



Grado en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

**Estudiando las invasiones biológicas: un trabajo experimental con
*Carpobrotus edulis***

**Estudando as invasións biolóxicas: un traballo experimental con
*Carpobrotus edulis***

**Understanding biological invasions: an experimental study with
*Carpobrotus edulis***



Érika García Cardesín

Junio, 2016

Tutor(es) Académico: Sergio Rodríguez Roiloa

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 Grado (TFG) titulada “**Estudiando las invasiones biológicas: un trabajo experimental con *Carpobrotus edulis***” presentada por **Dña. ÉRIKA GARCÍA CARDESÍN** 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 17 de junio de 2016.

Fdo. Sergio Rodríguez Roiloa



AGRADECIMIENTOS

A mi profesor y tutor Sergio Rodríguez Roiloa, por su paciencia y tiempo de dedicación, por su interés y ganas de enseñar día tras día. Por la confianza depositada, por hacerme descubrir el mundo de la divulgación e investigación, por formarme como bióloga y por permitirme hacer el trabajo contigo.

A UdcBigBang por abrirme camino a la investigación y por descubrir nuevas áreas de conocimiento de la forma más dinámica y divertida, y en especial a Manuel Pimentel Pereira y Ana González Tizón, por creer en mí y darme una oportunidad como divulgadora científica, pero sobre todo por aconsejarme y hacerme sentir como en casa.

A mis amigos y compañeros de facultad, por todo ese apoyo brindado y por esas charlas reparadoras en cafetería entre las horas de estudio. Por estar conmigo en los buenos y malos momentos y por formar parte de mi nueva familia.

Y sobre todo, gracias a mi familia porque sin ellos nunca conseguiría llegar hasta aquí. Gracias por escucharme y apoyarme, por ofrecerme esta oportunidad, por celebrar mis aprobados como si fueran lo más grande de este mundo, y por animarme y ayudar a levantarme en los malos momentos.

ÍNDICE

1	LAS INVASIONES BIOLÓGICAS.....	1
1.1	Definiciones	1
1.2	Proceso invasor	2
1.3	Impactos	3
1.4	Invasiones biológicas en Galicia	4
2	TRABAJO EXPERIMENTAL	7
	RESUMEN.....	7
	RESUMO.....	7
	ABSTRACT	7
	PALABRAS CLAVE	7
2.1	INTRODUCCIÓN	8
2.2	OBJETIVOS.....	9
2.3	MATERIAL Y MÉTODOS.....	10
	Especie de estudio	10
	Materia vegetal.....	11
	Diseño experimental.....	12
	Medidas	13
	Tratamiento estadístico	14
2.4	RESULTADOS.....	14
2.5	DISCUSIÓN	18
2.6	CONCLUSIONES / CONCLUSIÓN / CONCLUSIONS.....	19
3	BIBLIOGRAFÍA	21

1 LAS INVASIONES BIOLÓGICAS

Las especies invasoras son consideradas como una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas naturales a escala global (Simberloff *et al.*, 2005). Hoy en día, los procesos de invasiones biológicas son consideradas como la segunda amenaza más importante para el mantenimiento de la biodiversidad, después de la fragmentación y destrucción de los hábitats (Williamson, 1996).

Los seres humanos, especialmente durante las últimas décadas y motivado por el proceso de globalización, han causado una redistribución geográfica de los seres vivos a lo largo de todo nuestro planeta. Como consecuencia un número creciente de especies han superado barreras geográficas antiguamente insuperables, tales como océanos, cadenas montañosas, ríos y zonas climáticas hostiles. Entre las consecuencias de mayor alcance de este reordenamiento se encuentra el incremento de las especies invasoras, que serían aquellas que, mediante al acción deliberada o accidental del hombre, se establecen en nuevas áreas distintas a la de su distribución natural, proliferan, e impactan negativamente en las comunidades nativas (Mack *et al.*, 2000).

1.1 Definiciones

Para abordar el tema de las invasiones biológicas debemos definir una serie de conceptos clave:

- Una **especie exótica** (no nativa, introducida, foránea) se define como una especie, subespecie o taxón inferior, introducido fuera de su área de distribución natural. Incluye cualquier parte, gametos o propágulos de tal especie que puede sobrevivir y luego reproducirse. (CBD, 2009).
- Una **especie subespontánea o adventicia** se define como una especie que llega a los espacios naturales, se establece y se reproduce sin intervención humana, dando lugar a pequeñas poblaciones poco viables cuya persistencia depende de la proximidad a zonas antropizadas y/o de la entrada continuada de nuevos individuos, por lo tanto, no tiene capacidad de perdurar en los nuevos territorios ocupados y desaparece al cabo de poco tiempo (Vilà *et al.*, 2008).
- Una **especie naturalizada** se define como una especie que llega a los espacios naturales y es capaz de formar poblaciones estables (vivir y reproducirse) sin la necesidad de la introducción de nuevos individuos, tal como lo hacen las especies nativas (Vilà *et al.*, 2008).

- Una **especie invasora** se define como una especie naturalizada que se expande rápidamente lejos del foco de introducción, su crecimiento poblacional se descontrola y coloniza el nuevo territorio desplazando a poblaciones locales, alterando la estructura y funcionamiento del ecosistema receptor y causando daños ecológicos y socioeconómicos. Así, una especie vegetal se considera invasora si en menos de 50 años se ha establecido a 100 m del foco de entrada (si su reproducción es por semillas) o a más de 6 m en 3 años (si su reproducción es vegetativa a través de rizomas o estolones) (Vilá *et al.*, 2008).

1.2 Proceso invasor

Según Lockwood *et al.*, 2007, las especies no autóctonas deben pasar por lo menos por tres etapas antes de que sean capaces de infligir daño ecológico o económico (ver Fig. 1). Se estima que solo un 10% de las especies exóticas que llegan a un nuevo territorio superan todas las barreras y se convierten en especies invasoras.

Todas las especies no autóctonas comenzaron originalmente como individuos que fueron recogidos de su área de distribución natural, se transportaron a una nueva área, y se liberan en el medio natural (**fase de transporte**, ver Fig. 1). Las introducciones pueden ser; intencionales: producidas de forma consciente y con fines determinados, o no intencionales: producidas de forma involuntaria, pero en ambos casos siempre mediadas por el hombre (CBD, 2009). Esta primera etapa de transporte consiste en franquear la barrera geográfica entre la región de origen y la nueva localización. La especie recibe en este caso la denominación de “accidental”.

A continuación, estos individuos deben establecer una población auto-sostenible dentro de su nueva área, o de lo contrario la población se extingue (**fase de establecimiento**, ver Fig. 1.) Se establece así una especie naturalizada, siendo capaz de adaptarse a las nuevas condiciones abióticas y bióticas del nuevo hábitat que está ocupando.

Una vez establecida la población, esta puede crecer en abundancia y ampliar su rango geográfico, o de lo contrario sigue siendo pequeña en número y su distribución será reducida (**fase de expansión**, ver Fig. 1).

Normalmente, sólo cuando la población no autóctona sufre incrementos poblacionales acelerados que impactan negativamente sobre las especies nativas con las que comparte hábitat, pudiendo provocar su desaparición (**fase de impacto**, ver Fig. 1), es

cuando va a causar algún tipo de daño ecológico o económico, y por lo tanto pasará a ser catalogada como una especie invasora.

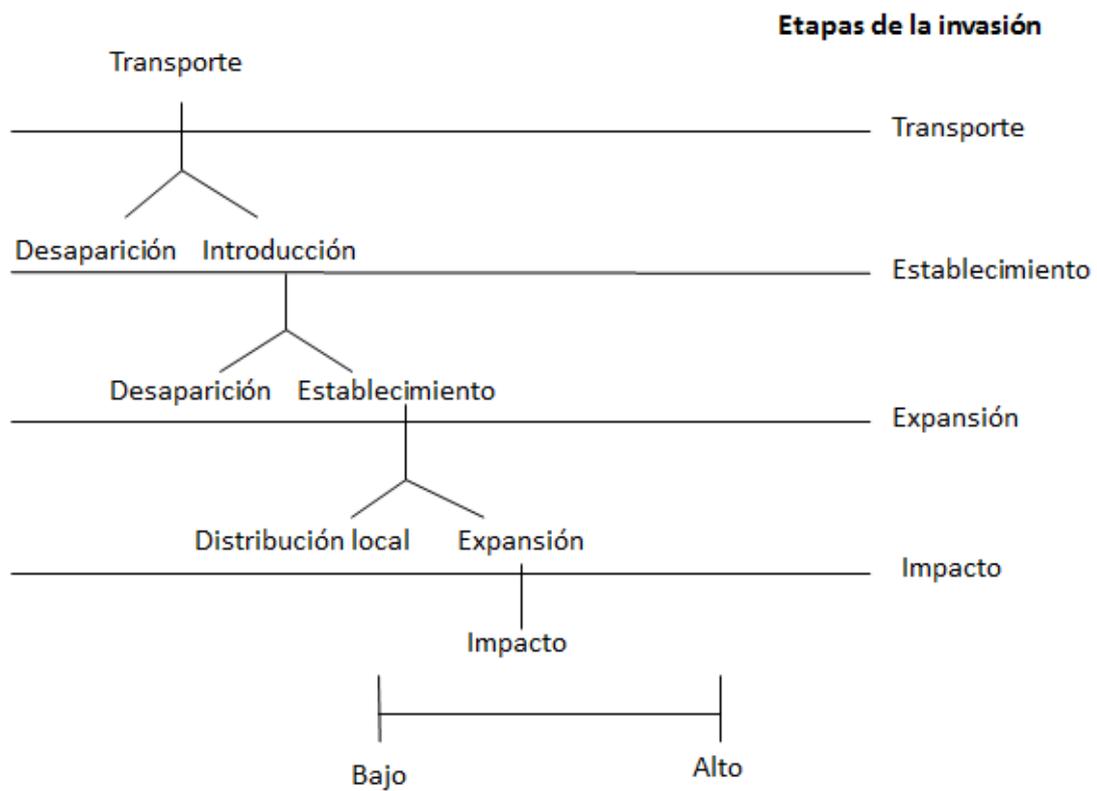


Fig. 1. Modelo del proceso de invasión que representa las distintas etapas que atraviesa una especie invasora, así como los resultados alternativos en cada etapa (modificado de Lockwood *et al.*, 2007).

1.3 Impactos

La mayoría de las especies introducidas van a tener efectos negativos a nivel ecológicos y económicos de escasa importancia. Sin embargo, aquellas que se naturalizan de manera efectiva, pueden provocar impactos con severas consecuencias desde el punto de vista ambiental y antropocéntrico (Sanz Elorza *et al.*, 2004):

- Las plantas invasoras producen disrupción en la dinámica y estructura de los ecosistemas debido al establecimiento de nuevas relaciones de competencia, predación, parasitismo, alelopatías, hibridación, etc.
- En circunstancias determinadas y en ecosistemas muy frágiles (como pueden ser las islas) pueden influir en la extinción de especies endémicas cuando el invasor compite con ellas por el mismo nicho ecológico.
- Alteraciones de la composición de los suelos, ya sea produciendo incrementos en su fertilidad, como es el caso de especies fijadoras de nitrógenos (por ejemplo, *Robinia*

pseudoacacia), incorporando sustancias alelopáticas al medio (por ejemplo, *Ailanthus altissima*) o provocando alteraciones en la salinidad de los suelos que impiden la colonización de estas por especies autóctonas (por ejemplo, *Cotula coronopifolia*).

- Algunas especies introducidas pueden ser vectores de plagas y enfermedades de especies nativas silvestres.
- Numerosas especies invasoras son tóxicas, como mecanismo de defensa frente a los herbívoros, pudiendo causar daños a la ganadería.
- Algunas especies invaden vías terrestres de comunicación (carreteras, vías férreas, etc.) o bien cursos de agua (ver Fig. 2), tanto naturales como construidos, dificultando el tránsito de vehículos, la navegación o la circulación del agua.
- A escala mundial, la introducción de especies exóticas da lugar a la homogenización de la biosfera, de manera que las floras de las distintas partes del planeta, si bien pueden ser más ricas en el número de especies, son mucho más parecidas entre sí y por tanto más pobres desde el punto de vista de la biodiversidad.



Fig. 2. *Alternanthera philoxeroides* invadiendo curso fluvial en China (foto de Geng *et al.*, 2016).

1.4 Invasiones biológicas en Galicia

Teniendo en cuenta los principales trabajos de revisión de plantas invasoras publicados en Galicia (Romero *et al.*, 2007; Fagúndez y Barrada, 2007) así como los trabajos a escala nacional con datos geográficos detallados sobre la distribución de las especies invasoras (Dana *et al.*, 2003; Sanz-Elorza *et al.*, 2004) existe un cierto consenso en señalar una serie de especies invasoras como las más problemáticas en Galicia (ver Tabla 1).

Nombre científico	Procedencia	Presencia en Galicia
<i>Acacia dealbata</i>	SE Australia	General (más frecuente en E y S)
<i>Acacia melanoxylon</i>	SE Australia	Áreas costeras y subcosteras
<i>Arctotheca calendula</i>	S África	Áreas costeras
<i>Arundo donax</i>	SW Asia	Áreas costeras, bajo Miño
<i>Azolla filiculoides</i>	Centro y S América	Miño (tramo medio); Cuenca del Sar
<i>Carpobrotus edulis</i>	S África	Áreas costeras
<i>Carpobrotus acinaciformis</i>	S África	Áreas costeras
<i>Conyza canadensis</i>	N América	General (más frecuente en la costa)
<i>Cortaderia selloana</i>	S América	General (más frecuente en la costa)
<i>Datura stramonium</i>	Centro y S América	General (más frecuente en la costa)
<i>Eucalyptus globulus</i>	SE Australia Y Tasmania	General (más frecuente en la costa)
<i>Oenothera graziioviana</i>	N América *	Áreas costeras y subcosteras
<i>Oxalis pes-caprae</i>	S África	General (más frecuente en la costa)
<i>Paspalum dilatatum</i>	S América	General (más frecuente en la costa)
<i>Paspalum paspaloides</i>	Centro y S América	Áreas costeras, Val del Miño y Sil
<i>Paspalum vaginatum</i>	Centro y S América	Áreas costeras
<i>Phytolacca americana</i>	Centro y N América	Costa e interior de la mitad Sur
<i>Senecio mikanioides</i>	S África	Áreas costeras y subcosteras
<i>Spartina patens</i>	N América	Áreas costeras
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Centro y S América	Áreas costeras
<i>Tradescantia fluminensis</i>	S América	Áreas costeras y subcosteras
<i>Tritonia x crocosmiiflora</i>	S África **	Áreas costeras y subcosteras
<i>Vinca diformis</i>	SE Europa y N África	General (más frecuente en la costa)

*Especie híbrida espontánea de dos especies procedentes de N de América

** Especie híbrida para jardinería de dos especies procedentes de S de África

Tabla 1. Plantas invasoras más importantes en Galicia (Recopilado y traducido de Díaz Varela, 2009).

El área geográfica con mayor presencia de invasoras es la zona costera. La relevancia de la presencia de especies invasoras en la Red Natura 2000 es evidente, siendo las áreas protegidas de estas zonas las más afectadas, como sería el caso de los LIC del Baixo Miño, Costa de Vela o Cabo Udra, que presentan numerosas invasoras en sus sistemas costeros dunares, zonas arenosas e incluso en las zonas forestales) (Fagúndez y Barrada, 2007).

2 TRABAJO EXPERIMENTAL

Estudiando las invasiones biológicas: un trabajo experimental con *Carpobrotus edulis*

García Cardesín, Érika
Facultad de Ciencias, Universidade da Coruña
15071, A Coruña
Email: erika.cardesin@udc.es

RESUMEN

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel mundial, pudiendo afectar de manera negativa a la estabilidad y funcionalidad de las comunidades locales, y desplazar a las especies nativas. En este trabajo se estudia el papel de la plasticidad fenotípica y de los órganos clonales como reservorio de recursos en los procesos de invasión vegetales. Además se determina si estas características han sufrido un proceso de selección positiva durante el proceso de invasión, mediante la comparación de poblaciones de área nativa e invadida. En este trabajo se demuestra la importancia de los estolones como reservorio de recursos en una especie invasora clonal, *Carpobrotus edulis*. Así, vemos que una mayor longitud de estolón permitió un cambio en los patrones de asignación de recursos a los diferentes órganos de la planta, conduciendo a una reducción de la biomasa proporcional destinada a raíz. Este resultado es interesante y podría tener implicaciones importantes para entender la supervivencia y posterior expansión de algunas especies clonales invasoras.

RESUMO

As invasións biolóxicas representan unha das principais ameazas para a conservación da biodiversidade a nivel mundial, podendo afectar de maneira negativa á estabilidade e funcionalidade das comunidades locais, e desprazar ás especies nativas. Neste traballo estúdiase o papel da plasticidade fenotípica e dos órganos clonais como reservorio de recursos nos procesos de invasión vexetal. Ademais determinase si estas características sufriron un proceso de selección positiva durante o proceso de invasión, mediante a comparación de poboacións da área nativa e invadida. Neste traballo demostrase a importancia dos estolóns como reservorio de recursos dunha especie invasora clonal, *Carpobrotus edulis*. Así, vemos que unha maior lonxitude do estolón permitiu un cambio nos patróns de asignación de recursos ós diferentes órganos da planta, conducindo a unha redución da biomasa proporcional destinada a raíz. Este resultado é interesante e podería ter implicacións importantes para entender a supervivencia e posterior expansión dalgunhas especies clonais invasoras.

ABSTRACT

Biological invasions are one of the major threats to biodiversity conservation worldwide, affecting negatively to the stability and functionality of local community and displacing native species. In this experiment we study the role of phenotypic plasticity and the role of clonal organs as resource storage in plant invasions process. In addition, we study the presence of positive selection in these traits during the invasion process by the comparison of populations from the native and invaded areas. In this study we demonstrate the importance of stolons as a storage organs in the clonal invasive species *Carpobrotus edulis*. We detect that a greater stolon length allowed a change in the resource allocation patterns to different plant organs, conducting to a proportional reduction of biomass allocated to roots. This result is interesting and could have important implications to understand the survival and subsequent clonal expansion of some invasive species.

PALABRAS CLAVE: *Carpobrotus edulis*, crecimiento clonal, estolón, estrés hídrico, invasiones biológicas y plasticidad fenotípica

2.1 INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel mundial. El impacto negativo que causa puede modificar la estabilidad y funcionalidad de las comunidades locales, y desplazar a las especies nativas (Roiloa, *et al.*, 2015). En particular, las dunas costeras son hábitats muy sensibles, que pueden ser especialmente afectados por la presencia de especies exóticas invasoras (Ley *et al.*, 2007).

Uno de los aspectos fundamentales para el estudio de las invasiones biológicas es explicar por qué unas especies tienen un mayor potencial invasor que otras. La capacidad de crecimiento clonal ha sido señalada como una de las características que podrían explicar el éxito de las invasiones biológicas en plantas. De hecho, muchas de estas plantas invasoras muestran un crecimiento vegetativo. Por lo que parece razonable proponer que la reproducción clonal en las plantas puede ser un atributo que favorece a las invasiones biológicas (Portela, 2015; Roiloa, *et al.*, 2015). En este sentido, atributos asociados al crecimiento clonal, como es el papel que juegan los estolones y rizomas como reservorios de recursos pueden favorecer el establecimiento y propagación de invasores clonales (Abalde, 2014).

Otra característica fundamental que podría estar actuando en el proceso invasor es la plasticidad fenotípica, esto es, el cambio de la expresión de un fenotipo en función del ambiente. En este sentido, aquellas especies con una mayor capacidad para mostrar un cambio plástico en respuesta a la heterogeneidad ambiental, podrían incrementar su eficiencia en la obtención de los recursos esenciales, adaptándose mejor al nuevo medio, y por lo tanto invadiendo con éxito ese nuevo territorio (Keser *et al.*, 2014).

Además, parece lógico predecir que durante las invasiones biológicas se podrían producir procesos de rápida evolución adaptativa que seleccionarían positivamente a aquellos atributos beneficiosos para el invasor (Roiloa *et al.* 2016), y que por lo tanto, características como el papel de los órganos de reserva en plantas clonales, o la plasticidad fenotípica se verían acentuados durante el proceso de invasión. Una aproximación metodológica adecuada para testar estos procesos de rápida evolución adaptativa sería el comparar poblaciones de área nativa con poblaciones de área invadida.

2.2 OBJETIVOS

En este trabajo estudiaremos la capacidad de plasticidad fenotípica y el papel de los estolones como reservorio de recursos en la especie clonal invasora *Carpobrotus edulis*. Además estudiamos si estas características difieren entre poblaciones del área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica) de la especie de estudio. La comparación entre poblaciones procedentes del área nativa y del invadida nos permitirá determinar la presencia de procesos adaptación local. De acuerdo con esto, las diferencias en un determinado atributo entre poblaciones del área nativa y del área invadida que crecen en condiciones estándar (jardín común) serían indicativas de un proceso de selección positiva en el hábitat invadido. Este resultado apoyaría la hipótesis de evolución durante los procesos de invasión en el área invadida, que estarían marcados por la selección natural. En concreto, nuestro estudio plantea los siguientes objetivos específicos:

- i. Determinar la existencia de plasticidad fenotípica en la invasora *C. edulis*. Concretamente, buscamos determinar si existen diferencias en la biomasa proporcional destinada a raíz cuando la planta es sometida a diferentes niveles de disponibilidad hídrica. Según la teoría de distribución de recursos, las plantas destinarán más biomasa a los órganos que adquieran el recurso limitante (McCarrthy y Enquist, 2007), en este caso el agua. Por lo tanto, se espera que las plantas que crecen con niveles escasos de agua, destinen una cantidad mayor de biomasa a producir raíces.
- ii. Estudiar el papel del estolón como reservorio de recursos en la especie *C. edulis*. En este caso buscamos determinar si existen diferencias en el patrón de asignación de recursos a los diferentes órganos de la planta en función de la longitud del estolón. Dado que los fragmentos de menor longitud de estolón podrían almacenar una menor cantidad de recursos (Dong *et al.*, 2010), esperamos una mayor inversión proporcional en biomasa radicular por parte de los estolones cortos con respecto a los estolones de un tamaño mayor.
- iii. Testar la existencia de diferencias en plasticidad fenotípica y en el papel de reservorio de los estolones entre poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica) de la clonal *C. edulis*. Dado que la plasticidad fenotípica y el papel de los estolones como reservorio de recursos son cualidades que podrían reportar un beneficio, esperamos un proceso de selección

positiva favoreciendo estos atributos en las poblaciones del área invadida (Península Ibérica) (Keser *et al.*, 2014).

2.3 MATERIAL Y MÉTODOS

Especie de estudio

Carpobrotus edulis (L.) conocida en castellano como hierba del cuchillo, uña de gato, uña de león, o bien en gallego como bálsamo o herba do cóitelo (ver Fig. 3) es una planta nativa de la región de El Cabo (Sudáfrica), donde vive entre el nivel del mar y los 1000m de altitud (Sanz-Elorza *et al.*, 2004). Introducida en la Península Ibérica a principios del siglo XX como ornamental y por su capacidad para estabilizar taludes, rápidamente se extendió por hábitats costeros, incluyendo dunas, acantilados y costa rocosa, invadiendo zonas del litoral cantábrico, mediterráneo y atlántico sur de la Península Ibérica.



Fig. 3. Reproducción de lámina de *Carpobrotus edulis*.

Es un caméfito de hojas verdes y succulentas, de sección triangular, alargadas y curvas, de hasta 13 cm. Sus flores rosáceas o amarillentas, tornándose, en este último caso, rosado-cárneas en la madurez de 8-10 cm de diámetro. Perianto con 5 tépalos verdes (3 externos y 2 internos) y estaminodios petaloides lineares. Androceo con numerosos estambres amarillentos. Tiene un fruto carnoso, indehiscente, con numerosas semillas comprimidas (Fagúndez y Barrada, 2007). Se reproduce activamente por estolones que enraízan fácilmente en los nudos (Castroviejo, 2010).

En Galicia se encuentra expandida por gran parte del litoral, afectando a hábitats costeros dunares donde desplaza a las especies nativas, con la consiguiente pérdida de biodiversidad (ver Fig. 4).



Fig. 4. Mapa de Galicia con presencia de *Carpobrotus edulis* (Fagúndez y Barrada, 2007).

Para combatir esta invasión se recomienda la retirada manual de las plantas en las playas invadidas, debiéndose repetir la operación durante tres años hasta que se agote el banco de semillas del suelo. También se pueden utilizar herbicidas como glifosato o insectos parásitos, aunque no son tan eficientes y pueden influir negativamente sobre la flora y la fauna nativa (Sanz-Elorza *et al.*, 2004; Fagúndez y Barrada, 2007).

Materia vegetal

Para el experimento se utilizaron 40 ejemplares de la especie *Carpobrotus edulis* de los cuales, 20 provienen de su área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y los otros 20 fueron recogidos en varias áreas invadidas (Península Ibérica: Galicia y Portugal) (ver Tabla 2 para la localización de ambas poblaciones). Las plantas se recogieron en su hábitat natural que son los sistemas dunares, del área nativa y el área invadida en Enero de 2015, y permanecieron en condiciones de jardín común en la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña durante 10 meses antes del inicio del experimento.

Población	Latitud	Longitud
Sudáfrica		
Fish Hoek	34° 07' S	18° 25' E
Cabo de Buena Esperanza	34° 20' S	18° 27' E
Kleinmond	34° 20' S	19° 02' E
Hawston	34° 23' S	19° 07' E
Península Ibérica		
O Grove (ES)	42° 28' N	8° 51' O
Caminha (PT)	41° 51' N	8° 51' O
Castelo do Neiva (PT)	41° 37' N	8° 48' O
Quiaios (PT)	40° 13' N	8° 53' O

Tabla 2. Tabla que recoge los puntos de muestreo (ES: España; PT: Portugal).

Diseño experimental

El experimento consistió en un diseño cruzado con tres factores: “nivel de agua”, “origen” y “longitud del estolón”. El factor agua incluyó dos niveles: alta disponibilidad hídrica (ADH) y baja disponibilidad hídrica (BDH). El nivel de alta disponibilidad de agua consistió en mantener las plantas a capacidad de carga, mientras que el nivel de baja disponibilidad de agua consistió en la ausencia de aporte de agua durante el experimento. El factor origen consistió en dos niveles: área nativa (Sudáfrica, SA), y área invadida (PI, Península Ibérica). En el área nativa se incluyeron de manera aleatoria individuos recogidos en las cuatro poblaciones de la Región del Cabo (Sudáfrica) muestreadas, mientras que en el área invadida se incluyeron de manera aleatoria individuos procedentes de las cuatro poblaciones muestreadas en la Península Ibérica (Portugal y España) (ver Tabla 2). El factor estolón consta de dos niveles: estolón corto (Media \pm Error: 3.3 ± 0.761) y estolón largo (Media \pm Error: 6.074 ± 0.72) (etiquetados como C: estolón corto y L: estolón largo). Existen diferencias significativas entre ambos tratamientos de longitud de estolón (ANOVA: $F_{1, 34} = 7.009$, **p-valor** = 0.012) (ver Fig. 5). Cada uno de los tres tratamientos se replicó 5 veces ($n = 5$).

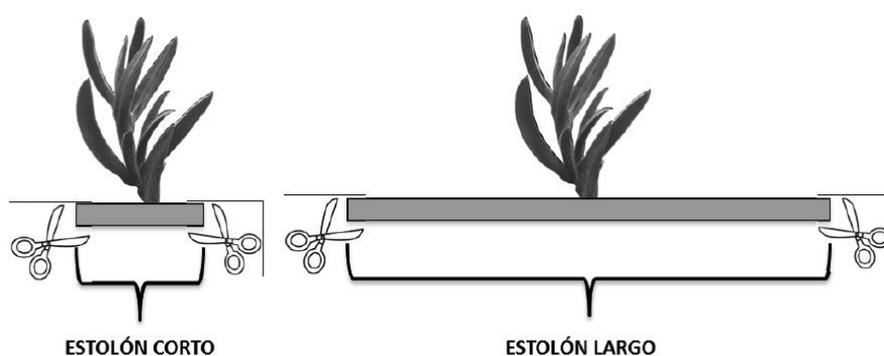


Fig. 5. Representación esquemática de los tratamientos experimentales: estolón corto (Media \pm Error: 3.3 ± 0.761) y estolón largo (Media \pm Error: 6.074 ± 0.72).

Los individuos fueron seleccionados del stock de material vegetal según su similitud de tamaño, y fueron trasplantados, sin raíces, a macetas individuales con capacidad de 1 litro rellenas con turba comercial (ver Fig. 6). Una vez trasplantadas a sus correspondientes macetas, las plantas se situaron en un área experimental de la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña durante un periodo de 5 semanas. Durante esta fase de adaptación las plantas fueron regadas a capacidad de campo con el objetivo de que iniciasen la producción de raíces. Una vez se comprobó que los individuos de estudio habían iniciado la producción de raíces, el material experimental fueron trasladados a una cámara de crecimiento del Área de Ecología de la Facultad de Ciencias donde permanecieron durante 4 semanas. En la cámara de crecimiento las plantas fueron sometidas a ciclos de luz de 12 h y mantenidas a temperatura constante de 21°C. Las plantas para el tratamiento de alta disponibilidad de agua fueron regadas regularmente para evitar el estrés hídrico, mientras que las plantas del tratamiento de baja disponibilidad de agua no se regaron desde su traslado a la cámara. El experimento finalizó el 16 de febrero de 2016.



Fig. 6. Imágenes de *Carpobrotus edulis* de la Península Ibérica y Sudafrica creciendo en dos niveles de agua ensayados (Bandeja superior: baja disponibilidad de agua, bandeja inferior: alta disponibilidad de agua) (Foto: É. García).

Medidas

Al finalizar el experimento todas la plantas fueron cosechadas individualmente, las raíces se lavaron con cuidado para eliminar la turba, y cada individuo fue separado en parte aérea (incluyendo hojas y estolón) y parte subterránea (raíces) (ver Fig. 7). Las diferentes partes fueron secadas en una estufa a 80°C durante 48 horas para obtener los pesos secos de la raíz y de la parte aérea. Las muestras se pesaron en una balanza de precisión de 2 cifras decimales. El peso seco total final fue calculado como la suma de la biomasa de raíz + la biomasa aérea. La proporción de biomasa destinada a producir raíces fue calculada para cada individuo como la relación de biomasa raíz/biomasa aérea (RSR: root/shoot ratio).



Fig. 7. Detalle mostrando ejemplares de *Carpobrotus edulis* tras la cosecha donde se puede observar el desarrollo radicular de las plantas (Foto: I. Louzán).

Tratamiento estadístico

Previamente los datos fueron analizados para comprobar que cumplieren los requisitos de homogeneidad de varianza y normalidad de los test paramétricos. Todos los datos se ajustaron a estos requerimientos y no fueron necesarias transformaciones. Los datos fueron analizados mediante un análisis de varianza (ANOVA) de tres vías, con “nivel de agua”, “origen” y “longitud de estolón” como factores principales, y biomasa de total, y biomasa proporcional destinada a raíz (biomasa raíz/biomasa aérea: RSR) como variables de estudio. Un análisis preliminar determinó diferencias en el tamaño inicial (biomasa total en peso fresco) entre los dos tratamientos longitud de estolón (ANOVA: $F_{1, 34} = 14.457$, **p-valor** = 0.001), por lo tanto la biomasa inicial en peso fresco fue introducida como covariable en los análisis estadísticos de la biomasa total. Cuatro de las cuarenta plantas utilizadas en el experimento no lograron producir raíces y murieron. Estas plantas no fueron incluidas en los análisis como indican los grados de libertad de los test. El programa estadístico utilizado para el análisis de los datos es el IBM SPSS Statistic 19.0 (IBM Corporation, Armonk, NY, EEUU). El nivel de significación aceptado fue el de un p-valor < 0,05.

2.4 RESULTADOS

Biomasa proporcional destinada a raíz (RSR: root-shoot ratio)

Nuestros resultados mostraron un efecto significativo de la longitud del estolón en la biomasa proporcional destinada a raíz (RSR) (ver Tabla 3). Así, los rametos de estolón corto incrementaron significativamente la proporción de biomasa destinada a raíz (ver Fig. 8).

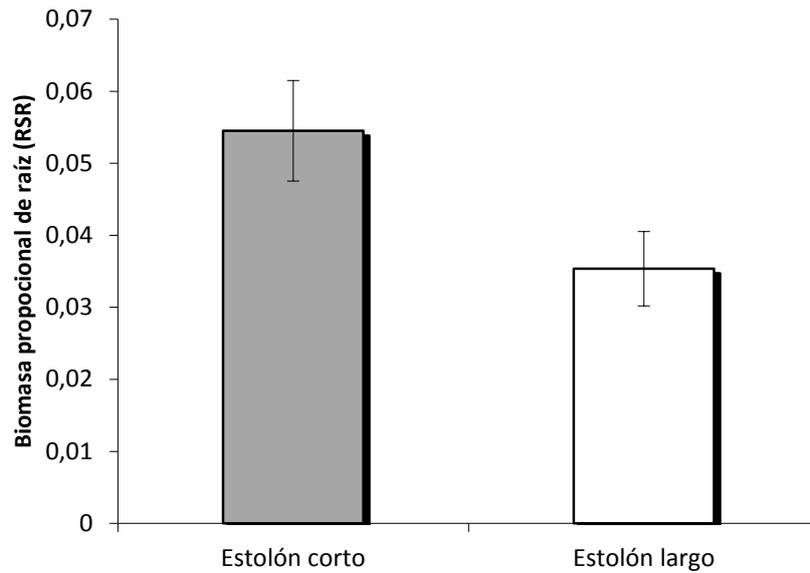


Fig. 8. Media (+SE) de la biomasa proporcional a la raíz para los tratamientos de estolón corto y estolón largo.

Los resultados mostraron que no existió un efecto estadísticamente significativo de los tratamientos de disponibilidad de agua, y origen, ni de sus interacciones en la biomasa proporcional destinada a raíz (ver Tabla 3). Tanto en el caso de los ejemplares sometidos a baja disponibilidad hídrica como los ejemplares sometidos a alta disponibilidad hídrica, observamos una mayor biomasa proporcional destinada a raíces en el tratamiento de estolón corto (ver Fig. 9). Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (ver Tabla 3).

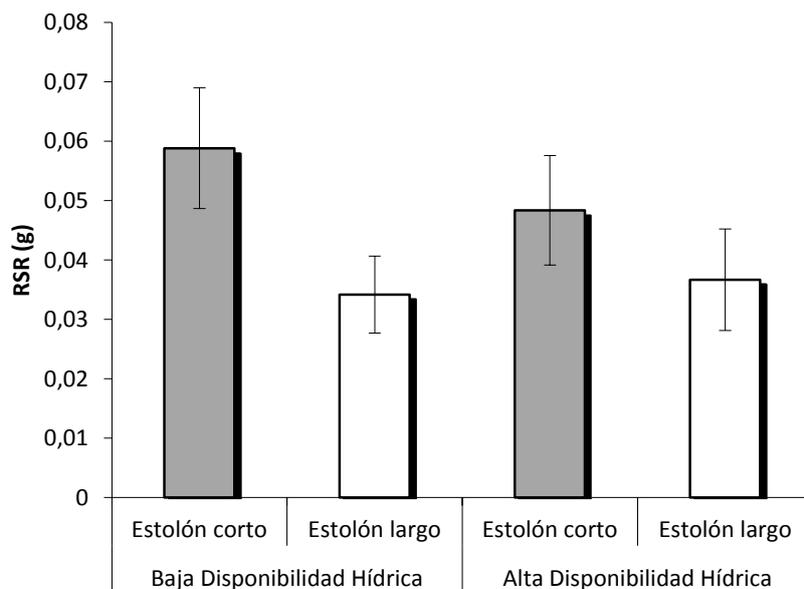


Fig. 9. Media (+Se) de la proporción de biomasa destinada a raíz (RSR) en función de los tratamientos de estolón corto y largo para alta y baja disponibilidad hídrica.

De manera similar, los ejemplares procedentes del área nativa (Sudáfrica) y los ejemplares correspondientes a poblaciones de área invadida (Península Ibérica) muestran un incremento de la biomasa proporcional destinada a raíces en el tratamiento de estolón corto (ver Fig. 10), aunque nuevamente estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (ver Tabla 3).

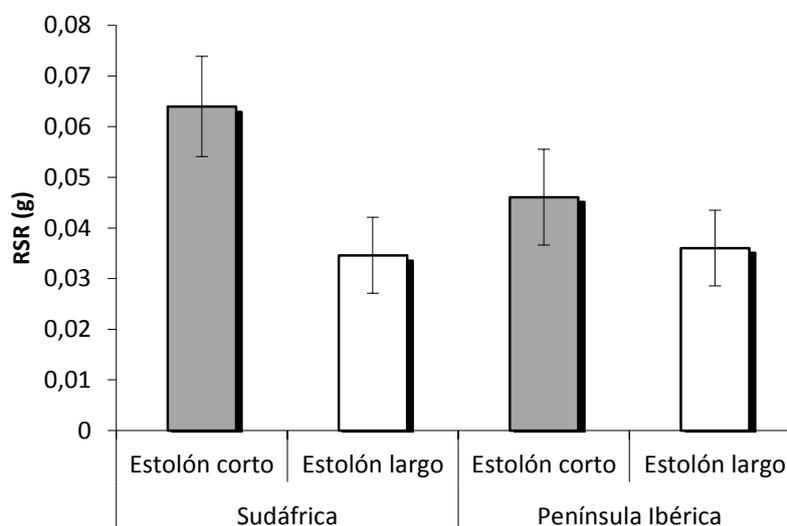


Fig. 10. Media (+SE) de la proporción de biomasa destinada a raíz (RSR) en función del tratamiento de estolón corto o larga para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica).

Efecto	Biomasa raíz / biomasa aérea (RSR)		
	g.l.	F	P
Agua	1	0.075	0.786
Origen	1	1.074	0.309
Estolón	1	4.465	0.044
Agua x origen	1	1.569	0.221
Agua x estolón	1	0.376	0.545
Origen x estolón	1	1.209	0.281
Agua x origen x estolón	1	0.015	0.903
Error	28		

Tabla 3. Resultado del análisis ANOVA de tres vías para la biomasa proporcional destinada a raíz (RSR), con nivel de agua, longitud de estolón y origen como factores principales. Diferencias significativas ($P < 0.05$) aparecen destacadas en negrita.

Biomasa total

Los análisis estadísticos mostraron que ninguno de nuestros factores ni sus interacciones afectaron significativamente a la biomasa total producida al final del experimento (ver Tabla 4). Así, aunque los rametos de estolón largo, tanto en baja como en

alta disponibilidad hídrica, mostraron una mayor biomasa total, estas diferencias no fueron significativas (ver Fig. 11).

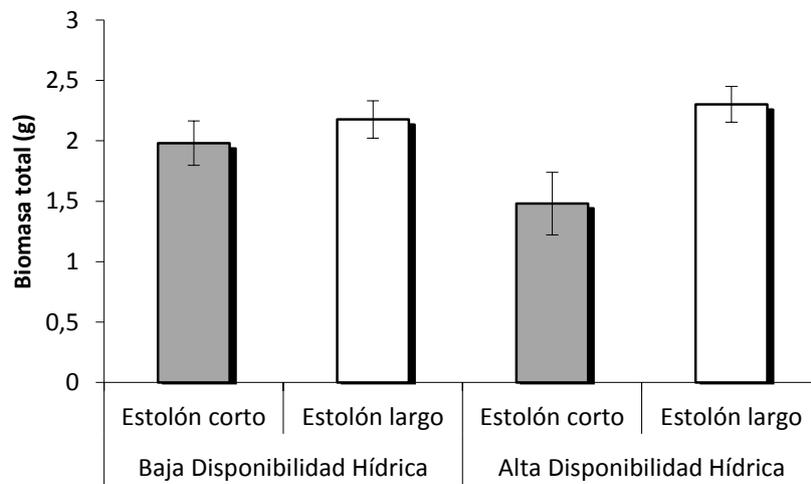


Fig. 11. Media (+SE) de la biomasa total en función del tratamiento de estolón corto y largo para alta o baja capacidad hídrica.

Igualmente, tanto en las poblaciones del área nativa, como en las poblaciones de área invadida los rametos de estolón largo presentaron unas tasas de crecimiento (estimadas como biomasa total) más elevadas (ver Fig. 12), aunque, nuevamente, estas diferencias no fueron significativas (ver Tabla 4).

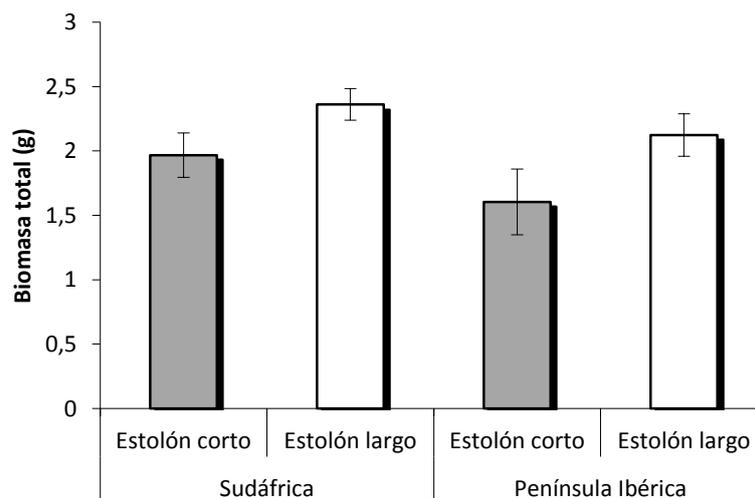


Fig. 12: Media (+SE) de la biomasa total en función de los tratamientos de estolón corto y largo para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica).

Efecto	Biomasa total		
	g.l.	F	P
Biomasa inicial (co-variable)	1	14.927	0.001
Agua	1	0.224	0.640
Origen	1	2.956	0.097
Estolón	1	0.089	0.768
Agua x origen	1	0.131	0.720
Agua x estolón	1	0.608	0.442
Origen x estolón	1	0.251	0.620
Agua x origen x estolón	1	0.024	0.879
Error	27		

Tabla 4. Resultado del análisis ANOVA de tres vías para la biomasa total, con nivel de agua, longitud de estolón y origen como factores principales, y la biomasa inicial en peso fresco utilizada como co-variable. Diferencias significativas ($P < 0.05$) aparecen destacadas en negrita.

2.5 DISCUSIÓN

En contra de nuestra primera hipótesis, los resultados mostraron que no existieron diferencias en la biomasa proporcional destinada a raíz cuando las plantas fueron sometidas a diferentes niveles de disponibilidad hídrica. Según la teoría de distribución de recursos, las plantas destinarán más biomasa a los órganos que adquieran el recurso más limitante (McCarrthy y Enquist, 2007). Por lo tanto, nuestra hipótesis planteaba que las plantas que crecían con niveles escasos de agua, destinarían una cantidad mayor de biomasa a producir raíces, con el fin de compensar esa limitación. Sin embargo, aunque los rametos sometidos a baja disponibilidad hídrica incrementaron su biomasa proporcional destinada a raíz en mayor medida que aquellos que crecieron en condiciones hídricas favorables, la magnitud de las diferencias no fueron suficientes para detectar un efecto significativo.

Nuestra segunda hipótesis pretendía estudiar el papel del estolón como reservorio de recursos en la especie *C. edulis*. Los resultados mostraron diferencias significativas en la proporción de biomasa destinada a raíz en función de la longitud del estolón, apoyando nuestra segunda hipótesis. Como preveníamos, aquellos individuos con un tamaño de estolón menor incrementaron significativamente la cantidad de biomasa destinada a raíces. Este resultado apoya la idea de que los estolones pueden actuar como reservorio de recursos (Abalde, 2014), y así una mayor longitud de estolón implicaría una mayor cantidad de recursos almacenados (Dong *et al.*, 2010) y por lo tanto permitirían amortiguar el déficit de recursos del suelo, y reducir la biomasa proporcional destinada a raíces. Es decir, como la cantidad de recursos almacenados en el estolón corto es escasa (Dong *et al.*, 2010), los individuos necesitarán invertir más biomasa en la producción de raíces y obtener los recursos del suelo, mientras que los individuos con estolón largo destinarán incrementarán

la parte aérea, dado que los recursos almacenados en el estolón largo son mayores y necesitarán invertir menos biomasa en raíces para obtener recursos del suelo.

Por último, nuestra tercera hipótesis, pretendía testar la existencia de diferencias en plasticidad fenotípica y en el papel de reservorio de los estolones entre las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y las poblaciones del área invadida (Península Ibérica) de la clonal *C. edulis*. Parece lógico predecir que durante los procesos de invasión se pueden producir fenómenos de adaptación local, de tal manera, que aquellos atributos que pueden reportar un beneficio sean positivamente seleccionados en el área invadida (Keser *et al.*, 2014). Bajo esta premisa, nuestra hipótesis preveía un incremento de la plasticidad y del papel de reservorio del estolón en las poblaciones de la Península Ibérica. Es decir, se esperaba que el beneficio reportado por ambos atributos fuera más acentuado en el área invadida. Sin embargo, nuestros resultados no apoyan esta hipótesis. Así, en condiciones de baja disponibilidad hídrica, no encontramos un incremento en la proporción de biomasa radicular significativamente mayor en *C. edulis* procedente de la Península Ibérica (área invadida) con respecto al procedente del área nativa (Sudáfrica). Igualmente, el efecto de la longitud del estolón como reservorio fue similar tanto en las poblaciones Sudafricanas como en las Peninsulares.

2.6 CONCLUSIONES / CONCLUSIÓNS / CONCLUSIONS

CONCLUSIONES

En este trabajo se demuestra la importancia de los estolones como reservorio de recursos. Así, vemos que una mayor longitud de estolón permitió un cambio en los patrones de asignación de recursos a los diferentes órganos de la planta, conduciendo a una reducción de la biomasa proporcional destinada a raíz. Este resultado es interesante y podría tener implicaciones importantes para entender la expansión de algunas especies clonales invasoras. Así, el tamaño de fragmento clonal que llega a un nuevo hábitat podría jugar un papel significativo para su supervivencia y posterior expansión. Una mayor longitud de estolón, permitiría reducir la biomasa proporcional destinada a raíz, o lo que es lo mismo, incrementar la destinada a parte aérea, y por lo tanto contribuir a la rápida colonización de la superficie a invadir.

CONCLUSIÓNS

Neste traballo demostrase a importancia dos estolóns como reservorio de recursos. Así, vemos que unha maior lonxitude de estolón permitiu un cambio nos patróns de asignación de recursos ós diferentes órganos da planta, conducindo a unha redución da biomasa proporcional a raíz. Este resultado é interesante e podería ter implicacións importantes para entender a expansión dalgúns especies clonais invasoras. Así, o tamaño do fragmento clonal que chega a un novo hábitat podería xogar un papel significativo para a súa supervivencia e posterior expansión. Unha maior lonxitude do estolón, permitiría reducir a biomasa proporcional destinada a raíz, ou o que é o mesmo, incrementar a destinada a parte aérea, e polo tanto contribuír á rápida colonización da superficie a invadir.

CONCLUSIONS

In this experiment we demonstrate the importance of stolons as storage organs. Thus, our results show that a greater stolon length allowed a change in the resource allocation patterns to different plant organs, and conduct to a proportional reduction of biomass allocated to roots. This result is interesting and could have important implications to understand the clonal expansion of some invasive species. Thus, the size of clonal fragment invading a new habitat could play a significant role in their survival and subsequent expansion. Greater length of stolons, would reduce the proportional biomass to roots, in others words, would increase the above-ground structures, and therefore contribute to the rapid colonization of the invaded area.

3 BIBLIOGRAFÍA

- Abalde, S. (2014). Estudiando las invasiones biológicas: Un trabajo experimental con "Carpobrotus edulis". Trabajo de fin de grado, Universidad de A Coruña, España.
- Castroviejo, S. (2010). *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Madrid: Real Jardín Botánico, Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- CDB. (2009). *COP 6, Decision VI/23: Alien species that threaten ecosystems, habitats or species*. Consultado el 7 de junio de 2016, en <https://www.cbd.int/decision/cop/?id=7197>
- Dana, E.D., Sobrino, E. & Sanz-Elorza, M. (2003). Plantas invasoras en España: un nuevo problema en las estrategias de conservación. En Bañares, Á., Blanca G., Güemes, J.C. & Ortiz, S. (Eds.). *Atlas y Libro de la Flora Vasculare Amenazada de España* (pp. 1011-1029). Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente.
- Díaz Varela, R. A (2009). *Plantas invasoras*. Vicerrectoría de Cultura de la Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, España, 35 pp.
- Dong, B.-C., Yu, G.-L., Guo, W., Zhang, M.-X., Dong, M. & Yu, F.-H. (2010). How internode length, position and presence of leaves affect survival and growth of *Alternanthera philoxeroides* after fragmentación?. *Evolutionary Ecology*. 24: 1447-1461.
- Fagúndez, J. & Barrada, M. (2007). *Plantas invasoras de Galicia: Biología, Distribución e Métodos de Control*. Santiago de Compostela: Xunta de Galicia, Dirección Xeral de Conservación da Natureza, 209 pp.
- Geng, Y., van Klinken, R. D., Sosa, A., Li, B., Chen, J. & Xu C.-Y. (2016). The Relative Importance of Genetic Diversity and Phenotypic Plasticity in Determining Invasion Success of a Clonal Weed in the Usa and China. *Frontiers in Plant Science*. 7: 213. doi: 10.3389/fpls.2016.00213
- Keser, H. L., Dawson, W., Song, Y. B., Yu, F. H., Fischer, M., Dong, M. y Kleunen, M. (2014). Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecología* 174: 1055-1064. doi: 10.1007/s00442-013-2829-y

- Ley Vega de Seoane, C., Gallego Fernández, J. R. & Vidal Pascual, C. (2007). *Manual de restauración de dunas costeras*. Ministerio de Medio Ambiente, Santander, España, 251 pp.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. & Marchetti, M. P. (2007). *Invasion Ecology*. Malden Massachusetts: Blackwell, 304 pp.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. (2000). Invasiones Biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias globales y Control. Traducción al español de *Issues in Ecology*. Ecological Society of America, 19 pp.
- McCarthy, M. C. y Enquist, B. J. (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology* 21: 713-720
- Portela, R. (2015). Efecto de la integración fisiológica en el proceso de invasión de un sistema dunar por las especies clonales *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis*. Trabajo de fin de máster, Universidad de A Coruña, España.
- Roiloa, S. R., Campoy, J. G., Retuerto, R. (2015). Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 24 (1): 76-83. doi:10.7818/ECOS.2015.24-1.12
- Roiloa, S. R., Retuerto R., Campoy J. G., Novoa A. and Barreiro R. (2016) Division of Labor Brings Greater Benefits to Clones of *Carpobrotus edulis* in the Non-native Range: Evidence for Rapid Adaptive Evolution. *Frontiers in Plant Science* 7:349. doi: 10.3389/fpls.2016.00349
- Romero, M. I., Hinojo, B. & Lesta, R. Flora exótica e invasora de los hábitats naturales y seminaturales de Galicia (NO Península Ibérica). En GEIB Grupo Especialista en Invasiones Biológicas (Ed.) *Invasiones Biológicas: un factor del cambio global. EEI 2006 actualización de conocimientos*. 2º Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras "EEEI 2006". GEIB, Serie Técnica, 2007, p. 133-141.
- Sanz Elorza, M., Dana Sánchez, E. D. & Sobrino Vesperinas, E. (2004). *Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España*. Madrid: Dirección General para la Biodiversidad, 384 pp.
- Simberloff, D., Parker, I. M. & Windle, P. N. (2005). Introduced species policy, management, and future research needs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 (1), 12-20.

Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., & Castro, P. (2008). *Invasiones biológicas*. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Williamson W. H. & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*. 78: 163-170.