

Grado en Biología

Memoria del Trabajo 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***



Emma Martínez Suárez

Septiembre, 2016

Tutor(es) Académico: Sergio Rodríguez Roiloa



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

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. EMMA MARTÍNEZ SUÁREZ** 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 8 de septiembre de 2016.

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>



ÍNDICE

RESUMEN/ RESUMO/ ABSTRACT

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Definiciones.....	1
1.2 Proceso invasor.....	2
1.3 Impactos.....	3
1.4 Plasticidad y clonalidad en el proceso invasor.....	4
1.5 Objetivos.....	4
2. MATERIAL Y MÉTODOS	5
Especie de estudio.....	5
Materia vegetal.....	6
Diseño experimental.....	6
Medidas.....	8
Tratamiento estadístico.....	9
2.1 RESULTADOS.....	9
2.2 DISCUSIÓN.....	12
2.3 CONCLUSIONES/CONSLUSIÓN/CONCLUSIONS.....	13
3. BIBLIOGRAFÍA	16

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

Martínez Suárez, Emma
Facultad de Ciencias, Universidade da Coruña
15071, A Coruña

RESUMEN

Las invasiones biológicas suponen, tras la destrucción de los hábitats, el segundo problema ambiental por orden de magnitud que afecta a la conservación de la biodiversidad a escala global. El establecimiento de especies exóticas modifica la estabilidad de comunidades y ecosistemas, provocando el desplazamiento de las especies nativas y la pérdida de biodiversidad. En este trabajo se estudia el papel de la plasticidad fenotípica y el de la integración clonal en los procesos de invasiones vegetales. Se compara diferentes poblaciones del área nativa y del área invadida de *Carpobrotus edulis*, sometiéndolas a diferentes niveles de luz. Los resultados muestran que *C.edulis* es una especie plástica y la importancia que tienen los estolones como reservorio de recursos. Estas características podrían permitir a las plantas clonales competir de manera exitosa en un amplio abanico de hábitats, e incluso sobrevivir y colonizar áreas que pueden resultar letales.

RESUMO

As invasións biolóxicas supoñen trala destrucción dos hábitats, o segundo problema ambiental por orde de magnitude que afecta á conservación da biodiversidade a escala global. O establecemento das especies exóticas modifica a estabilidade das comunidades e ecosistemas, provocando o desplazamento das especies nativas e a perda da biodiversidade. Neste traballo estudase o papel da plasticidade fenotípica e o da integración clonal nos procesos das invasións vexetales. Comparanse diferentes poboacións da área nativa e da área invadida de *Carpobrotus edulis*, sometendoas a diferentes niveis de luz. Os resultados amosan que *C.edulis* é unha especie plástica e a importancia que teñen os estolóns como reservorio de recursos. Estas características permitelles as plantas clonais competir dun xeito exitoso nun amplo abanico de hábitats, e incluso sobrevivir e colonizar áreas que poden resultar letais.

ABSTRACT

Biological invasions represents, after the destruction of habitats, the second environmental problem affecting the conservation of biodiversity on a global scale. The establishment of alien species modifies the stability of communities and ecosystems, displacing native species and loss of biodiversity. In this research we study the role of phenotypic plasticity and clonal integration in the process of plant invasions. We compare different populations fomr native and invaded area of *Carpobrotus edulis*, grwoing under to different levels of light. The results showed a plastic respnse of *C.edulis* and the importance of stolons as reservoir of resources. These traits allows clonal plants to compete successfully in a wide range of habitats, and even survive and colonize areas that can be lethal.

PALABRAS CLAVE: *Carpobrotus edulis*, crecimiento clonal, plasticidad fenotípica, estrés lumínico, invasiones biológicas, estolón.

1. INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas suponen, tras la destrucción de los hábitats, el segundo problema ambiental por orden de magnitud que afecta a la conservación de la biodiversidad a escala global (Sanz Elorza *et al.*, 2004). Las invasiones biológicas se producen cuando especies que son introducidas de forma intencionada o accidentalmente por el ser humano en un nuevo territorio, se establecen en él y dan lugar a un incremento incontrolado de sus poblaciones (Richardson *et al.* 2000). El establecimiento de especies exóticas modifica la estabilidad y el funcionamiento de las poblaciones, comunidades y ecosistemas al provocar el desplazamiento de las especies nativas y en consecuencia promueve la pérdida de biodiversidad (Mack *et al.*, 2000).

En las últimas décadas el riesgo producido por las invasiones se ha visto aumentado de manera dramática debido al crecimiento poblacional humano, la intensificación del comercio y el turismo, y en general por la globalización (Vilà *et al.*, 2008; Fagúndez y Barrada, 2007; Pimentel *et al.*, 2005).

Respecto a la situación de las invasiones biológicas en Galicia, el porcentaje de especies introducidas puede llegar a representar entre un 15 y un 20% de nuestra flora (Pérez y Bouzó, 2004). Los sistemas dunares, de playa y márgenes de marismas suponen hábitats donde la incidencia de plantas invasoras es elevado, y entre las especies invasoras con mayor presencia en Galicia se encuentran *Carpobrotus edulis* o *Cortaderia Selloana*, entre otras (Fagúndez y Barrada, 2007).

1.1 Definiciones

- Las **especies autóctonas** (o especies nativas) son aquellas plantas que son nativas o indígenas de un determinado territorio y que, por tanto, se encuentran en su área de distribución natural, sin necesidad de intervención humana (Castaño *et al.*, 2007).
- En contraposición estarían las **especies alóctonas** (o especies no nativas), son aquellas especies que se desarrollan fuera de su área de distribución natural gracias a la intervención humana, intencionada o accidental. Entre las plantas alóctonas de un territorio se incluyen tanto:
 - Las **especies naturalizadas**, son aquellas que, siendo alóctonas, crecen y se propagan de forma espontánea sin necesidad de la intervención humana (Castaño *et al.*, 2007)
 - Como las **cultivadas**, que son aquellas plantas que perviven en un territorio como consecuencia de su cultivo por parte del hombre (Castaño *et al.*, 2007).
- Se denominan **plantas invasoras** a aquellas plantas naturalizadas que se propagan de forma autónoma en hábitats naturales o seminaturales, provocando cambios en la estructura, composición o funcionamiento de los ecosistemas. Para que esto ocurra las plantas han de presentar una serie de características, las cuales le aportan ese carácter invasor. Tales como, una alta tasa de crecimiento y reproducción, una elevada flexibilidad y plasticidad

fenotípica, alta capacidad de hibridación, mecanismos de dispersión efectivos, producción de semillas longevas, escasez de enemigos naturales, producción de sustancias alelopáticas, etc. (Castaño *et al.*, 2007).

1.2 Proceso invasor

Tras la introducción de una especie en un área natural que no es la suya, lo más normal es que no progrese, ya que probablemente no estará adaptada a las condiciones físicas y bióticas con las que se encuentre en su nuevo hábitat. Sólo una pequeña parte de las plantas introducidas logra naturalizarse y de estas sólo una pequeña parte llega a manifestarse como invasora (Díaz, 2009).

El proceso invasor consta de tres fases: (i) Naturalización, (ii) Incremento del tamaño poblacional, (iii) Estabilización. El proceso se inicia tras la introducción de la especie alóctona en el nuevo territorio, estableciéndose en él y naturalizándose (primera fase), en la cual, la especie introducida es capaz de instalarse y reproducirse de manera natural con éxito. Para ello, tiene que ser capaz de vencer las barreras bióticas (polinización, fecundación, supervivencia a depredadores, etc.) o físicas (clima, suelo, orografía). Pero no todas las plantas que se naturalizan en un territorio llegan a tener un comportamiento invasor. De hecho, solamente una pequeña proporción logran manifestar dicho comportamiento (Castaño *et al.*, 2007). Algunos autores apoyan la denominada “regla del diez”, que viene a decir que una de cada diez especies introducidas se naturaliza y una de cada diez especies naturalizada se vuelve invasora (Williamson, 1996).

Para que una planta se considere invasora ha de incrementar su presencia en un determinado territorio, esta es la segunda fase. Además, debe de producir nuevas poblaciones alejadas tanto en el espacio como en el tiempo a partir de la original, proceso que no es inmediato sino que lleva consigo un retraso que varía en función de las características de la especie y del ecosistema. Finalmente, las poblaciones han de estabilizarse en un territorio dado ya que esta explosión demográfica no puede ser mantenida por mucho tiempo (Díaz R., 2009).

A nivel mundial, los ecosistemas insulares se consideran más vulnerables a las invasiones que los ecosistemas continentales, ya que reciben mayor número y densidad de especies exóticas que las comunidades de la parte continental. Por ejemplo, el número de plantas exóticas naturalizadas registradas en las islas oceánicas es casi el doble de los registrados en los parches de tamaño similar en el continente con aproximadamente el mismo número de especies nativas (Rojas-Sandoval y Acevedo-Rodríguez., 2015).

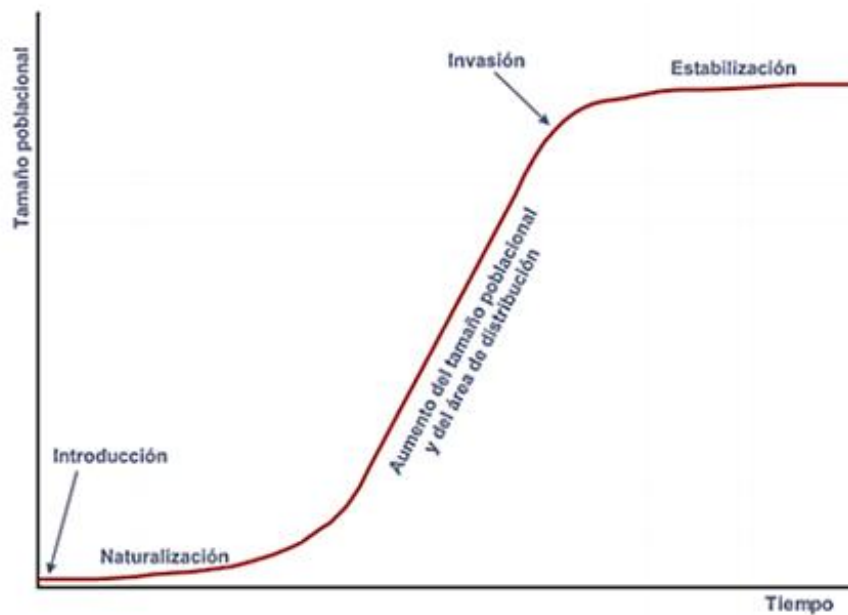


Figura 1: Fases del proceso de invasión (modificado de Castaño *et al.*, 2007).

1.3 Impactos

La introducción de especies invasoras puede traer consigo una serie de impactos, principalmente de carácter económico y ambiental. La presencia de estas especies supone un problema sobre los **ecosistemas**, ya que puede afectar a las condiciones ambientales (insolación, cantidad y riqueza de humus en el suelo y oxigenación), a la cadena trófica y a los ciclos de nutrientes (Díaz R., 2009).

También implican un impacto en la **flora autóctona**. Este efecto negativo se produce como resultado de la competencia de los diversos recursos, aunque existen otros problemas asociados a cambios en las condiciones del hábitat: alteraciones en el ciclo hidrológico, la nitrificación o efectos indirectos sobre ciclos de perturbación, como el caso de los incendios (Fagúndez y Barrada, 2007).

Existen efectos que pueden afectar a la **salud humana**, aunque este efecto no es exclusivo de las plantas invasoras. Por lo general, dichos daños están provocados por las características tóxicas que presentan algunas especies de plantas, lo que lleva a envenenamientos accidentales por la ingestión de partes de la planta o de sus derivados (Díaz R., 2009).

En cuanto al impacto **económico**, está directamente relacionado con algunos de los efectos mencionados con anterioridad. Las plantas invasoras suponen daños y perjuicios económicos, que no son exclusivos del sector primario, sino que repercuten

en toda la sociedad. En Europa se estimó que los costes de las invasiones biológicas alcanzaron, al menos 12,7 billones de euros anuales, y sólo en España ha costado un total de 50,487.637 € en, aproximadamente, los últimos 10 años. (Castaño *et al.*, 2007; Novoa *et al.*, 2013; Andreu y Vilá, 2007).

1.4 Plasticidad y clonalidad en el proceso invasor

Durante las últimas décadas los científicos han intentado explicar las causas que provocan el éxito de las especies invasoras, y parece haber consenso en que serían varias las características que convierten a las especies en invasores agresivos. Entre estas características se encontraría la capacidad de las plantas para reproducirse clonalmente. El hecho de que muchas especies invasoras muestren este crecimiento apoya dicha hipótesis (Roiloa *et al.*, 2015). El **crecimiento clonal** se caracteriza por la producción de un número indeterminado de descendientes (denominados rametos), los cuales son genéticamente idénticos que se disponen en posiciones terminales o en nodos, sobre tallos modificados que crecen en superficie (estolones) o bajo la superficie del suelo (rizomas) (Price y Marshall, 1999). Este tipo de crecimiento permite a las plantas clonales expandirse de manera muy eficiente y colonizar el área que las rodea.

Uno de los principales atributos asociados a las plantas clonales es la capacidad para la **integración fisiológica** que permite, a través de las conexiones de estolón o rizoma, el transporte de recursos (agua, nutrientes y fotoasimilados) entre los distintos miembros del sistema clonal, favoreciendo así la colonización de una amplia gama de hábitats (Roiloa *et al.*, 2015).

Por otra parte, se podría sugerir que las especies invasoras tienen una especial capacidad para aclimatarse a las condiciones ambientales nuevas de los hábitats que están ocupando. Esta capacidad de aclimatación se debe a una elevada capacidad de **plasticidad fenotípica**, es decir a la capacidad de que un determinado genotipo dé lugar a fenotipos muy distintos en respuesta al ambiente, esto es, el fenotipo puede variar en el tiempo en respuesta a las oscilaciones ambientales (Castro-Díez *et al.*, 2004). Cuánto más plástica sea la planta, mayor será su capacidad de adaptarse a un nuevo ambiente (Keser *et al.*, 2014). Cuando hablamos de carácter plástico en las plantas, nos referimos a la capacidad que tienen sus órganos de adaptarse rápidamente a los cambios del medio que le rodean, y que por lo tanto podrían favorecer la instalación de las especies invasoras en sus nuevos ambientes.

1.5 Objetivos

En este estudio utilizaremos como modelo a la especie clonal *Carpobrotus edulis*, una de las principales especies invasoras que amenaza a los ecosistemas costeros de todos los biomas mediterráneos del planeta.

- I. Determinar la existencia de plasticidad fenotípica en la biomasa proporcional destinada a la producción de raíz bajo diferentes niveles de luz.
- II. Estudiar el papel del estolón como reservorio de recursos, determinando si estolones de distinta longitud están asociados con distinta cantidad de recursos almacenados, y por lo tanto reportan diferentes beneficios al crecimiento de clones.
- III. Comprobar si existen diferencias entre la plasticidad fenotípica y el papel de los estolones como reservorio de nutrientes entre las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica) de nuestra especie modelo, que pudieran ser indicativos de una adaptación durante el proceso de invasión.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Carpobrotus edulis (L.) N.E.Br. (Arizoaceae) comúnmente conocida como “Uña de gato” o “Herba do Coitelo” (ver Fig 2.), es una planta nativa de Sudáfrica (región del Cabo), donde vive de manera natural entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud (Sanz-Elorza *et al.*, 2004).



Figura 2: Reproducción de lámina de *Carpobrotus edulis*. “Curtis’s Botanical Magazine” (Londres 1918).

Es una planta herbácea, perenne y clonal. Presenta hojas de sección triangular, alargadas y curvas, que pueden llegar a medir hasta 13 cm. Las flores son amarillas llegando a medir 10 cm de diámetro (Fagúndez y Barrada, 2007). Presenta un ovario

ífero. Fruto carnoso o pulposo, indehisciente y sin valvas, con 10-16 lóculos. Semillas obovoideas, ligeramente comprimidas.

Su crecimiento clonal le permite formar un tapiz continuo que recubre el sustrato provocando la modificación de las condiciones de luz y nutrientes. Este hecho le facilitó el poder ocupar de manera efectiva extensas áreas de los ecosistemas dunares costeros, lo que conduce a la pérdida de especies nativas y cambios irreversibles sobre el sustrato (Novoa y González, 2014).

En Galicia está distribuida por toda la zona costera. Ocupando comunidades psamófilas costeras y comunidades casmofíticas de acantilados. Por ello, zonas como Pontevedra, Coruña, Rías Bajas y Ferrol son altamente vulnerables a este tipo de vegetación (Fagúndez y Barrada, 2007).

Material vegetal

Para realizar el experimento se tomaron un total de 40 individuos de *Carpobrotus edulis*, 20 procedentes de su área nativa (Región den Cabo, Sudáfrica) y los otros 20 individuos fueron recogidos de diferentes áreas invadidas (Península Ibérica: Galicia y Portugal). Las plantas fueron recogidas en Enero de 2015 directamente de los sistemas dunares por el profesor del Área de Ecología Sergio Roiloa (ver tabla 1), posteriormente fueron llevadas a la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña donde permanecieron en condiciones de jardín común.

Tabla 1. Puntos de muestreo de *C. edulis* (ES: España; PT: Portugal).

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

Diseño experimental

El experimento que se llevó a cabo consistió en un diseño cruzado con tres factores: "origen", "estolón" y "luz". El factor origen consistió en dos niveles: área nativa (Sudáfrica), y área invadida (Península Ibérica). En el área nativa los individuos fueron recogidos de cuatro poblaciones diferentes en la Región del Cabo (Sudáfrica), mientras que los individuos del área invadida fueron recogidos de cuatro poblaciones

muestreada de la Península Ibérica (Portugal y España). El factor luz también presento dos niveles: luz y sombra. En el tratamiento de luz las plantas crecieron bajo tubos fluorescentes, mientras que en el tratamiento de sombra las plantas fueron emplazadas bajo una malla que redujo en un 90% la intensidad lumínica de esos mismos tubos fluorescentes (Ver Fig. 3). El factor estolón incluyó dos niveles: estolón largo y corto, presentando una media y un error de: estolón corto (Media \pm Error: 3.3 ± 0.761) y estolón largo (Media \pm Error: 6.074 ± 0.72) (Ver Fig. 4). Un test estadístico preliminar mostró que no existían diferencias significativas en biomasa fresca inicial entre el tratamiento de estolón corto y largo, pero si en la longitud del estolón. Cada tratamiento se replicó 5 veces (n=5).



Figura 3: Malla usada para disminuir la cantidad de luz que llegaba a las plantas (Foto: E. Martínez).



Figura 4: Imagen que muestra la diferencia de estolón. A la izquierda se muestra un individuo con estolón largo y a la derecha un individuo con estolón corto.

Se seleccionaron los individuos del stock disponible de material vegetal según su similitud de tamaño, y fueron trasplantados, sin raíces, a macetas individuales, con una proporción 1:1 de arena y turba comercial (Ver Fig. 5). Una vez situadas en sus macetas correspondientes fueron llevadas a un área experimental de la Facultad de Ciencias da Universidade da Coruña durante un periodo de 5 semanas, con la finalidad de que se iniciase la producción de raíces. Una vez formadas las raíces, las plantas fueron depositadas en una cámara de crecimiento del Área de Ecología de la Facultad de Ciencias donde permanecieron hasta el final del experimento, alrededor de unas 4 semanas, con una temperatura constante de 21°C. Durante este periodo

las plantas recibieron en todo momento el aporte de agua necesaria para mantenerse con vida y manteniendo un sustrato húmedo. El experimento finalizó el 16 de febrero de 2016.



Figura 5: Mezcla donde se plantaron los individuos de *Carpobrotus edulis* de la Península Ibérica y Sudáfrica (Foto: E. Martínez).

Medidas

Tras finalizar el experimento todas las plantas fueron cosechadas. Ello consistió en lavar de manera cuidadosa las raíces con la finalidad de eliminar la turba y la arena de cada individuo. Posteriormente cada individuo fue separado en parte aérea (incluyendo hojas y estolón) y parte subterránea (raíces). Las diferentes partes del individuo fueron introducidas en una estufa a 80°C durante 48 horas para su secado. Finalmente, fueron pesadas en una balanza de precisión obteniéndose el peso seco de la parte aérea y la parte subterránea. El peso seco final se calculó como la suma de la biomasa de la raíz + la biomasa aérea. La proporción de biomasa destinada a producir las raíces fue calculada para cada uno de los individuos como la relación de biomasa raíz/biomasa aérea (RSR: root/shoot ratio).



Figura 6: Ejemplares de *C. edulis* Sudafricano y de la Península Ibérica tras la cosecha donde se puede observar el desarrollo radicular de las plantas (Foto: I. Louzán)

Tratamiento estadístico

Todos los datos obtenidos tuvieron que ser analizados para comprobar que se cumpliesen los requisitos de homogeneidad de la varianza y normalidad de los test paramétricos. Como los datos se ajustaron a dichos requerimientos no fueron necesarias transformaciones. Los datos fueron analizados mediante análisis de varianza (ANOVA) de tres vías, siendo “origen”, “estolón” y “luz” los factores principales, y las variables de estudio: biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (biomasa raíz/ biomasa aérea: RSR). Tres del total de las cuarenta plantas murieron durante el experimento, por ello, no fueron incluidas en los análisis, hecho que se ve reflejado en los grados de libertad de los test. Para el análisis estadístico de los datos se usó el programa IBM SPSS Statistic 19.0 (IBM Corporation, Armonk, NY, EEUU). El nivel de significación aceptado fue el de un p-valor < 0,05.

2.1 RESULTADOS

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

Los resultados mostraron un efecto significativo en cuanto a la biomasa proporcional destinada a la raíz (RSR), en función de si las plantas estaban sometidas a una elevada o baja presencia de luz. Así, los ejemplares que estaban en condiciones de sombra disminuyeron significativamente la proporción de biomasa destinada a la formación de las raíces (RSR) en comparación a los ejemplares que estaban en condiciones de luz, o lo que es lo mismo, la reducción de la luz provocó un incremento de la proporción de biomasa destinada a producir hojas (ver Fig. 7 y Tabla 2).

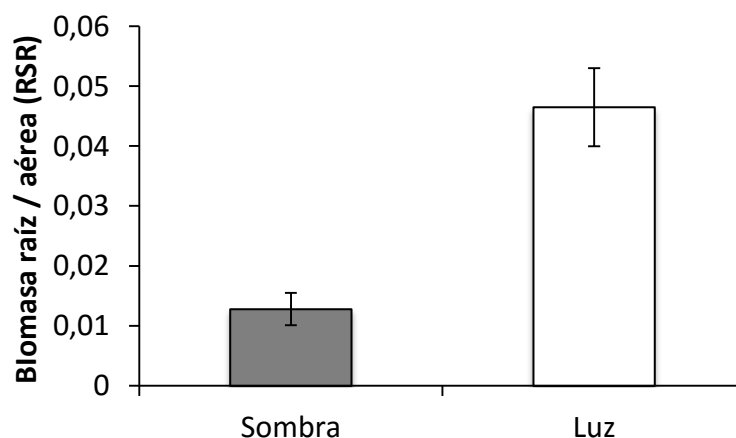


Fig 7. Media (+SE) de la biomasa proporcional destinada a la formación de la raíz para los tratamientos de sombra y luz.

De manera interesante los resultados mostraron un efecto interactivo de los tratamientos de estolón x luz. Así, tanto en el caso de los ejemplares con estolón largo como aquellos que presentan estolón corto, se observa una disminución de la biomasa proporcional destinada a las raíces (RSR) en el tratamiento de sombra (ausencia de luz), sin embargo esta reducción de RSR fue significativamente más intensa en el tratamiento de estolón corto (ver Fig. 8 y Tabla 2).

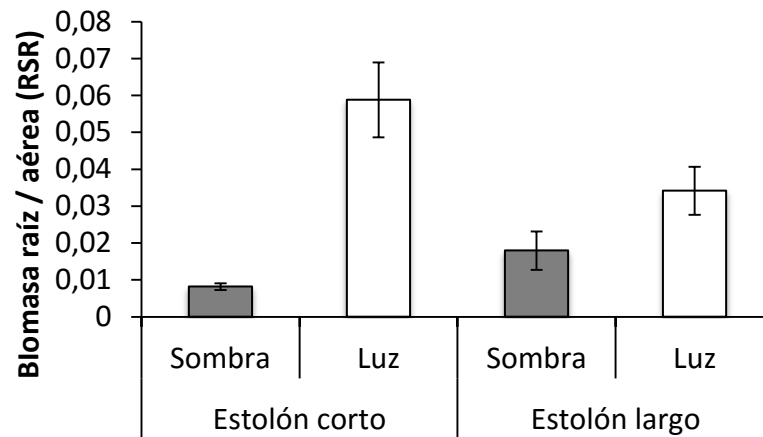


Fig 8. Media (+SE) de la proporción de biomasa destinada a la raíz (RSR) en función de los tratamientos de estolón corto y largo y nivel de luminosidad.

Por otra parte, las plantas procedentes del área nativa (Sudáfrica) y las plantas procedentes del área invadida (Península Ibérica) mostraron una disminución de la biomasa proporcional destinada a la producción de raíces en el tratamiento de sombra (ausencia de luz) (ver Fig. 9), siendo este efecto más marcado en las poblaciones del área invadida (Península Ibérica). Sin embargo, estas diferencias no fueron suficientes para que el test las detectara como estadísticamente significativas (ver Tabla 2).

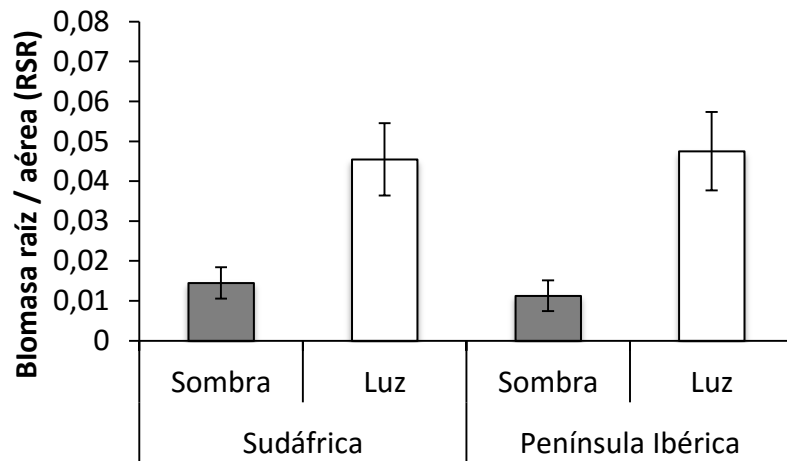


Fig 9. Media (+SE) de la proporción de biomasa destinada a la producción de la raíz (RSR) en función del tratamiento de disponibilidad de luz alta o baja para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica).

Biomasa total

En cuanto a la biomasa total, los análisis estadísticos mostraron que no fue afectada de manera significativa por ninguno de los factores ni sus interacciones (Ver Tabla 2 y Fig 10). En general, los individuos que estaban sometidos a unas condiciones de sombra disminuyeron la cantidad de biomasa total, y este efecto fue especialmente claro en el tratamiento de estolón corto, sin embargo no suficiente para detectar diferencias estadísticamente significativas (ver Tabla 2):

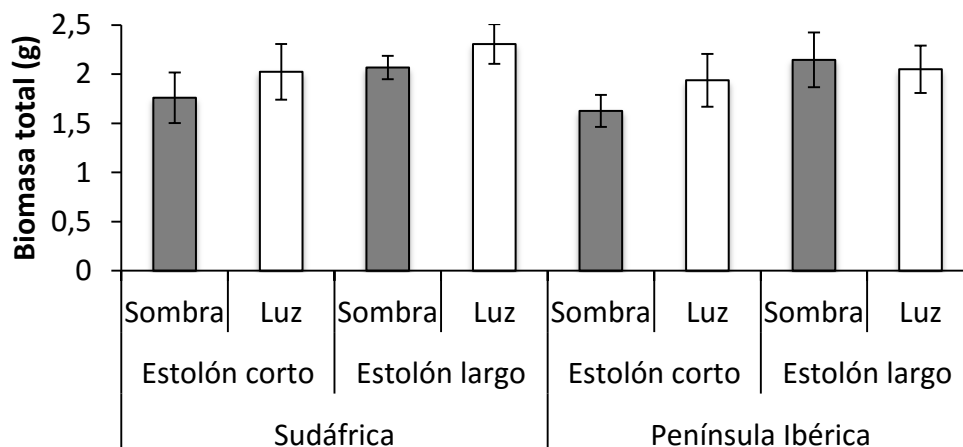


Fig 10. Media (+SE) de la biomasa total en función de los tratamiento de luminosidad alta y baja, estolón corto y largo y para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica)

Tabla 2: Resultado del análisis ANOVA de tres vías para la biomasa total y la proporción de biomasa destinada a la formación de la raíz (RSR), con nivel de luminosidad, longitud de estolón y origen como factores principales. Diferencias significativas ($P < 0.05$) en negrita.

Efectos	Biomasa total			Biomasa raíz/ aérea (RSR)		
	g.l	F	P	g.l	F	P
Luz	1	1.151	0.292	1	21.295	<0.001
Origen	1	0.354	0.557	1	0.004	0.952
Estolón	1	3.316	0.079	1	1.039	0.316
Luz x origen	1	0.181	0.673	1	0.117	0.735
Luz x estolón	1	0.416	0.524	1	5.665	0.024
Origen x estolón	1	0.004	0.951	1	0.209	0.651
Luz x origen x estolón	1	0.324	0.574	1	1.111	0.301
Error	29			29		

2.2 DISCUSIÓN

Los resultados apoyaron la primera hipótesis de una respuesta plástica a los diferentes niveles de disponibilidad lumínica. Las plantas sometidas a condiciones de sombra disminuyeron significativamente la proporción de biomasa destinada a la formación de las raíces, o lo que es lo mismo incrementaron la producción proporcional de biomasa destinada a producir hojas. Esta respuesta a la sombra puede ser interpretada como una especialización para adquirir el recurso más escaso, y coincide con la teoría clásica de asignación de recursos la cual sugiere que la biomasa de las plantas se asigna al órgano que adquiere el recurso más limitante (McCarthy y Enquist, 2007). Esta respuesta plástica que encontramos permite a los clones de *C. edulis* a adaptarse a distintas condiciones de luz, y le podría conferir una ventaja a la hora de colonizar distintos ambientes, ya que podría amortiguar la escasez de un recurso mediante una mayor eficiencia en su adquisición.

La segunda hipótesis intentaba testar el papel del estolón como reservorio de recursos en la especie *C. edulis*. Basándonos en el hecho de que los estolones y rizomas de las plantas clonales pueden actuar como reservorio de recursos, que podrían ser movilizados en condiciones de estrés, y que existe una correlación positiva entre el tamaño del estolón y la cantidad de recursos almacenados en él (Dong *et al.*, 2010), predecimos un beneficio en términos de biomasa total en aquellos individuos que contaban con una mayor cantidad de recursos almacenados (tratamiento de estolón largo). Sin embargo, en contra de nuestra hipótesis, y aunque la biomasa total fue mayor en el tratamiento de estolón largo que en el de estolón corto, los test estadístico no mostraron estas diferencias como significativas. Muy interesantes fueron nuestros resultados mostrando un efecto significativo de la interacción luz x estolón para la biomasa proporcional destinada a raíces (RSR). Así el papel de la cantidad de recursos de reserva (determinado por el tratamiento de longitud del

estolón) en la plasticidad fenotípica (determinada por los cambios en la producción de raíces, RSR) fue significativamente distinto en función de la cantidad de luz. Lo que se observa es que la mayor cantidad de reservas en el estolón (estolón largo) permitió amortiguar la variabilidad ambiental de intensidad lumínica. Así, cuando la cantidad de reservas acumuladas es alta, la respuesta plástica fue suavizada, evidenciando que el papel del estolón como reservorio de recursos es importante a la hora de atenuar las respuestas debidas a la heterogeneidad del ambiente (ver Fig. 8).

Finalmente, la tercera hipótesis propuesta perseguía determinar la presencia de adaptación durante el proceso de invasión mediante la comparación en jardín común de poblaciones procedentes del área nativa y del área invadida. Parece lógico predecir que aquellos atributos que puedan representar un beneficio para las especie invasoras se vean intensificados durante la invasión, representando un proceso de evolución adaptativa (Roiloa *et al.* 2016). Sin embargo, nuestros resultados no mostraron diferencias en plasticidad ni en el papel de los estolones como reservorio de recursos entre las poblaciones del área nativa y las poblaciones del área invadida, descartando así, en este caso, la presencia de un proceso de selección positiva de estos atributos durante la invasión de *C.edulis*. A pesar de que no encontramos diferencias estadísticamente significativas, la plasticidad (entendida en este estudio como el cambio en la biomasa proporcional destinada a raíces en función del tratamiento de luz) fue ligeramente más marcada en las poblaciones del área invadida (ver Fig. 9), pudiendo apuntar hacia una tendencia en la cual la respuesta plástica haya sido positivamente seleccionada durante el proceso de invasión.

2.3 CONCLUSIONES

En este trabajo se demuestra la capacidad de plasticidad fenotípica en la planta invasora *C. edulis*. Los individuos de *C.edulis* son capaces de modificar la asignación de recursos a los diferentes órganos. De modo que, ante una situación de estrés como puede ser la escasez de luz (condición de sombra), las plantas son capaces de disminuir considerablemente la cantidad de biomasa destinada a la producción de las raíces, y aumentar la cantidad de biomasa destinada a las hojas con la finalidad de aprovechar la poca luz de la que disponen. También se demuestra la existencia de una relación entre la cantidad de recursos almacenados en el estolón (determinado por la longitud del estolón) y la plasticidad fenotípica (determinada por la producción de raíces) con la cantidad de luz. Así, las plantas con estolón largo (mayor cantidad de recurso) son capaces de atenuar las respuestas a esa variabilidad ambiental (nivel de luz). Todos estos atributos podrían contribuir a la rápida expansión de esta planta invasora.

CONCLUSIÓNS

Neste traballo demostrase a importancia da plasticidade fenotípica na planta invasora *C.edulis*. Os individuos de *C.edulis* son capaces de modificar a asignación de

recursos aos diferentes órganos. De modo que, fronte unha situación de estrés como pode ser a escaseza de luz (condición de sombra), as plantas son capaces de diminuír considerablemente a cantidade de biomasa destinada á produción das raíces, e aumentar a cantidade de biomasa destinada as follas coa finalidade de aproveitar a pouca luz da que dispoñen. Tamén se demostra a existencia dunha relación entre a cantidade de recursos almacenados no estolón (determinado pola lonxitude do estolón) e a plasticidade fenotípica (determinada pola produción de raíces) coa cantidade de luz. Así, as plantas con estolón longo (maior cantidade de recursos) son capaces de atenuar as respostas a esa variabilidade ambiental (nivel de luz). Todo elo contribue a facilitar a rápida colonización desta planta invasora.

CONCLUSIONS

In this study we demonstrate the capacity for phenotypic plasticity in invasive plant *C.edulis*. *C.edulis* modify the allocation of resources to different organs. In this sense, under low light conditions plants reduce the proportional biomass allocated to roots and increase the amount of biomass destined to produce leaves, in order to harvest the limiting resource. We also demonstrate the existence of a relationship between the amount of resources stocked in the stolons (determined by the length of the stolon) and phenotypic plasticity (determined by the biomass allocation to roots) with the amount of light available. Thus, plants with long stolons (high amount of resources) are able to buffer responses to environmental variability (level of light). All these traits could contribute to facilitate the rapid colonization of this invasive plant.

3. BIBLIOGRAFÍA

- Andreu, J. & Vilà, M. (2007). Análisis de la gestión de las plantas exóticas en los espacios naturales españoles. *Ecosistemas*, **3**: 1–16
- Castaño, I., González, J. A. C., Puente, F. M., Álvarez, P. C. & 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”.
- Castro-Díez, P., Valladares, F. & Alonso, A. (2004). La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas*, **13**: 1-9.
- 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.
- Keser, H.L., Dawson, W., Song, Y.B., Yu, F.H., Fischer, M., Dong, M. & Kleunen, M. (2014). Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecologia* **174**: 1055-1064. doi: 10.1007/s00442-013-2829-y
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**: 689–710.
- McCarthy, M.C. & 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
- Novoa, A., Gonzalez, L., Moravcova, L. & Pysek, P. (2013). Constraints to native plant species establishment in coastal dune communities by *Carpobrotus edulis*: Implications for restoration. *El sevier*, volume **164**: 1-9 doi:10.1016/j.biocon.2013.04.008
- Novoa, A. González, L. (2014) Impacts of *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. on the Germination, Establishment and Survival of Native Plants: A Clue for Assessing Its

- Pérez, X. & Bouzo, X. (2004). *As bioinvasións na Galiza*. Vigo: A Nosa Terra.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States *Ecol. Econ.*, **52**: 273–288
- Price, E.A.C. & Marshall, C. 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant Ecology* **141**: 3-7
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, D.F. & West, C.D.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants – concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. **6**: 93-107.
- 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. & 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
- Rojas-Sandoval, J. & Acevedo-Rodríguez, P (2015). Naturalization and invasión of alien plants in Puerto Rico and the Virgin Islands. *Biol Invasions* **17**: 149-163. Doi: 10.1007/s10530-014-0712-3
- 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.
- Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L. & Castro, P. (2008). *Invasiones Biológicas*. CSIC, Madrid, España. ISBN: 978-84-00-08663-3.
- Williamson W. H. & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*. **78**: 163-170.

