

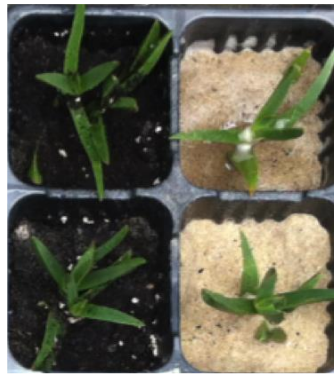
Grado en Biología

Memoria do Traballo de Fin de Grao

**Efecto de la integración clonal en el proceso invasor de
*Carpobrotus edulis***

**Efecto da integración clonal no proceso invasor de
*Carpobrotus edulis***

**Effect of clonal integration in the invasion process of
*Carpobrotus edulis***



Miguel RegueiroTeijido

Junio, 2016

Tutor(es) Académico: Sergio Rodríguez Roiloa

DR. SERGIO RODRÍGUEZ ROILLOA, 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 “**Efecto de la integración clonal en el proceso invasor de *Carpobrotus edulis.*”** presentada por **D. MIGUEL REGUEIRO TEJIDO** 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 Roilola



ÍNDICE

1. Las invasiones biológicas.....	7
1.1 Definiciones.....	7
1.2 Proceso invasor.....	8
1.3 Impactos.....	9
1.4 Invasiones biológicas en Galicia.....	9
2. Caso de estudio:	
“Efecto de la integración clonal en el proceso invasor de <i>Carpobrotus edulis</i> ”	
Resumen/Resumo/Summary.....	11
Palabras clave/Palabras clave/Keywords.....	11
2.1 Introducción.....	12
2.2 Objetivos.....	13
2.3 Material y métodos.....	13
2.3.1 Especies de estudio.....	13
2.3.2 Diseño experimental.....	14
2.3.3 Medidas.....	16
2.3.4 Tratamiento estadístico de los datos.....	16
2.4 Resultados.....	17
2.4.1 Biomasa raíz.....	17
2.4.2 Biomasa aérea.....	17
2.4.3 Biomasa total.....	18
2.4.4 Biomasa proporcional destinada a raíz (RMR).....	18
2.5 Discusión.....	19
2.6 Conclusiones/Conclusións/Conclusions.....	20
2.7 Agradecimientos.....	21
3 Bibliografía.....	21

1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS

Podemos definir las invasiones biológicas como el proceso que conlleva la introducción, el establecimiento, la expansión y el impacto de especies exóticas procedentes de otras áreas geográficas (Vilà et al., 2008). Según Wilcove et al. (1998), las invasiones biológicas constituyen la segunda mayor amenaza para la conservación de la biodiversidad, superada únicamente por la pérdida o degradación de su hábitat natural. A día de hoy el proceso es tan rápido que una planta que podría necesitar unos 5000 años para llegar a una nueva región geográfica por sus propios medios, ahora podría tardar apenas un día (Vilà et al., 2008).

1.1. DEFINICIONES

Algunas definiciones claves para comprender los procesos de invasiones biológicas son:

- **Especie exótica, introducida o autóctona:** aquella especie que es originaria de otra región. No obstante, que haya sido introducida no quiere decir que sea beneficiosa o defectuosa para ese ecosistema.
- **Especie subespontánea o adventicia:** aquella especie introducida que, liberada en un espacio natural, puede originar poblaciones pequeñas sin la ayuda de la acción humana, pero cuya persistencia depende de la proximidad a sistemas antropizados y/o la entrada de nuevos individuos.
- **Especie naturalizada:** aquella especie exótica capaz de dar lugar a poblaciones estables.
- **Especie invasora:** aquella especie naturalizada que es capaz de expandirse en poco tiempo lejos del foco de introducción. Se considera invasora si en menos de 50 años se ha establecido a 100 m del foco (si su reproducción es por semillas) o a más de 6 m en 3 años (si es vegetativa por rizomas o estolones).

Richardson et al. (2000) añaden el término “**malas hierbas**” para designar a aquellas especies que generan daños económicos y ecosistémicos detectables, y el término “**transformadores**” para referirse a plantas invasoras capaces de cambiar el carácter, condición, forma o naturaleza de los ecosistemas en una porción grande del mismo, afirmando que el 10% de las plantas invasoras son de este tipo.

1.2. PROCESO INVASOR

Para convertirse en invasora una especie debe pasar por cuatro fases: transporte, establecimiento, expansión e impacto (ver Fig. 1):

- **Fase de transporte:** puede realizarse mediante pequeñas semillas, o rizomas o estolones, tanto de forma involuntaria como voluntaria por el hombre (uso forestal, ornamental, como forrajes...). Según las definiciones relatadas previamente, la especie aquí se catalogaría como introducida.
- **Fase de establecimiento:** depende de la adaptación de los individuos a las nuevas condiciones. Las probabilidades de éxito son mayores si ocurre mediante propágulos clonales que por semillas, ya que los rizomas y los estolones funcionan como órganos de almacenamiento de recursos que pueden aumentar la supervivencia del individuo. En esta fase la especie se naturaliza pero aún no experimenta ninguna expansión.
- **Fase de expansión:** la especie comienza a reproducirse y a colonizar nuevas regiones.
- **Fase de impacto:** la especie experimenta un crecimiento poblacional muy rápido, de forma que compite con las especies nativas, pudiendo llegar a provocar su desaparición. En este punto la especie pasa a denominarse ya invasora. Según Vilà et al. (2008), aproximadamente un 10% de las especies naturalizadas se convierten posteriormente en invasoras.

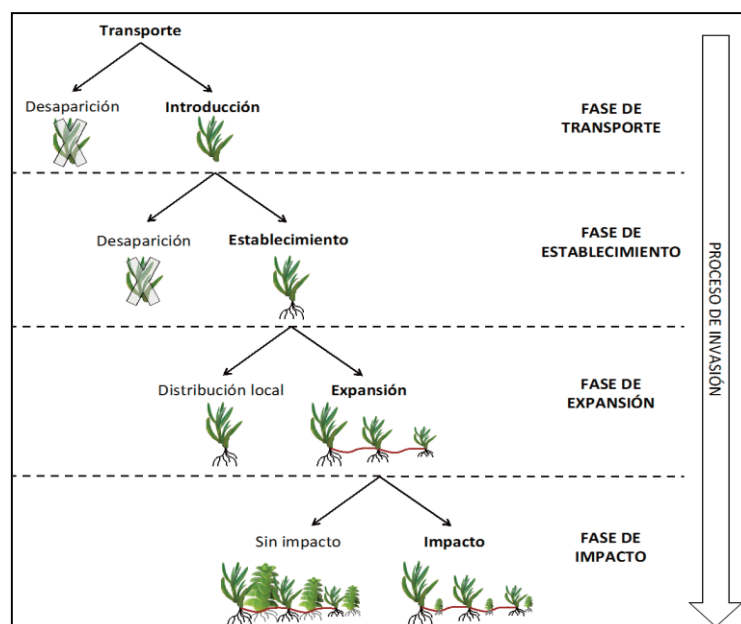


Figura 1. Esquema de las fases del proceso invasor (modificado de Roiloa et al., 2015).

1.3. IMPACTO

Fagúndez y Barrada (2007) exponen una serie de efectos provocados por la presencia de especies invasoras en un ecosistema determinado:

- **Alteración de las condiciones ambientales:** insolación, cantidad y riqueza de humus en el horizonte superior del suelo, oxigenación y nutrientes en medios acuáticos, introducción de patógenos, incendios...son las más frecuentemente alteradas.
- **Impacto sobre las comunidades autóctonas y hábitat:** en cuanto a las comunidades se establece una competencia por los recursos, alteraciones del ciclo biológico, hibridación (lo que conlleva una pérdida de diversidad genética y la aparición de híbridos de los cuáles no está claro su comportamiento). En cuanto al hábitat, nitrificación, incendios...
- **Daños socioeconómicos:** en la estructura (edificios, muros, caminos...) y el funcionamiento de los ecosistemas al reducir el valor de los servicios que proporcionan, disminuyendo de esta forma su capacidad para generar recursos.

Otros estudios mencionan que también causan pérdidas mediante la inutilización de infraestructuras (Alonso y Castro-Díez, 2015) o por la reducción de su valor estético (Charles y Dukes, 2007).

- **Alergias:** dificultades respiratorias, rinitis, conjuntivitis...generadas por el polen en la época de floración.
- **Toxicidad:** producen sustancias tóxicas como mecanismo de defensa contra los depredadores, causando problemas en el aparato digestivo, renal y nervioso.

1.4. INVASIONES BIOLÓGICAS EN GALICIA

A día de hoy, la problemática de las especies invasoras sigue representado unos de los mayores retos para la conservación de la biodiversidad en Galicia. Así, todavía no se puede estimar el verdadero alcance de éste problema sobre las especies y superficies naturales afectadas, ni del coste económico que conlleva (Fagúndez y Barrada, 2007).

Las regiones donde más se concentran las especies invasoras en Galicia son las zonas costeras de Pontevedra y sur de Coruña, las Rías Baixas, Ferrol y Coruña ciudad, siendo las zonas más afectadas las de costa con mayor presión antrópica (Vigo, Coruña y Ferrol); mientras que apenas abundan en las zonas de interior y en las zonas de montaña de Lugo y Ourense.

Podemos encontrarlas sobre todo en sistemas dunares, aunque también en márgenes de marismas y menos frecuentemente en acantilados y matorrales costeros (Fagúndez y Barrada, 2007). Entre estos casos tenemos a *Stenotaphrum secundatum*, *Spartina patens* o nuestra especie de estudio, *Carpobrotus edulis*. No suelen encontrarse en ambientes de agua dulce.

El mayor problema de su ubicación es que a menudo aparecen dentro de áreas protegidas: LICs (Lugares de Interés Comunitario) del bajo Miño o Cabo Udra, Parque Nacional de las Islas Atlánticas, Parque Natural de Corrubedo, Las Catedrales...lo que dificulta el problema de su eliminación al tener que compaginarlo con la protección y conservación de estos lugares.

2. CASO DE ESTUDIO

Efecto de la integración clonal en el proceso invasor de *Carpobrotus edulis*

M. Regueiro Tejido
Facultad de Ciencias, Universidade da Coruña
15071, A Coruña
Email: miguel.regueiro@udc.es

Resumen. Las invasiones biológicas son una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad. A pesar de los avances de los últimos años, todavía no están claros los mecanismos que subyacen en el proceso invasor de la plantas. No obstante, algunos atributos tales como la integración clonal, podrían favorecer a la expansión de algunos invasores. El objetivo de este trabajo es determinar si la integración clonal (esto es, intercambio de recursos entre individuos conectados de un sistema clonal) incrementa el crecimiento de la especie clonal invasora *Carpobrotus edulis*. Los resultados muestran que la capacidad de integración clonal favorece al crecimiento de *C. edulis*, y que por lo tanto podría contribuir a la expansión de este invasor agresivo. Este estudio apoya la idea de que los atributos clonales podrían explicar el éxito de algunas especies invasoras vegetales.

Resumo. As invasións biolóxicas son unha das principais ameazas para a conservación da biodiversidade. A pesar dos avances dos últimos anos, todavía non están claros os mecanismos que subxacen no proceso invasor das plantas. Non obstante, algún atributos tales como a integración clonal, poderían favorecer á expansión de algúns invasores. O obxectivo de este traballo é determinar se a integración clonal (isto é, intercambio de recursos entre individuos conectados dun sistema clonal) incrementa o crecemento da especie clonal invasora *Carpobrotus edulis*. Os resultados amosan que a capacidade de integración clonal favorece o crecemento de *C. edulis*, e que polo tanto podería contribuir á expansión deste invasor agresivo. Este estudo apoia a idea de que os atributos clonais poderían explicar o éxito dalgunhas especies invasoras vexetais.

Abstract. Biological invasions represent one of the main threats for biodiversity conservation. In spite of the effort conducted during the last years, the mechanisms underlying the processes of plant invasions remain unsolved. Some traits, as clonal integration, could promote the expansion of some plant invaders. The aim of this study is to determine if clonal integration (this is, the capacity for resource transport between connected ramets) increase the growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. The results show that the capacity for clonal integration increases the growth of *C. edulis*, and therefore could contribute to the expansion of this aggressive invader. This study supports the idea that clonal traits could explain the success of some plant invasive species.

Palabras clave: *Carpobrotus edulis*; crecimiento clonal; integración fisiológica; invasiones biológicas.

Palabras clave: *Carpobrotus edulis*, crecemento clonal, integración fisiolóxica, invasións biolóxicas.

Keywords: *Carpobrotus edulis*; clonal growth, physiological integration; biological invasions.

2.1. INTRODUCCIÓN

Aunque el estudio de las invasiones biológicas está progresando rápidamente en la ecología moderna, todavía no están claros los mecanismos que explican el éxito de las especies invasoras. Probablemente no hay una respuesta simple para esto, pero se cree que algunas características como el crecimiento clonal de las plantas han sido clave en los procesos de invasión (Wang et al., 2008; Roiloa et al., 2010; Roiloa et al., 2015).

El crecimiento clonal se caracteriza por la producción vegetativa de numerosos descendientes o rametos genéticamente idénticos, que permanecen físicamente unidos por un tallo modificado que crece en superficie (estolón) o bajo la superficie (rizoma) por un periodo variable de tiempo (Roiloa et al., 2010; Roiloa et al., 2015). De esta forma, las especies que poseen esta característica pueden expandirse rápidamente y colonizar áreas adyacentes de forma eficiente.

Un atributo muy interesante de las especies con crecimiento clonal es la integración fisiológica, que definimos como la capacidad para transportar recursos esenciales (como agua, nutrientes, o foto-asimilados) desde rametos establecidos hasta otros rametos en desarrollo, o desde rametos que crecen en condiciones favorables a otros que crecen en condiciones más adversas a través de las conexiones de estolón o rizoma (ver Fig. 2) y que reporta un beneficio para el conjunto del sistema clonal, favoreciendo su expansión (Roiloa et al., 2010; Roiloa et al., 2015).

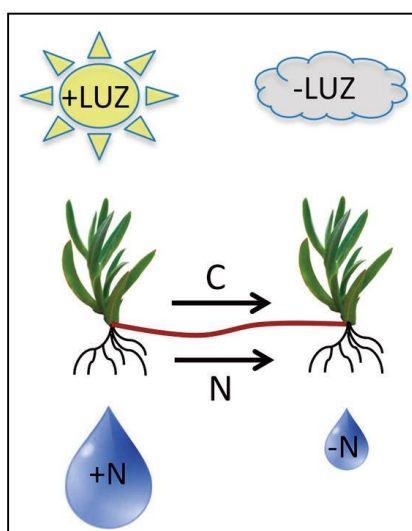


Figura 2. Esquema de la integración clonal en el que un rameto que crece en un ambiente favorable (con luz y nutrientes) subvenciona a otro que crece en un ambiente desfavorable (poca luz y pocos nutrientes) (modificado de Roiloa et al., (2015)).

2.2. OBJETIVOS

El objetivo de este trabajo es determinar el beneficio de la integración fisiológica en el crecimiento de la especie invasora *Carpobrotus edulis*. Para ello se ha diseñado un experimento en el que parejas de rametos (basal + apical) han sido sometidos a un tratamiento de conexión/desconexión, con los rametos basales creciendo en condiciones favorables, y los rametos apicales creciendo en condiciones desfavorables. Basándonos en el hecho de que la capacidad de integración fisiológica reporta un beneficio a aquellos rametos del sistema clonal que crecen en condiciones más desfavorables (Roiloa et al., 2010; Roiloa et al., 2015), se plantean dos hipótesis concretas:

(i) la integración fisiológica, esto es, la conexión entre rametos, conllevará a un beneficio en términos de crecimiento (determinado en este estudio como biomasa total) para los rametos apicales que crecen en condiciones desfavorables.

(ii) la conexión entre rametos y la consiguiente integración fisiológica provocará un incremento de la biomasa proporcional destinada a raíces por parte de los rametos basales, con el objetivo de atender la demanda de recursos de aquellos rametos apicales que crecen en condiciones más desfavorables.

2.3. MATERIAL Y MÉTODOS

2.3.1. Especie de estudio

Carpobrotus edulis (L.) N.E. Br., también conocida como hierba de cuchillo o uña de gato, es una especie perteneciente a la familia *Aizoaceae*, originaria de Sudáfrica (Región del Cabo) e introducida en la Península Ibérica a principios del siglo XX como planta ornamental y por su capacidad para estabilizar taludes. Podemos encontrarla como especie invasora en los biomas mediterráneos del planeta: sur de Europa, California, Chile y sur de Australia (Novoa et al., 2012). En España es abundante en las costas, incluyendo dunas y acantilados, de Asturias, País Vasco, Costa Brava, Delta del Ebro, Doñana y Galicia.

C. edulis es un caméfito suculento y reptante cuyos tallos pueden alcanzar los 2 m y son muy ramificados. Presenta unas hojas verdes opuestas, sésiles, de sección

transversal en triángulo equilátero de entre 4-10 x 1-1,6 cm. Sus flores tienen entre 8-10 cm de diámetro y son de color amarillo, con cinco tépalos (los tres externos son más grandes que los dos internos). Ovario ínfero con entre 8 y 16 carpelos. Estigmas sésiles, radiales y plumosos. Fruto carnoso e indehisciente y semillas grandes rodeadas de mucílago, pudiendo ser transportadas por gaviotas, conejos y ratas, lo que contribuye a su expansión (Sanz-Elorza et al., 2004). Se reproduce de manera asexual mediante estolones que enraízan en los nudos, no tolerando las heladas, aunque sí bien las sequías, salinidad y sustratos arenosos.

2.3.2. Diseño experimental

Un total de 10 parejas de *Carpobrotus edulis* fueron recogidas en una zona de costa rocosa en la ciudad de A Coruña. Cada pareja estaba formada por un rameto basal y un rameto apical, que se correspondían con el cuarto y tercer rametos contando desde el ápice de un fragmento clonal. Este protocolo nos permitió homogeneizar el estado de desarrollo, edad y tamaño de los rametos utilizados en el experimento. Para incrementar la representatividad genética del estudio, las 10 parejas fueron recogidas en distintas manchas del área muestreada.

El diseño del experimento (ver Fig. 3) consistió en un único factor: “conexión”, con dos niveles (conectado, desconectado). En el tratamiento de conexión las parejas de rametos apicales y basales permanecieron conectadas (la integración fisiológica era posible), mientras que en el tratamiento de desconexión el rameto basal y el apical fueron separados mediante el corte del estolón (la integración fisiológica estaba impedida). Los rametos apicales fueron dispuestos en macetas de 1L con alta disponibilidad de nutrientes (mezcla turba/arena de playa en una proporción 3:1), mientras que los rametos apicales crecieron en macetas de 1L bajo condiciones de baja disponibilidad de nutrientes (arena de playa) (ver Fig. 4). Cada tratamiento fue replicado 5 veces.

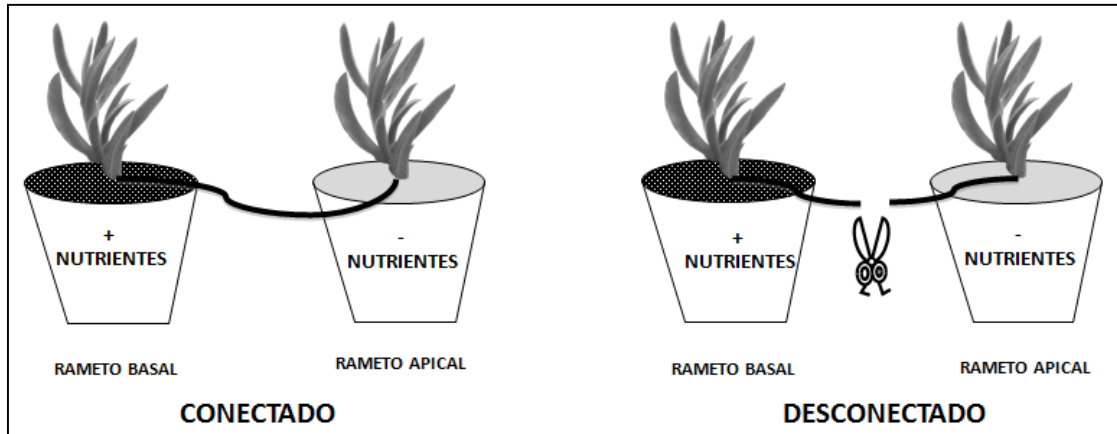


Figura 3. Esquema del diseño experimental.



Figura 4. Vista de las parejas de rametos (izquierda: desconectados; derecha: conectados).

El experimento comenzó el 9 de Marzo del 2015. Los ejemplares permanecieron en la azotea de la Facultad de Ciencias de A Coruña hasta el 9 de Junio del 2015 (3 meses), con el único mantenimiento de riegos esporádicas para evitar estrés hídrico (cada 3-4 días en los periodos más secos). No se realizó un mayor aporte de nutrientes durante estos 3 meses. No se apreciaron individuos dañados al cabo de este tiempo.

2.3.3. Medidas

Una vez recogidos los ejemplares el 9 de Junio, se procedió al lavado cuidadoso de las raíces de todos los rametos para eliminar los restos de arena y turba y se introdujeron en una estufa a 80°C durante 72h (ver Fig. 5) para su secado y posterior determinación de biomasa en peso seco de parte aérea (hojas y estolón), raíces y biomasa total (parte aérea + raíces) de cada individuo. Además se calculó la biomasa proporcional destinada a raíces mediante el índice $RMR = \text{biomasa raíz} / \text{biomasa total}$.



Figura 5. Material vegetal secando en la estufa a 80°C durante 72h.

2.3.4. Tratamiento estadístico de los datos

Las diferencias entre los tratamientos de conexión y desconexión para las variables estudiadas (biomasa de raíz, biomasa aérea, biomasa total y RMR) fueron analizadas mediante un ANOVA de una vía. ANOVAs diferentes fueron realizadas para los rametos basales y los apicales. El programa estadístico utilizado para el análisis de los datos es el IBM SPSS Statistic 19.0 (IBM Corporation, Armonk, NY, EUU). El nivel de significación aceptado fue el de un p-valor < 0,05.

2.4. RESULTADOS

2.4.1. Biomasa de raíz

Los resultados indican que la biomasa de la raíz no ha sido afectada de forma significativa por el factor conexión ni en los rametos basales (ver Tabla 1 y Fig. 6) ni en los apicales (ver Tabla 2 y Fig. 7).

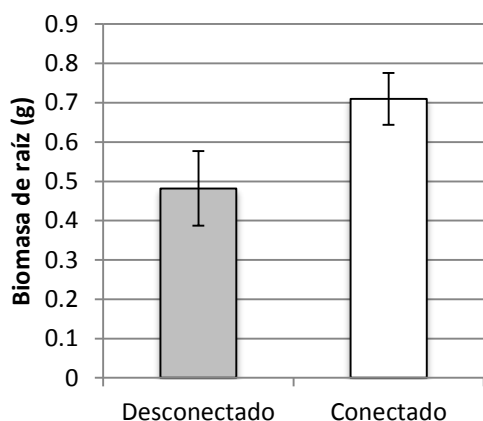


Figura 6. Media (+SE) de la biomasa de la raíz en rametos basales en función de la conexión.

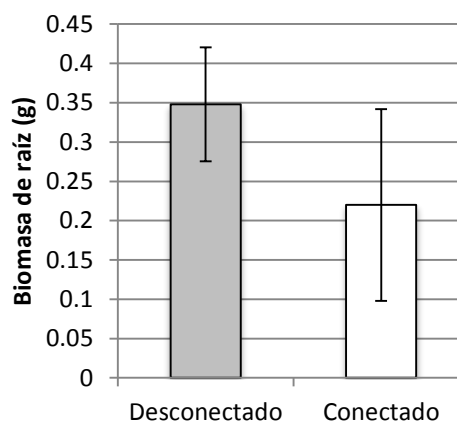


Figura 7. Media (+SE) de la biomasa de la raíz en rametos apicales en función de la conexión.

2.4.2. Biomasa aérea

Los resultados indican que la parte aérea no se ha visto afectada por el tratamiento de conexión de forma significativa en los rametos basales (ver Tabla 1 y Fig. 8). No obstante, sí se ha visto afectada de forma significativa en los rametos apicales por el factor conexión, con los rametos apicales conectados mostrando una mayor biomasa aérea (ver Tabla 2 y Fig. 9).

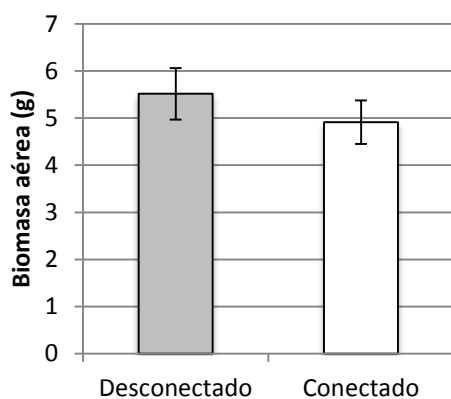


Figura 8. Media (+SE) de la biomasa aérea en rametos basales en función de la conexión.

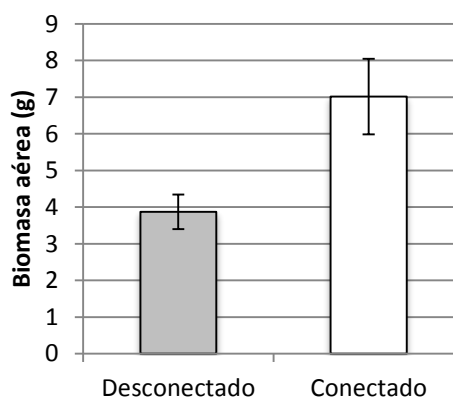


Figura 9. Media (+SE) de la biomasa aérea en rametos apicales en función de la conexión.

2.4.3. Biomasa total

Los resultados muestran que el factor conexión no ha afectado de forma significativa a la biomasa total de los rametos basales (ver Tabla 1 y Fig. 10), pero sí a la de los rametos apicales, con una mayor biomasa total en aquellos rametos apicales que permanecen conectados (ver Tabla 2 y Fig. 11).

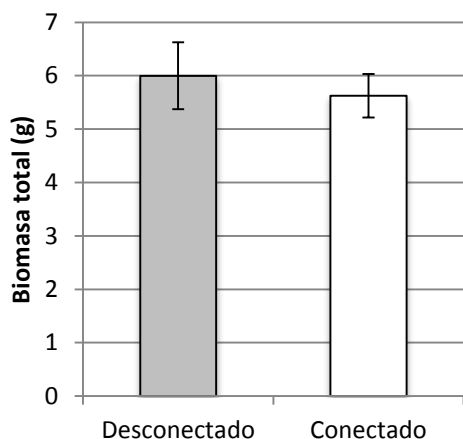


Figura 10. Media (+SE) de la biomasa total en rametos basales en función de la conexión.

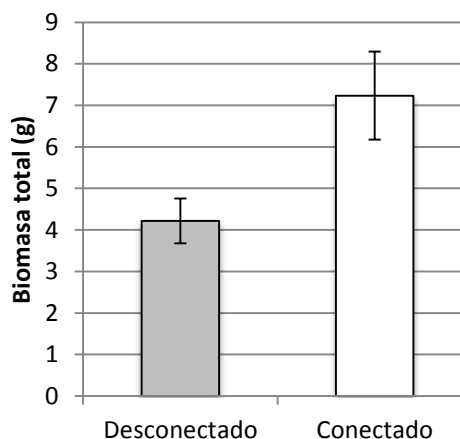


Figura 11. Media (+SE) de la biomasa total en rametos apicales en función de la conexión.

2.4.4. Biomasa proporcional destinada a raíz (RMR)

En el caso de la relación biomasa proporcional destinada a raíz (RMR), los resultados muestran que el factor conexión ha afectado de forma significativa tanto a los rametos basales (ver Tabla 1 y Fig. 12) como a los apicales (ver Tabla 2 y Fig. 13). Así, los rametos basales que permanecen conectados significativamente incrementaron su RMR, mientras que la respuesta en los apicales fue inversa, con un descenso significativo del RMR motivado por la conexión.

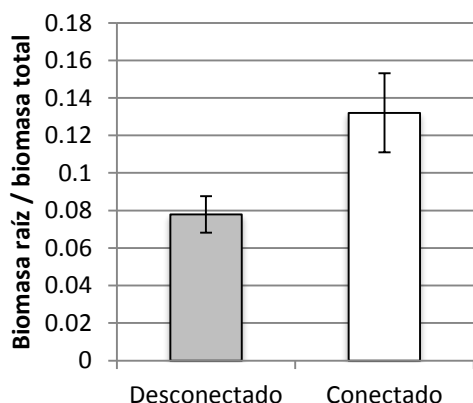


Figura 12. Media (+SE) de la RMR en rametos basales en función de la conexión.

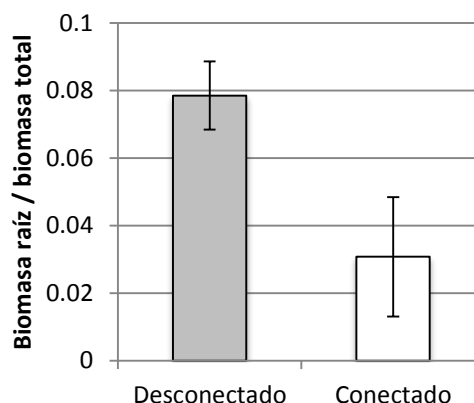


Figura 13. Media (+SE) de la RMR en rametos apicales en función de la conexión.

Efecto	Biomasa raíz			Biomasa aérea			Biomasa total			RMR		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
Conexión	1	3.907	0.083	1	0.704	0.426	1	0.251	0.630	1	5.436	0.048
Error	8			8			8			8		

Tabla 1. Resultados del test ANOVA para los efectos del factor conexión en biomasa de raíz, biomasa aérea, biomasa total y biomasa proporcional destinada a raíz (RMR) en los rametos basales. Diferencias significativas en negrita (p -valor $<0,05$).

Efecto	Biomasa raíz			Biomasa aérea			Biomasa total			RMR		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
Conexión	1	0.815	0.393	1	7.675	0.024	1	6.401	0.035	1	5.525	0.047
Error	8			8			8			8		

Tabla 2. Resultados del test ANOVA para los efectos del factor conexión en biomasa de raíz, biomasa aérea, biomasa total y biomasa proporcional destinada a raíz (RMR) en los rametos apicales. Diferencias significativas en negrita (p -valor $<0,05$).

2.5. DISCUSIÓN

Los resultados del experimento apoyan la primera hipótesis propuesta de que la integración fisiológica conllevará a un beneficio en términos de biomasa total para los rametos apicales. Así, la biomasa total fue significativamente mayor en los rametos apicales conectados que en los desconectados. Este resultado coincide con el de trabajos previos en donde la expansión de *C. edulis* en un sistema dunar costero se vio favorecida por la integración fisiológica entre los rametos del sistema clonal (Roiloa et al., 2010).

Interesantemente los resultados de nuestro estudio mostraron un efecto significativo de la conexión en la biomasa proporcional que los rametos apicales destinan a raíces. Así, la conexión permitió a los rametos apicales reducir la proporción de biomasa que destinaban a raíces, o lo que es lo mismo, incrementar la biomasa destinada a parte aérea. Esto, unido al hecho de que la conexión incrementó la biomasa total de los rametos apicales, indica que la integración clonal no solo favorece el crecimiento de esta especie invasora, sino que también afecta a sus patrones de distribución de recursos, permitiendo una mayor producción de biomasa aérea, y por lo tanto una mayor capacidad para colonizar rápidamente la superficie que invade, desplazando efectivamente a las especie nativas. Este resultado apoya la

idea de que los atributos asociados al crecimiento clonal podrían estar favoreciendo a la capacidad invasora de algunas especies vegetales (Roiloa et al., 2015).

Nuestros resultados apoyaron también nuestra segunda hipótesis de que la integración fisiológica provocará un incremento de la biomasa proporcional destinada a raíces por parte de los rametos basales. Como preveíamos, los rametos basales que permanecen conectados incrementaron su biomasa proporcional destinada a producir raíces, lo que fue interpretado como una respuesta compensatoria para atender la demanda de recursos de los rametos apicales que crecen en condiciones más desfavorables. Esta respuesta compensatoria provocada por el tratamiento de conexión condujo a un beneficio en términos de crecimiento en los rametos apicales, como se discutió en la primera hipótesis, pero no repercutió negativamente en los rametos basales, que mantuvieron tasas de crecimiento parecidas a las del tratamiento de desconexión. Trabajos previos han encontrado resultados similares, en los que rametos basales han desarrollado respuestas compensatorias mediadas por la integración fisiológica para atender la demanda de recursos realizada desde rametos apicales, especialmente cuando crecían en condiciones de estrés (Roiloa et al., 2014).

2.6. CONCLUSIÓN/CONCLUSIÓNS/CONCLUSIONS

Podemos concluir que nuestros resultados muestran que la integración clonal es beneficiosa para el crecimiento de los rametos de la invasora *Carpobrotus edulis*. Los resultados parecen indicar que los rametos apicales son mantenidos gracias al transporte de recursos desde los rametos basales, de modo que la integración clonal parece contribuir a una rápida y efectiva colonización de esta especie invasora, y por consiguiente contribuye a su éxito invasor.

Podemos concluir que os nosos resultados mostran que a integración clonal é beneficiosa para o crecemento dos rametos da invasora *Carpobrotus edulis*. Os resultados parecen indicar que os rametos apicais son mantidos gracias ao transporte de recursos dende os rametos basais, de modo que a integración clonal parece contribuir a unha rápida e efectiva colonización desta especie invasora, e por conseguinte contribúe ó seu éxito invasor.

Our results show that clonal integration reports a benefit in terms of growth for the ramets of the invader *Carpobrotus edulis*. The results indicate that apical ramets are

supported by the resources transport from basal ramets. In this sense, physiological integration seems to contribute to a fast and effective colonization by this invader species, and consequently contribute their invasiveness.

2.7. AGRADECIMIENTOS

Quiero dar las gracias a mi profesor de Ecología y tutor de este trabajo, Sergio R. Roiloa, ya que fue y es una de las mejores personas que me he podido encontrar en mi experiencia universitaria y, desde luego, sin el cual no habría podido terminar este proyecto. Gracias por tu infinita paciencia y por estar siempre disponible y dispuesto a resolver cualquier tipo de problema, tanto de índole profesional como personal.

3. BIBLIOGRAFÍA

Alonso, A. y Castro-Díez, P. (2015). Las invasiones biológicas y su impacto en los ecosistemas. *Ecosistemas* 24: 1-3.

Charles, H. y Dukes, J.S. (2007). Impacts of invasive species on ecosystem services. *Biological invasions* 193: 217-237.

Fagúndez, J. y Barrada, M. (2007). Plantas invasoras de Galicia. Biología, distribución e métodos de control.

Novoa, A., González, L., Moravcova, L. y Pyšek, P. (2012). Effects of soil characteristics, allelopathy and frugivory on establishment of the invasive plant *Carpobrotus edulis* and a co-occurring native, *Malcolmia littorea*. *PLoS ONE* 7(12): e53166. doi:10.1371/journal.pone.0053166.

Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, D.F. y West C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants - concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.

Roiloa, S.R. y Retuerto, R. (2006). Small-scale heterogeneity in soil quality influences photosynthetic efficiency and hábitat selection in a clonal plant. *Annals of Botany* 98: 1043-1052.

Roiloa, S.R., Rodríguez-Echeverría, S., de la Peña, E. y Freitas, H. (2010). Physiological integration increases the survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 12: 1815-1823.

Roiloa, S.R., Antelo, B. y Retuerto, R. (2014) 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, S.R., Campoy, J.G. y Retuerto, R. (2015). Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 24(1): 76-83.

Sanz-Elorza, M., Dana, E.D. y Sobrino, E. (2004). Atlas de las Plantas Alóctonas Invasoras en España. Dirección General para la Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L. y Castro, P. (2008). *Invasiones biológicas*. Madrid: Cyan, Proyectos y Producciones Editoriales, SA.

Wang, N., Yu, F.H., Li, P.X., He, W.M., Liu, F.H., Liu, J.M. y 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.

Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. y Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48(8): 607-615.