



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

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**



**GRADO EN
BIOLOGÍA**

**TRABAJO FIN DE GRADO
SERGIO TRASTOY BELLO**

CURSO 2014/2015

Tutor: 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 “**Estudiando las invasiones biológicas: Un trabajo experimental con *Carpobrotus edulis*.**” presentada por **D. SERGIO TRASTOY BELLO** 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 21 de julio de 2015.

Fdo. Sergio Rodríguez Roiloa

Sergio R. Roiloa

Profesor Axudante Doutor
Departamento de Bioloxía Vexetal, Bioloxía Animal y Ecoloxía
Facultade de Ciencias – Universidade da Coruña

Email: sergio.roiloa@udc.es

Fax: (+34) 981167065

Tfno: (+34) 981 16 70 00 ext. 2159

<http://ciencias.udc.es/bave>



Agradecimientos

A mi tutor y profesor, Dr. Sergio Rodríguez Roiloa, por toda la ayuda prestada, las horas de paciencia y por todos los conocimientos que me has transmitido durante este primer período de formación como biólogo. Gracias por hacer que todo lo que explicas se convierta en sencillo, comprensible e interesante.

A todos mis amigos y compañeros de facultad, tanto aquellos que veo todos los días como aquellos que están algo más lejos, gracias por el apoyo y vuestra presencia, tanto en los buenos como en los malos momentos.

Y por último, gracias a mi familia, sin la cual esto no sería posible. Gracias por ofrecerme esta oportunidad, por las felicitaciones en los éxitos y por los ánimos en los fracasos.

ÍNDICE

Resumen.....	2
1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS.....	3
1.1 Proceso invasor.....	3
1.2 Problemática de las plantas invasoras.....	4
1.3 Distribución geográfica de las plantas invasoras en Galicia.....	5
2. CASO DE ESTUDIO:	
“Caracterización morfológica y ecológica de dos taxones del género	
<i>Carpobrotus</i>”.....	6
Introducción.....	6
Material y Métodos.....	7
Especies de estudio.....	7
Medidas.....	8
Tratamiento estadístico.....	11
Resultados.....	12
Discusión.....	13
3. BIBLIOGRAFÍA.....	15

RESUMEN

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel global. Conocer la distribución de las especies invasoras representa uno de los primeros pasos a la hora de diseñar programas de control y erradicación. El objetivo del presente estudio es realizar una caracterización morfométrica de distintas poblaciones de *Carpobrotus sp.*, a lo largo de la fachada atlántica de la Península Ibérica (Galicia y Portugal), y determinar la existencia de una relación entre la morfología foliar, el color de la flor, y el hábitat invadido. *Carpobrotus sp.* es una especie invasora procedente del Cabo (Sudáfrica) que representa una de las principales amenazas de los hábitats costeros del sur de Europa. Nuestro trabajo apunta a la existencia de dos especies de *Carpobrotus*, *C. edulis* y *C. acinaciformis*, en la costa atlántica de la Península Ibérica. Además, este trabajo aporta herramientas que posibilitan la diferenciación entre estas dos especies, lo cual puede tener consecuencias importantes para su gestión ya que algunos autores han señalado a *C. edulis* como un invasor más agresivo que *C. acinaciformis*.

RESUMO

As invasións biolóxicas representan unha das principais ameazas para a conservación da biodiversidade a nivel global. Coñecer a distribución das especies invasoras representa un dos primeiros pasos á hora de deseñar programas de control e erradicación. O obxectivo do presente estudio é realizar unha caracterización morfométrica de distintas poboacións de *Carpobrotus sp.*, ao longo da fachada atlántica da Península Ibérica (Galicia e Portugal), e determinar a existencia dunha relación entre a morfoloxía foliar, a cor da flor, e o hábitat invadido. *Carpobrotus sp.* é unha especie invasora procedente do Cabo (Sudáfrica) que representa unha das principais ameazas dos hábitats costeiros do sur de Europa. O noso traballo apunta á existencia de dúas especies de *Carpobrotus*, *C. edulis* e *C. acinaciformis*, na costa atlántica da Península Ibérica. Ademais, este traballo aporta ferramentas que posibilitan a diferenciación entre estas dúas especies, o cal pode ter consecuencias importantes para a súa xestión xa que algúns autores sinalaron a *C. edulis* como un invasor máis agresivo que *C. acinaciformis*.

ABSTRACT

Biological invasions represent one of the main threats for biodiversity conservation at a global scale. Identifying the distribution of invasive species should be one of the first stages for devising control and eradication programs. The aim of this study is to develop a morphological characterization for different population of *Carpobrotus sp.* Along the Atlantic coast of the Iberian Peninsula (Galicia and Portugal), to determine a correlation between foliar morphology, flower color and habitat. *Carpobrotus sp.* is an invader species native from Cape region (South Africa) that represent one of the main risks for the coastal habitats in south Europe. Our experiment point out the existence of two *Carpobrotus* species, *C. edulis* and *C. acinaciformis* in the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. In addition, this work give the tools to differentiate between both species, which could have important implication for their management, as several authors have pointed out to *C. edulis* as a more aggressive invader than *C. acinaciformis*.

1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS

Las invasiones biológicas representan hoy en día una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel global. Este problema se ha visto agudizado durante las últimas décadas debido al gran incremento de las comunicaciones humanas entre áreas geográficas muy alejadas, lo que posibilita saltos biogeográficos imposibles en la naturaleza (Fagúndez y Barrada, 2007).

Pero, ¿qué entendemos por especies invasoras? Denominamos especies invasoras a aquellas especies que han sido introducidas por acción del hombre, ya sea de forma intencionada o accidental, en un área geográfica diferente a su distribución original. Una vez introducida, se naturaliza, es decir, forma una población estable que es capaz de reproducirse y propagarse aumentando su extensión y afectando de alguna manera al ecosistema que invade (Fagúndez y Barrada, 2007; Hulme et al., 2009).

1.1 Proceso invasor

El proceso invasor tiene tres fases principales: (i) transporte e introducción, (ii) establecimiento y aclimatación y (iii) expansión. Transporte e introducción es la primera fase y, en ella, la especie es transportada, intencionadamente o no, a una zona en la cual no es nativa. En la segunda fase, la especie invasora se naturaliza (no tiene que experimentar expansión) y, en la tercera y última fase (fase de expansión), se produce la propagación y colonización de nuevas zonas por parte de dicha especie invasora. La escala temporal de estas fases es impredecible, por norma general, para invasiones vegetales, ésta será mayor en especies arbóreas que en especies arbustivas, y en éstas últimas será mayor que en las especies herbáceas (Fagúndez y Barrada, 2007).

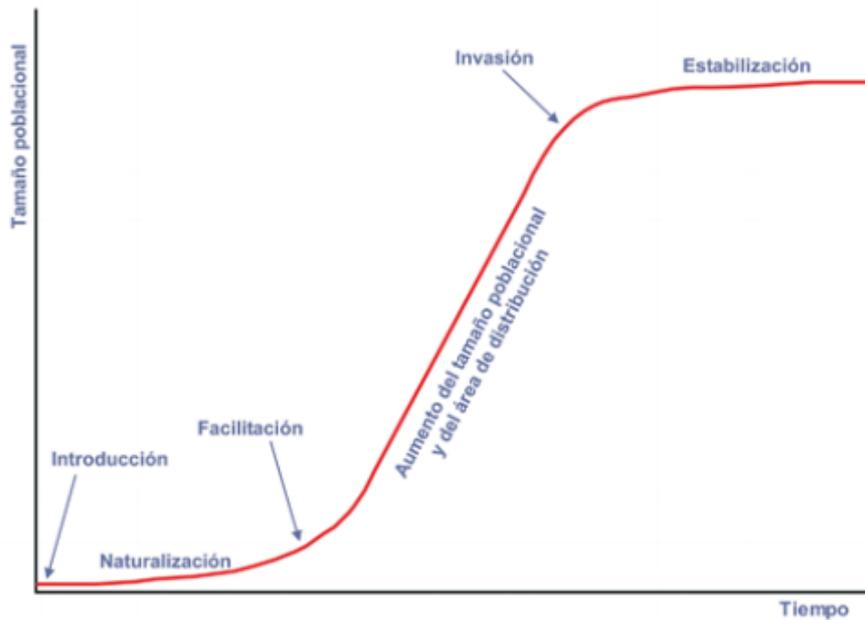


Figura 1: Gráfica del proceso invasor en la cual se pueden observar las tres fases del mismo (Castaño et al., 2007).

1.2 Problemática de las plantas invasoras

Las especies vegetales invasoras son una seria amenaza para la conservación de la biodiversidad ya que pueden provocar la extinción local de especies nativas (Comisión Europea, 2014).

En lo referente al impacto sobre los **ecosistemas**, las plantas invasoras pueden afectar a las condiciones ambientales, a la cadena trófica y a los ciclos de nutrientes. Las condiciones ambientales más alteradas son las de insolación, cantidad y riqueza del humus en el horizonte superior del suelo, y en el caso de las invasiones en medios acuáticos, a la oxigenación y contenido en nutrientes. Otro problema para los ecosistemas es la introducción de patógenos u otras especies asociadas con las invasoras. Por otro lado, se han descrito especies pirófitas que pueden favorecer la aparición de incendios forestales (Fagúndez y Barrada, 2007).

También es conocido su **impacto sobre la flora autóctona**. Un estudio reciente concluye que las invasiones biológicas son la segunda causa de amenaza para las especies nativas (Wilcove et al., 1998). Este efecto sobre las especies nativas se produce, generalmente, por la competencia de recursos. El problema se ve

agravado por el hecho de que las especies más vulnerables ante los procesos de invasión acostumbran a coincidir con las de mayor interés en conservación (como por ejemplo, las especies endémicas). Un ejemplo es la especie *Omphalodes littoralis*, endémica de las dunas de la costa coruñesa, que compete con *Carpobrotus sp.*, la cual impide su crecimiento (Fagúndez y Barrada, 2007).

Las especies invasoras también provocan daños **socioeconómicos**, el más conocido se basa en la aparición de nuevas malas hierbas en los campos de cultivo, pero existen otros muchos problemas como la imposibilidad de utilizar los sistemas de regadío debido a su obstrucción, inutilización de canales, pantanos, lagos... (Fagúndez y Barrada, 2007).

Al mismo tiempo, estas especies invasoras pueden ser causantes de **alergias**, provocando dificultades respiratorias, conjuntivitis... con el consiguiente impacto sanitario en la población humana. Un claro ejemplo en este sentido es la presencia de *Acacia dealbata* (Fagúndez y Barrada, 2007).

La **toxicidad**, como mecanismo de defensa ante la predación, también puede estar entre los impactos negativos de las especies invasoras. Así, el dondiego (*Mirabilis jalapa*) es un ejemplo de planta exótica tóxica, pudiendo afectar al aparato digestivo o al sistema renal de la fauna nativa (Fagúndez y Barrada, 2007).

1.3 Distribución geográfica de las plantas invasoras en Galicia

El área geográfica con mayor presencia de invasoras es la zona costera de Pontevedra y sur de A Coruña, las Rías Baixas y la zona de Ferrol y A Coruña ciudad. Las áreas más afectadas son las zonas de interior, principalmente la montaña de Lugo y Ourense (Fagúndez y Barrada, 2007).

En lo que representa a la ecología de estas especies, los hábitats más sensibles son los sistemas dunares, márgenes de marismas y, en menor medida, los acantilados.

2. CASO DE ESTUDIO: “Caracterización morfológica y ecológica de dos taxones del género *Carpobrotus*”

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel global. La presencia de especies invasoras se ha incrementado de manera alarmante durante las últimas décadas en paralelo al fenómeno de globalización humana. El impacto que ocasionan, tanto a nivel de genes, de especies como de ecosistemas, es catastrófico (Vitousek et al., 1996; Mack et al., 2000; Strayer, 2012), provocando daños irreparables en el patrimonio natural, así como cuantiosos perjuicios económicos. Como consecuencia del grave impacto que provocan, durante los últimos años el número de investigaciones científicas dirigidas a estudiar los procesos de invasiones biológicas se han incrementado notablemente.

Una de las especies invasoras más agresivas a nivel global es la clonal *Carpobrotus edulis*. Originaria de la región del Cabo (Sudáfrica), está catalogada como una de las principales amenazas para las especies nativas de hábitats costeros en todos los ambientes mediterráneos del mundo (Chile, California, sur de Europa y sur de Australia) (D’Antonio y Mahall, 1991; Novoa, 2012). Aunque estudios previos parecían indicar la presencia de una única especie del género *Carpobrotus*, *C. edulis*, invadiendo el sur de Europa (Akeroyd y Preston, 1990, 1993), trabajos más recientes apuntan a la existencia de dos especies, *C. edulis* y *C. acinaciformis*, en la cuenca del Mediterráneo (Suehs et al., 2004). Según Wisura y Glen (1993), *C. edulis* es el único taxón del género con flores amarillas, mientras que *C. acinaciformis* presenta flores magenta. Sin embargo Akeroyd y Preston (1990; 1993) mantienen que *C. edulis* puede presentar tanto flores amarillas como magenta. En el caso de Galicia, Fagúndez y Barrada (2007) indican la presencia únicamente de *C. edulis*, tanto de flor amarilla como magenta, pero reconocen la controversia para la diferenciación taxonómica entre *C. edulis* y *C. acinaciformis*. Un trabajo reciente publicado por Suehs et al. (2004) señala 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. Sin embargo, la asociación entre el grado de equilateralidad de las hojas (mayor en *C. edulis* según Suehs et al., 2004) y el color de la flor (amarilla en *C. edulis* según Wisura y Glen, 1993) no ha sido relacionado hasta la fecha. El objetivo del presente

estudio es realizar una caracterización morfométrica de distintas poblaciones de *Carpobrotus sp.* a lo largo de la fachada atlántica de la Península Ibérica (Galicia y Portugal), y determinar la existencia de una relación entre la morfología foliar, el color de la flor, y el hábitat invadido. Mediante esta caracterización se pretende, además, comprobar, utilizando el criterio de Suehs et al. (2004), la existencia de dos especies de *Carpobrotus*, *C. edulis* y *C. acinaciformis*, en la costa atlántica Peninsular. La diferenciación de estas dos especies invasoras puede tener consecuencias importantes para su gestión en tanto en cuanto algunos autores han señalado a *C. edulis* como un invasor más agresivo que *C. acinaciformis* en el sur de Europa (Lambinon, 1995; Suehs et al., 2001).

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies de estudio

Carpobrotus edulis (L.) N.E. Br. (Aizoaceae) más comúnmente conocida como “Uña de gato” o “Herba do coitelo”, es una planta suculenta, perenne, clonal, con flores llamativas y hojas de sección triangular, que cubre densamente grandes superficies, formando un tapiz, gracias a sus tallos enraizantes y ramificados. Es originaria de la región de El Cabo, en Sudáfrica, y ha sido introducida en el sur de Europa como planta ornamental y debido a su capacidad para estabilizar el terreno, siendo considerada una de las principales amenazas para la conservación de la flora nativa (Traveset et al., 2008; Vilà et al., 2008; Fagúndez y Barrada, 2007; Moragues, 2005; Novoa, 2012).

En Galicia está distribuida a lo largo de toda la zona costera. Aparece en comunidades psamófilas costeras y también en comunidades casmofíticas de acantilado, afectando, por lo tanto, a un buen número de especies vegetales raras o amenazadas presentes en dichos hábitats (Fagúndez y Barrada, 2007).

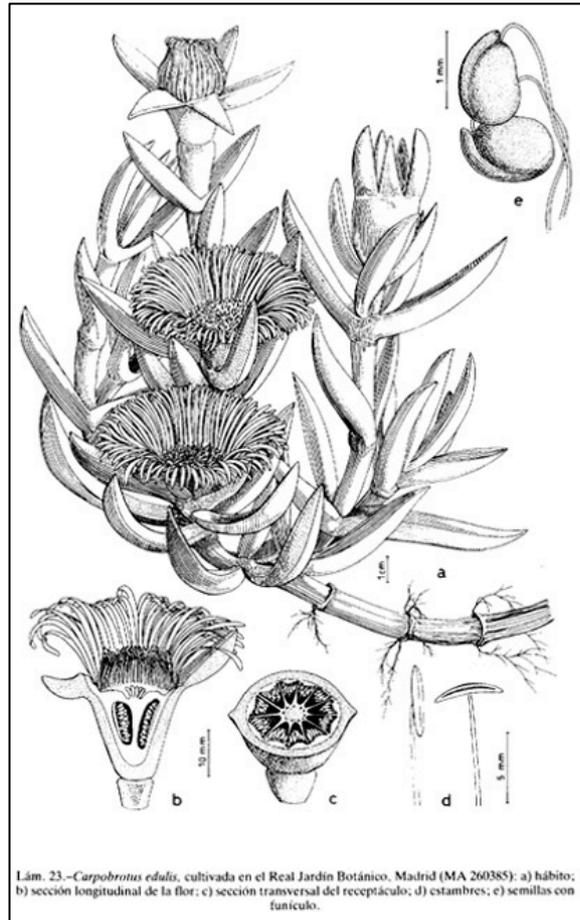


Figura 2. Reproducción de lámina de *Carpobrotus edulis*. Real Jardín Botánico de Madrid.

Medidas

Para el experimento se recogieron ejemplares de un total de 26 poblaciones de *Carpobrotus sp.* en toda la fachada atlántica de la Península Ibérica (ver Fig. 3) durante la época de floración (abril – junio). Las poblaciones se corresponden equitativamente tanto a hábitat de duna costera (13 poblaciones muestreadas) como de costa rocosa (13 poblaciones muestreadas), hábitats ocupados por *Carpobrotus sp.* durante el proceso de invasión.

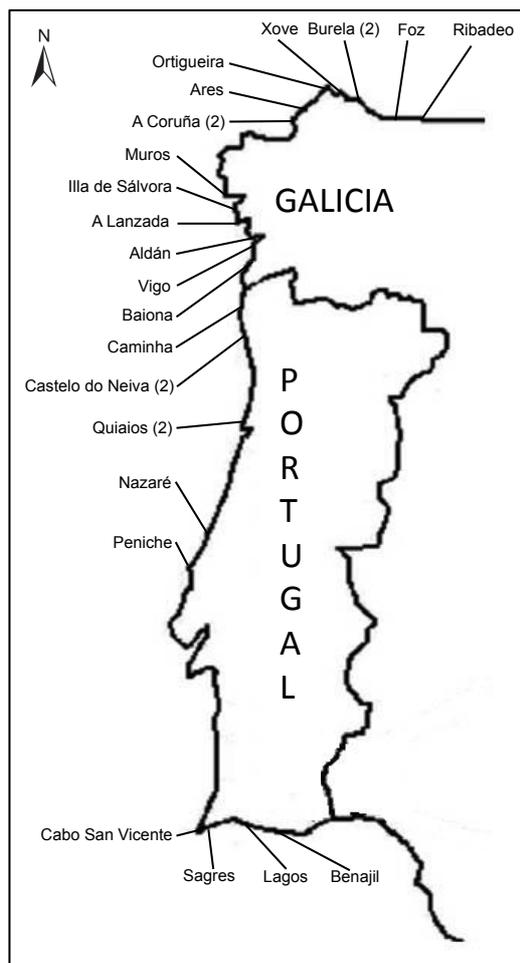


Figura 3. Mapa mostrando la localización de las poblaciones de *Carpobrotus sp.* muestreadas en la fachada atlántica de la Península Ibérica.

El protocolo de muestreo consistió en la recolección de un total de 12 individuos en cada población. Con el objetivo de recoger la máxima diversidad dentro de cada población, los individuos fueron recolectados con una separación aproximada de 5 metros. El individuo seleccionado se correspondía con el cuarto desde el ápice de un fragmento clonal, y en todos los casos se anotaba el color de la flor (amarilla o magenta) de dicho individuo o del más próximo dentro del mismo fragmento, así como el hábitat en el que se realizaba el muestreo (duna costera o costa rocosa). La localización de cada población fue recogida mediante GPS, igualmente se realizaron fotografías del área de muestreo y se anotó la vegetación predominante en la zona (ver Fig. 4). En el caso de poblaciones con presencia de individuos de flor amarilla e individuos de flor magenta el muestreo se duplicó, recogiendo así 12 individuos con flor amarilla y 12 individuos con flor magenta.

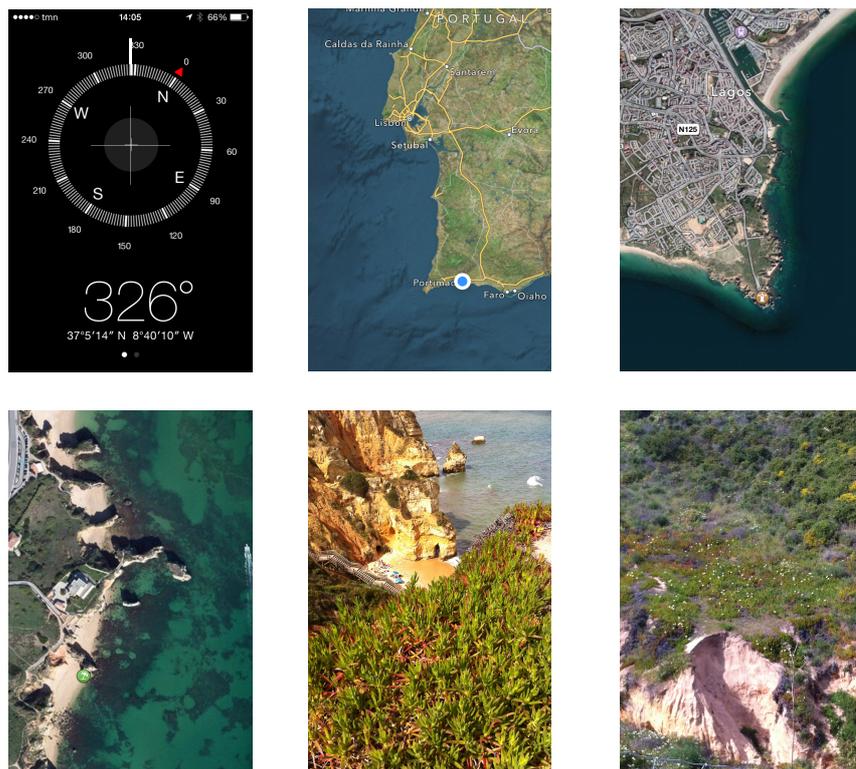


Figura 4. Secuencia de imágenes obtenidas en el muestreo de Lagos (Portugal), incluyendo la localización GPS, mapas, fotografía aérea y fotografías de la población.

En cada uno de los doce individuos se seleccionó una hoja completamente formada y se le realizó un corte a 3 cm de la base. Los 12 cortes foliares por población fueron dispuestos en papel milimétrico y fotografiados (ver Fig. 5). Posteriormente, las imágenes fueron analizadas con el procesador de imagen ImageJ con el objetivo de determinar la longitud de cada uno de los lados resultantes del corte foliar.

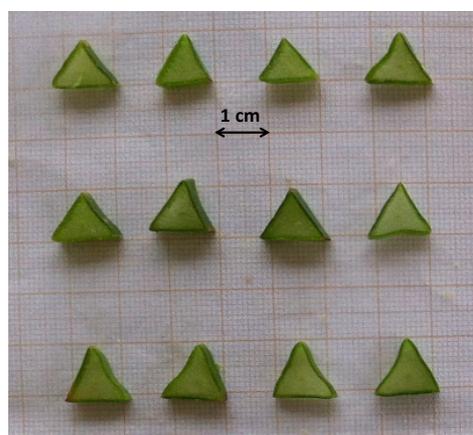
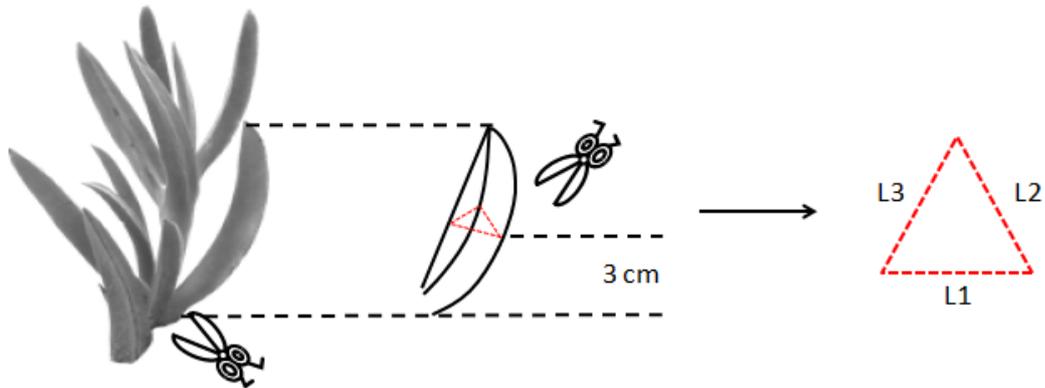


Figura 5. Imagen mostrando los cortes foliares con sección triangular de la población de Lagos (Portugal).

A partir de los cortes foliares, y para cada una de las poblaciones, se calculó un índice de equilateralidad (IE), determinado como el cociente entre la longitud del lado más corto (L_{\min}) y la longitud del lado más largo (L_{\max}). Así, los valores más próximos a 1 obtenidos con este IE denotaban hojas más equiláteras (ver Fig. 6) Este protocolo fue repetido en cada una de las 26 poblaciones muestreadas.



$$\text{Índice de equilateralidad (IE)} = \text{lado más corto (L}_{\min}) / \text{lado más largo (L}_{\max})$$

Figura 6. Esquema del proceso utilizado para el cálculo del índice de equilateralidad (IE) empleado en el estudio.

Tratamiento estadístico

Previamente, y para los datos de IE, se comprobó la normalidad mediante el test de Kolmogórov-Smirnov y la homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene. Los datos no cumplieron los requisitos de homogeneidad de varianza necesario para la aplicación de test paramétricos, y las transformaciones posteriores (log, ln, $1/X$, X^3 raíz cuadrada) no consiguieron mejorar este criterio. Por lo tanto, los datos fueron analizados mediante test no paramétricos.

Las diferencias en función del color de la flor (amarilla o magenta) y el hábitat ocupado (duna costera o costa rocosa) en IE fueron analizados separadamente mediante el test de Kruskal-Wallis.

El nivel de significación aceptado fue $p\text{-valor} < 0.05$. Los datos fueron analizados con el programa estadístico IBM SPSS Statistic 19.0 (IBM Corporation, Armonk, NY, EEUU).

RESULTADOS

Las 26 poblaciones muestreadas se correspondieron con 6 poblaciones de flor amarilla en duna costera, 6 poblaciones de flor magenta en costa rocosa, 7 poblaciones de flor amarilla en duna costera y 7 poblaciones de flor magenta en costa rocosa.

Los resultados mostraron un efecto significativo del color de la flor en el índice de equilateralidad (IE) empleado. En este sentido los individuos con flores amarillas tuvieron hojas significativamente más equiláteras que los individuos procedentes de poblaciones con flores magenta (test de Kruskal–Wallis: $\chi^2 = 56.644$, *d.f.* 1, $P < 0.001$) (ver Fig. 7). Por el contrario, los resultados no mostraron diferencias en el IE entre las poblaciones provenientes de duna costera y las poblaciones de costa rocosa. Aunque las poblaciones de duna costera presentan hojas más equiláteras que las poblaciones de costa rocosa, las diferencias no fueron estadísticamente significativas (test de Kruskal–Wallis: $\chi^2 = 3.554$, *d.f.* 1, $P = 0.059$) (ver Fig. 7).

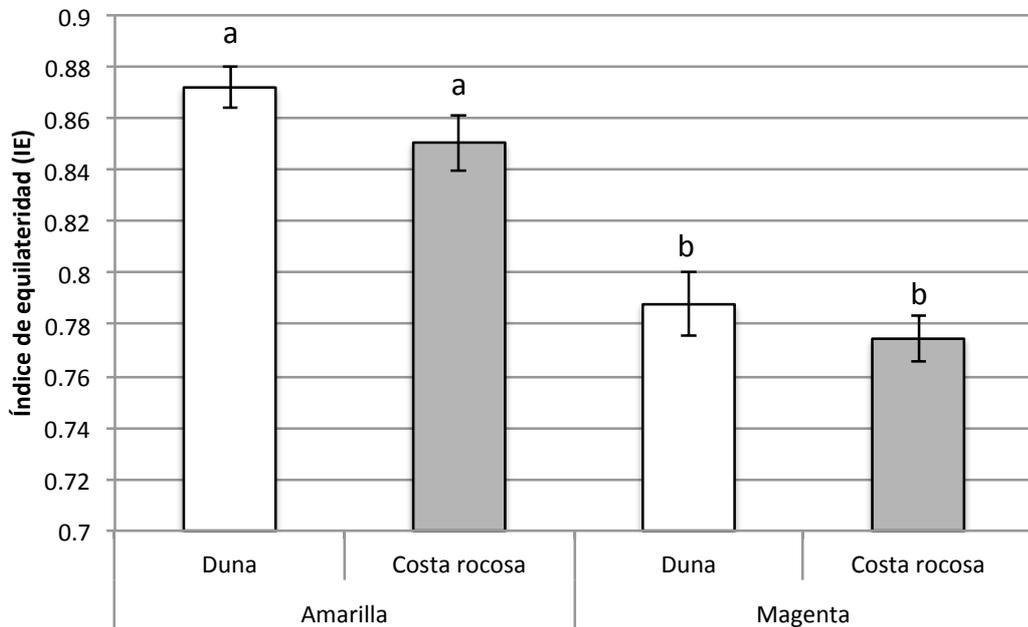


Figura 7. Media \pm error estándar de los valores obtenidos para el índice de equilateralidad (IE) para individuos de flor amarilla e individuos de flor magenta creciendo en duna costera y costa rocosa. Barras con distintas letras indican diferencias significativas entre los tratamientos (test de Kruskal–Wallis, *p*-valor < 0.05)

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo apuntan a la presencia de dos especies de *Carpobrotus* (*C. edulis* y *C. acinaciformis*) en la fachada atlántica de la Península Ibérica. Aunque estudios previos señalaban la existencia únicamente de *C. edulis* en el sur de Europa (Akeroyd y Preston, 1990, 1993), estudios más recientes señalan la presencia de ambas especies (*C. edulis* y *C. acinaciformis*) en la cuenca del Mediterráneo (Suehs et al., 2004). En este sentido Suehs et al. (2004) proponían que la morfología foliar podría utilizarse como criterio taxonómico para diferenciar ambas especies, poseyendo *C. edulis* hojas más equiláteras en su corte transversal. En el caso de Galicia (Fagúndez y Barrada, 2007) y Portugal (Marchante et al., 2014) se recoge la existencia de una única especie de *Carpobrotus*, concretamente *C. edulis*. Sin embargo, los resultados de nuestro trabajo muestran que, siguiendo los criterios taxonómicos de Suehs et al. (2004), tanto *C. edulis* y *C. acinaciformis* podrían estar presentes en la fachada atlántica de la Península Ibérica, colonizando tanto duna costera como en costa rocosa.

Por otra parte, los resultados de este trabajo recogen la primera asociación entre color de flor y forma foliar, lo que puede contribuir a la caracterización morfológica de ambas especies. En este sentido, nuestros resultados muestran una clara asociación entre las poblaciones con flor amarilla y una morfología foliar más equilátera. Aunque trabajos previos señalaban la posibilidad de que *C. edulis* pudiera producir tanto flores amarillas como magenta (Akeroyd y Preston 1990, 1993; Fagúndez y Barrada, 2007; Marchante et al. 2014), nuestro trabajo muestra que aquellos individuos con hojas más equiláteras (y por lo tanto asociados con *C. edulis* según Suehs et al., 2004) tendrían flores de color amarillo, mientras que aquellos individuos de hoja menos equilátera (y por lo tanto asociados con *C. acinaciformis* según Suehs et al., 2004) tendrían flor magenta. Este resultado apoyaría la propuesta de Wisura y Glen (1993) de que *C. edulis* es el único taxón del género con flores amarillas, mientras que *C. acinaciformis* presenta flores magenta.

En conclusión, nuestro trabajo apunta a la existencia de dos especies de *Carpobrotus*, *C. edulis* y *C. acinaciformis*, en la costa atlántica de la Península Ibérica, ambas especies exóticas procedentes de la región del Cabo (Sudáfrica). Además, este trabajo aporta herramientas que posibilitan la diferenciación entre estas dos especies, lo cual puede tener consecuencias importantes para su gestión ya que algunos autores han señalado a *C. edulis* como un invasor más agresivo que *C. acinaciformis* en el sur de Europa (Lambinon, 1995; Suehs et al., 2001).

Trabajos futuros deberán determinar si esta diferenciación morfológica (color de flor y grado de equilateralidad de la hojas) entre *C. edulis* y *C. acinaciformis* se ve acompañado por una diferenciación a nivel fisiológico. En este sentido, un estudio reciente muestra que algunas características asociadas al crecimiento clonal de *C. edulis* difiere entre poblaciones ocupando ambientes dunares y poblaciones de costa rocosa (Roiloa et al., 2014; 2015).

In conclusion, our experiment point out the existence of two *Carpobrotus* species, *C. edulis* and *C. acinaciformis* in the Atlantic coast of the Iberian Peninsula, both exotic species from the Cape region (South Africa). In addition, this work give the tools to differentiate between both species, which could have important implication for their management, as several authors have pointed out to *C. edulis* as a more aggressive invader than *C. acinaciformis* in southern Europe (Lambinon 1995; Suehs et al, 2001). Future works should determine whether this morphological differentiation (flower color and equilaterality of leaves) from *C. edulis* and *C. acinaciformis* is accompanied by differentiation in physiological traits. In this sense, a recent study shows that some characteristics associated with clonal growth of *C. edulis* differs between populations occupying dune environments and populations from rocky coast (Roiloa et al, 2014; 2015).

3. BIBLIOGRAFÍA

- Akeroyd, J. R. y Preston, C. D. (1990). Notes on some Aizoaceae naturalized in Europe. *Botanical Journal of the Linnean Society* **103**: 197–200.
- Akeroyd, J. R. y Preston, C. D. (1993). *Carpobrotus* N.E. Br. In: Tutin, T. G., Burges, N. A., Chater, A. O., Edmonson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. y Webb, D. A. (eds.) *Flora Europaea* Volume 1: Psilotaceae to Platanaceae. Cambridge University Press, Cambridge: 135.
- Castaño, I., González, J. A. C., Puente, F. M., Álvarez, P. C. y Alba, A. M. (2007). Plantas alóctonas invasoras en el Principado de Asturias. Consejería de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio e Infraestructuras y Obra Social “la Caixa”.
- Comisión Europea (2014). *Especies exóticas invasoras, la respuesta de la Unión Europea*.
- D’Antonio, C. M. y Mahall, B. E. (1991). Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany* **78**: 885 – 894.
- Fagúndez, J. y 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.
- Hulme, P. E., Pysek, P., Nentwig, W. y Vilà, M. (2009). Will threat of biological invasions unite the European Union?. *Science* **324**: 40-41.
- Lambinon, J. (1995). *Carpobrotus edulis* (L.) N. E. Br and *C. acinaciformis* (L.) L. Bulus. In: Jeanmonod, D. y Burdet, H. M. (eds.) *Notes et contributions à la flore Corse XI, Candollea* **50**: 564–565.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. y Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**: 689–710.
- Marchante, H., Morais, M., Freitas, H. y Marchante, E. (2014). *Guia práctico para a identificação de Plantas Invasoras em Portugal*. Imprensa da Universidade de Coimbra, Coimbra: 207.
- Moragues, E. (2005). *Flora alóctona de las Islas Baleares. Ecología de dos especies invasoras: *Carpobrotus edulis* & *Carpobrotus* aff. *acinaciformis**. Tesis Doctoral, Universidad de las Islas Baleares, España.

- 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.
- Roiloa, S. R., Rodríguez-Echeverría, S., López-Otero, A., Retuerto, R. y Freitas, H. (2014). 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, S. R., Campoy, J. G. y Retuerto, R. (2015). Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas* **24**: 76-83.
- Strayer, D. L. (2012). Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **15**: 1199 – 1210.
- Suehs, C. M., Médail, F. y Affre, L. (2001). Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats. In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. y Wade, M. (eds.) *Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management*. Backhuys Publishers, Leiden: 145–158.
- Suehs, C. M., Affre, L. y Médail, F. (2004). Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity* **92**: 31-40.
- Traveset, A., Moragues, E. y 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.
- Vilà, M., Siamantziouras, A. K. D., Brundu, G., Camarda, I., Lambdon, P., Médail, F., Moragues, E., et al. (2008). Widespread resistance of Mediterranean island ecosystems to the establishment of three alien species. *Diversity & Distributions* **14**: 839-851.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L. y Westbrooks, R. (1996). Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist* **84**: 468-78.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubrow, J., Phillips, A. y Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* **48**: 607-615.
- Wisura, W. y Glen, H. F. (1993). The South African species of *Carpobrotus* (Mesembryanthema–Aizoaceae). *Contr Bolus Herb* **15**: 76-107.