *Carpobrotus* estudiadas. Así, el beneficio de la conexión, en términos de biomasa total, fue más acentuado en los rametos apicales de *C. acinaciformis* que en los rametos de *C. edulis*. Este es el primer estudio que reporta diferencias en la capacidad de integración fisiológica entre estas dos especies invasoras. Conocer los distintos atributos que afectan a la capacidad invasora de las especies es determinante a la hora diseñar programas de gestión y erradicación. En este sentido, los resultados de este trabajo parecen indicar que el mayor beneficio de la integración fisiológica podría favorecer una mayor expansión de *C. acinaciformis* que de *C. edulis*. Por otra parte, la desconexión de los distintos rametos del sistema clonal (la integración fisiológica está impedida) podría ser utilizado como una herramienta especialmente útil para frenar la expansión de *C. acinaciformis*, dado que el impacto negativo de la desconexión es mucho más acusado en esta especie. Algunos autores han señalado a *C. edulis* como un invasor más agresivo que *C. acinaciformis* en el sur de Europa (Suehs et al., 2004). Este resultado contrasta con el mayor beneficio de la integración que nuestro resultado reportan para *C. acinaciformis*. Sin embargo, la mayor capacidad invasora de *C. edulis* reportada por Suehs et al. (2004) se

basaba exclusivamente en su mayor presencia, y por lo tanto no se puede asociar directamente con un mayor potencial invasor, pudiéndose deber a un mayor número de introducciones o al transcurso de más tiempo desde su introducción.

CONCLUSIONES

Nuestro estudio demuestra un beneficio de la integración fisiológica en términos de crecimiento tanto de *C. edulis* como de *C. acinaciformis*. Este beneficio podría favorecer la expansión de estas dos especies invasoras. A pesar de que el incremento de crecimiento debido a la integración fue detectado en ambas especies, los resultados indican que fue más acentuado en *C. acinaciformis* que en *C. edulis*, y por lo tanto parecen indicar que la integración podría favorecer más a la expansión de *C. acinaciformis*. El conocimiento de las características que pueden afectar a la capacidad invasora de las especies es clave para prever nuevos escenarios de invasión y para diseñar nuevas estrategias de control.

BIBLIOGRAFÍA

Akeroyd JR, Preston CD (1990). Notes on some *Aizoaceae* naturalized in Europe. Bot J Linn Soc 103:197-200.

Akeroyd JR, Preston CD (1993). *Carpobrotus* N. E. Br. In: Tutin TG, Burges NA, Chater AO, et al (eds) Flora Europaea, vol 1: *Psilotaceae* to *Platanaceae*. Cambridge University Press, Cambridge.

Alpert P (1991). Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. Ecology 72:69–80.

Alpert P, Stuefer JF (1997). Division of labour in clonal plants. In H. de Kroon and J. van Groenendael J [eds.], The ecology and evolution of clonal plants, 137–154. Backhuys, Leiden, Netherlands.

Beckmann C, Crossland MR, Shine R (2011). Responses of Australian wading birds to a novel toxic prey type, the invasive cane toad *Rhinella marina*. Biological Invasions 13:2925-2934.

Belmonte J, Vilà M (2004) Atmospheric invasion of non-native pollen in the Mediterranean region. American Journal of Botany 91: 1243-1250.

Castroviejo S (1990). *Carpobrotus* N. E. Br. in Castroviejo, S. (coor.), Flora Ibérica Vol. II: 83-86. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.

Dana ED, Sobrino E, Sanz-Elorza M (2004). Plantas invasoras en España: un nuevo problema en las estrategias de conservación. En Altas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de

España: Taxones prioritarios (eds. A. Bañares et al.), pp. 1007-1027, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

De las Heras J, Martínez JJ, Herranz JM (1991). Impacto ecológico de los incendios forestales. Al-Basit: Revista de estudios albacetenses, ISSN 0212-8632, 29: 105-117.

Di Castri F, Hansen AJ, Debussche M (Editores)(1990). Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam, Holanda. ISBN: 13:978-94-010-7337-0.

Díaz JF, Beiras MB (2007). Plantas invasoras de Galicia: bioloxía, distribución e métodos de control. Dirección Xeral de Conservación da Natureza.

Dytham, C (1999). Using and choosing statistics: a biologist's guide. Blackwell Science, UK.

Blanco E, Basanta M (2015). Especies invasoras: cambios na investigación ecolóxica ao longo de medio século. Nova Acta Científica Compostelana (Bioloxía), 22: 1-13 (2015).

Evans JP (1992). The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. Oecologia 89:265–276.

Fagúndez J, Barrada M (2007). Plantas invasoras de Galicia: Bioloxía, distribución e métodos de control. Xunta de Galicia, Dirección Xeral de Conservación.

Grime JP, Mackey JML (2002) The role of plasticity in resource capture by plants. Evolutionary Ecology 16:299–307.

Gurevitch J, Padilla DK (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? Trends in Ecology & Evolution. Volume 19, Issue 9, September 2004, Pages 470–474.

Hartnett DC, Bazzaz FA (1983). Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. Ecology 64:779–788.

Hutchings MJ, Bradbury IK (1986). Ecological perspectives on clonal perennial herbs. Bioscience 36:178–182.

Levine JM, Vilà M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. Proc R Soc B 270: 775–781.

Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology, 80: 1522- 1536.

Novoa A (2012). *Carpobrotus edulis* (L.) N. E. Br.: una amenaza para la conservación de los ecosistemas dunares costeros. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo, España.

Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecol Appl 10:689–710.

Otfinowski R, Kenkel NC (2008). Clonal integration facilitates the proliferation of smooth brome clones invading northern fescue prairies. Plant Ecology, 199:235–242.

Pennings SC, Callaway RM (2000). The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community- wide test. Ecology 81:709–716.

- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000). Environmental and economic costs of non indigenous species in the United States. *BioScience* 50 (1): 53-64.
- Price EAC, Marshall C (1999). Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant Ecology* 141:3–7.
- Pysek P (1997). Clonality and plant invasion: can a trait make a difference? In: de Kroon H, van Groenendal J (Editores) *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 405–427.
- Roiloa SR, Alpert P, Nishanth T, Hancock G, Bhowmik P (2007). Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. *Journal of Ecology* 95: 397-405.
- Roiloa SR, Antelo B, Retuerto R (2014c). Physiological integration modifies $\delta^{15}\text{N}$ in the clonal plant *Fragaria vesca*, suggesting preferential transport of nitrogen to water-stressed offspring. *Annals of Botany* 114: 399-411.
- Roiloa SR, Campoy JG, Retuerto R (2015). Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 24: 76-83
- Roiloa SR, Hutchings MJ (2012). The effects of rooting frequency and position of rooted ramets on plasticity and yield in clonal fragments of *Glechoma hederacea* *Ecological Research* 27: 145-152.
- Roiloa SR, Hutchings MJ (2013). Physiological integration modifies phenotypic plasticity of biomass partitioning in the stoloniferous herb *Glechoma hederacea*. *Plant Ecology* 214: 521-530.
- Roiloa SR, Retuerto R (2005). Assimilate demand by developing ramets of *Fragaria vesca* L increased photochemical efficiencies in parental clones. *International Journal of Plant Science* 166(5): 795-803.
- Roiloa SR, Retuerto R (2006). Physiological integration ameliorates effects of serpentine soils in the clonal herb *Fragaria vesca*. *Physiol Plantarum* 128:662–676.
- Roiloa SR, Rodríguez-Echeverría S, de la Peña E, Freitas H (2010). Physiological integration increases survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 12: 1815-1823.
- Roiloa, S.R., Rodríguez-Echeverría, S., López-Otero, A., Retuerto, R., Freitas, H. (2014a). Adaptive plasticity to heterogeneous environments increases capacity for division of labor in the clonal invader *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae). *American Journal of Botany* 101:1301-1308.
- Roiloa SR, Rodríguez-Echeverría S, Freitas H (2014b). Effect of physiological integration in self/non-self genotype recognition on the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Journal of Plant Ecology*. 7, 4, 413-418.
- Roiloa SR, Rodríguez-Echeverría S, Freitas H, Retuerto R (2013). Developmentally-programmed division of labour in the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 15: 1895-1905.
- Romero MI, Amigo J (2015). *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. naturalizada en el noroeste ibérico. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)*, 22:1-4. ISSN: 1130-9717.

- Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A (2002). Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. *J Ecol* 90:78–85.
- Salzman AG, Parker MA (1985) Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia* 65:273–277.
- Sanz-Elorza M, Dana ED, Sobrino E (2004). Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España. Dirección General para la Biodiversidad. Madrid. ISBN: 84-8014-575-7.
- Simberloff D, Stiling P (1996). How Risky is Biological Control? *Ecology* 77:1965-1974.
- Slade AJ, Hutchings MJ (1987). An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia* 73:425–431.
- Song YB, Yu FH, Keser LH, Dawson W, Fischer M, Dong M, Van Kleunen M (2013). United we stand, divided we fall: A metaanalysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia* 171:317–327.
- Stuefer JF, de Kroon H, During HJ (1996). Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* 10:328–334.
- Suehs CM, Affre L, Médali F (2004). Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus (Aizoaceae)* taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity* 92:31-40.
- Tingley R, Phillips BJ, Letnic M, Brown GP, Shine R, Baird SJE (2013). Identifying optimal barriers to halt the invasion of cane toads *Rhinella marina* in arid Australia. *Journal of Applied Ecology* 50:129-137.
- Traveset A, Moragues E, Valladares F (2008). Spreading of the invasive *Carpobrotus aff. acinaciformis* in Mediterranean ecosystems: the advantage of performing in different light environments. *Applied Vegetation Science* 11:45–54.
- Unión Europea (2014). Especies exóticas invasoras. La respuesta de la Unión Europea. Luxemburgo: Oficina de Publicaciones de la Unión Europea, 2014. ISBN: 978-92-79-40773-4.
- Vilà M, Valladares F, Traveset A, Santamaría L, Castro P (Editores)(2008). Invasiones Biológicas. CSIC, Madrid, España. ISBN: 978-84-00-08663-3.
- Wang N, Yu FH, Li PX, He WM, Liu FH, Liu JM, Dong M (2008). Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* under severe stress. *Annals of Botany* 101:671–678.
- Wilcox CP, Turpin RB (Editores)(2009). Invasive Species: Detection, Impact and Control. Nueva York. Nova Science Publishers, Inc. ISBN: 978-1-60741-904-4.
- Williamson WH, Fitter A (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78:163-170.
- Wisura W, Glen HF (1993). The South African species of *Carpobrotus (Mesembryanthema-Aizoaceae)*. *Contrib Bolus Herb* 15:76–107.