

# Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas

S.R. Roiloa<sup>1,\*</sup>, J.G. Campoy<sup>2</sup>, R. Retuerto<sup>2</sup>

(1) Grupo BioCost, Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecología, Facultad de Ciencias, Universidade da Coruña, 15071 A Coruña, España  
(2) Departamento de Biología Celular e Ecología, Facultad de Biología, Universidade de Santiago de Compostela, 15781 Santiago de Compostela, España.

\* Autor de correspondencia: S.R. Roiloa [[sergio.roiloa@udc.es](mailto:sergio.roiloa@udc.es)]

> Recibido el 17 de septiembre de 2014 - Aceptado el 16 de diciembre de 2014

**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**

Un aspecto clave en el estudio de las invasiones biológicas es el de explicar por qué algunas especies se convierten en invasoras mientras que otras no. A pesar de los esfuerzos realizados durante los últimos años los mecanismos subyacentes en los procesos de invasiones biológicas todavía no están completamente desentrañados. Algunas características de las plantas pueden explicar mejor que otras el éxito de algunas especies invasoras. El crecimiento clonal ha sido señalado como un atributo que podría contribuir a la capacidad invasora de las plantas. Sin embargo, y a pesar de que muchas de las especies vegetales más agresivas son clonales, pocos trabajos se han dirigido a determinar el papel de la clonalidad en las invasiones biológicas. Las plantas clonales juegan un papel clave en los ecosistemas y dominan muchas comunidades vegetales. Uno de los atributos más interesantes asociados al crecimiento clonal y que podría explicar su éxito es la capacidad de integración fisiológica (intercambio de recursos entre los individuos del clon). Estudios recientes han demostrado cómo la integración clonal favorece la supervivencia y el crecimiento en especies vegetales que poseen una alta capacidad invasora. Sin embargo, futuros estudios comparando la capacidad de integración clonal entre congéneres exóticos no-invasores e invasores y entre poblaciones de rango nativo e invadido, son necesarias para determinar la presencia de evolución adaptativa en atributos asociados al crecimiento clonal durante el proceso de invasión y así establecer el papel de la clonalidad en las invasiones biológicas.

**Palabras clave:** crecimiento clonal; división del trabajo; integración fisiológica; rápida evolución

**Roiloa, S.R., Campoy, J.G., Retuerto, R. 2015. Understanding the role of clonal integration in biological invasions. *Ecosistemas* 24(1): 76-83. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.12**

One core research question in invasion biology is to explain why some species become invasive while others do not. In spite of the research effort developed in the last years to explain biological invasions, this is a process still not well understood. Some plant characteristics might explain the success of invasive species better than others. In particular, clonal growth has been pointed out as an attribute that could contribute to the invasiveness of plants. However, and although many of the most aggressive invasive plant species show clonal growth, little research has been conducted to determine the role of clonal traits in successful invaders. Clonal plants play important roles in many ecosystem processes and dominate many plant communities. One of the most remarkable traits associated with clonal growth is the capacity for physiological integration (resource sharing between connected members of the clonal system). Recent studies have demonstrated that clonal integration increases survival and growth of aggressive invaders. However, future research should be conducted to determine differences in clonal integration between exotic non-invasive and invasive congeners, and between populations from native and invaded range to determine the presence of adaptive evolution of clonal traits during the invasion process and therefore elucidate the role of clonality in biological invasions.

**Key words:** clonal growth; division of labour; physiological integration; rapid evolution

## Introducción

Las especies invasoras, según la definición de [Richardson et al. \(2000\)](#), son aquellas que han sido introducidas fuera de su área natural de distribución por la acción accidental o intencionada del hombre y que alcanzan una tasa de crecimiento exponencial ocupando grandes áreas ([Pyšek 1995](#); [Richardson et al. 2000](#)). Los procesos de invasiones biológicas se han incrementado de manera drástica durante las últimas décadas, provocando un impacto catastrófico en la biodiversidad a nivel de genes, de especies y de ecosistemas. El establecimiento y proliferación de especies invasoras puede modificar la estabilidad y funcionalidad de las comunidades locales, y desplazar a las especies nativas, con la consiguiente pérdida de biodiversidad ([Vitousek et al. 1996](#); [Mack et al. 2000](#)). Esto es cierto a pesar de que recientemente se ha se-

ñalado que los procesos de invasión pueden llegar a incrementar la diversidad local o regionalmente ([Thomas 2013](#)). Así, hoy en día las invasiones biológicas representan una de las principales amenazas para la conservación del medio ambiente a nivel global, por lo que se han convertido en un campo de investigación en rápida expansión.

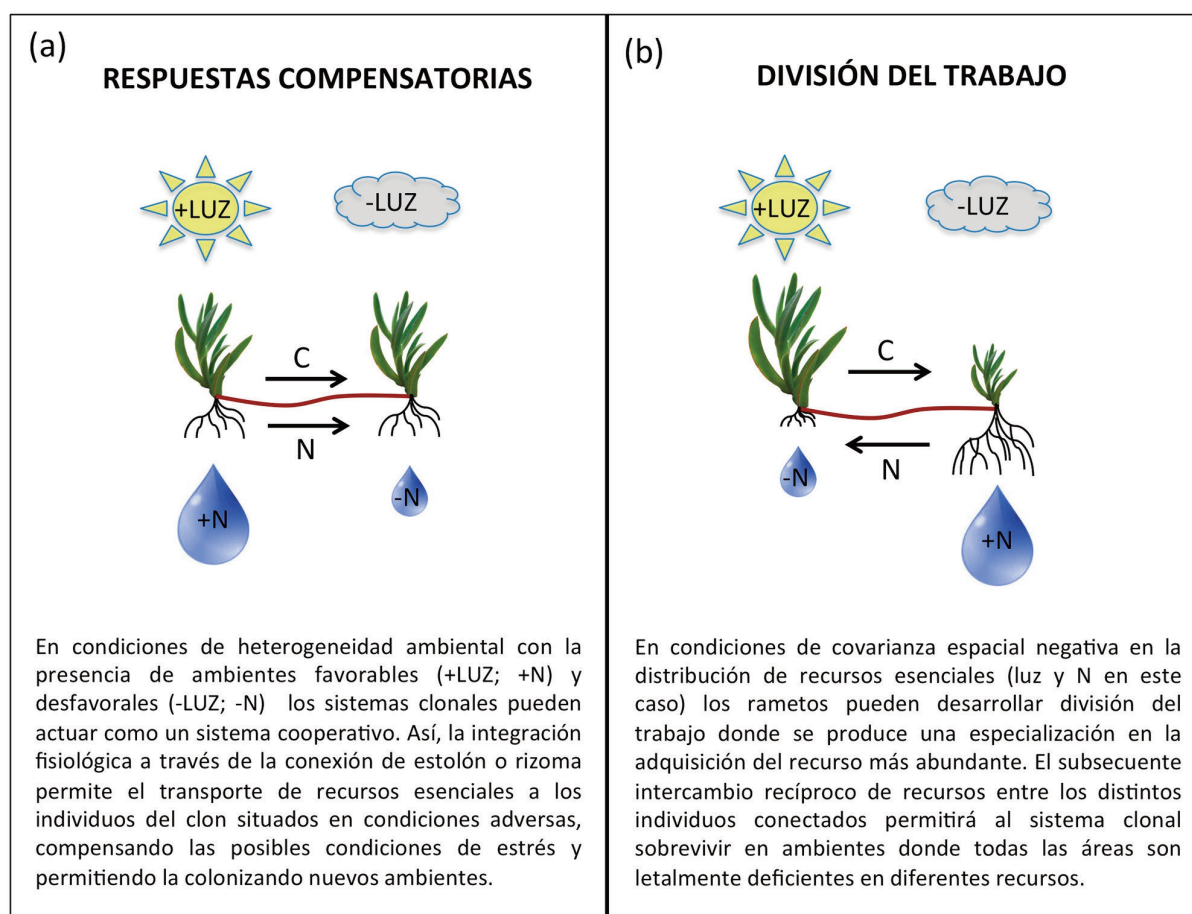
Una de las principales cuestiones que trata de resolver la investigación en invasiones biológicas es la de determinar por qué algunas especies introducidas se convierten en invasoras agresivas mientras que otras permanecen como exóticas sin impactos significativos en el nuevo ambiente. Sin embargo, y a pesar de los avances notables de los últimos años, los procesos de invasión, sus causas y consecuencias, todavía están lejos de estar completamente desentrañados y representan por lo tanto un atractivo reto para la ciencia ([Levine et al. 2003](#), [Blackburn et al. 2011](#)). A pesar

de la complejidad de interacciones que operan en los procesos de invasión, es lógico presumir que algunas características podrían influir más que otras en el hecho de que una especie se convierta en invasora y, en este sentido, algunos atributos asociados con la reproducción clonal de las plantas han sido señalados como posibles rasgos favoreciendo la capacidad invasora de las especies vegetales (Pyšek 1997; Song et al. 2013; Roiloa et al. 2014a).

## Crecimiento clonal e integración fisiológica

El crecimiento clonal está muy extendido en el reino vegetal, apareciendo en diferentes grupos taxonómicos y dominando numerosos hábitats, tanto naturales como modificados por la acción del hombre (Klimeš et al. 1997). La presencia tan extendida de este tipo de crecimiento hace necesario considerar la naturaleza clonal de las especies en el estudio de la dinámica de muchas poblaciones y de la mayoría de las comunidades. El crecimiento clonal se caracteriza por la producción de un número indeterminado de descendientes (denominados “módulos”, equivalentes al término inglés ampliamente utilizado en la literatura “ramets”) que son genéticamente idénticos y que se van disponiendo en posiciones terminales o en nodos, a intervalos más o menos regulares, sobre tallos modificados que crecen en superficie (estolones) o bajo la superficie del suelo (rizomas) (Price y Marshall 1999). Una vez establecidos, los módulos son capaces de una existencia independiente, si bien pueden permanecer interconectados durante un periodo de tiempo variable creando una estructura clonal de individuos conectados. Este periodo de tiempo en el que las conexiones entre módulos permanecen funcionales varía considerablemente entre especies y además se encuentra claramente afectado por las condiciones ambientales (Jónsdóttir y Watson 1997).

Una de las cuestiones más atractivas a las que se enfrenta la ecología evolutiva es la de determinar el porqué del éxito de las plantas clonales en la mayoría de los ambientes. Sin duda, uno de los atributos más interesantes asociados a la clonalidad y que favorecen el éxito de este tipo de crecimiento, es su capacidad para la integración clonal. La integración clonal permite a través de las conexiones entre módulos, ya sea vía estolón o rizoma, el transporte de recursos (agua, nutrientes, hormonas y fotoasimilados) entre los distintos miembros del sistema clonal. Generalmente este movimiento de recursos se produce desde módulos situados en condiciones favorables hacia individuos emplazados bajo condiciones más desfavorables pudiéndose considerar una respuesta compensatoria a las condiciones de estrés (Hartnett y Bazzaz 1983; Slade y Hutchings 1987; Stuefer et al. 1996; Alpert 1999; Saitoh et al. 2002; Roiloa y Retuerto 2005, 2006, 2007) (Fig. 1a). Como resultado de esta integración fisiológica, las plantas clonales pueden funcionar como sistemas cooperativos (Hartnett y Bazzaz 1983; Hutchings y Bradbury 1986; Wijesinghe y Handel 1994) y así amortiguar posibles deficiencias en la presencia de recursos (Stuefer et al. 1996; Alpert y Stuefer 1997; Roiloa et al. 2014b). Así, esta capacidad de integración fisiológica permite a la plantas clonales competir de manera exitosa en un amplio abanico de hábitats, e incluso sobrevivir y colonizar aquellas áreas que resultarían letales para una planta no clonal (Alpert y Mooney 1986). Esta capacidad de integración fisiológica tiene un papel determinante en la ecología de las plantas clonales, puesto que puede suponer un incremento en las tasas de supervivencia y establecimiento de los nuevos individuos. En el caso de módulos ya establecidos, puede mejorar la supervivencia, crecimiento y reproducción de módulos que hayan sido dañados o que se encuentren estresados por crecer bajo condiciones relativamente desfavorables (Alpert y Mooney 1986, Stuefer et al. 1994, Alpert y Stuefer 1997).



**Figura 1.** Representación esquemática mostrando dos de los principales beneficios derivados de la integración fisiológica en plantas clonales: respuestas compensatorias (a) y división del trabajo (b).

**Figure 1.** Schematic representation showing the main benefits derived from the capacity for physiological integration in clonal plants: compensatory responses (a) and division of labour (b).

Aunque generalmente la integración fisiológica reporta un beneficio al conjunto del clon también supone un coste para aquella parte del clon que soporta el desarrollo de los nuevos módulos, especialmente si éstos se desarrollan en condiciones desfavorables (Slade y Hutchings 1987; de Kroon et al. 1996; Wang et al. 2009; Roiloa y Retuerto 2012). La integración fisiológica supone un coste inicial en concepto de la inversión en recursos que supone la producción del propio estolón o rizoma, seguido del coste originado por el aporte de recursos que se ve obligado a transportar desde los módulos ya establecidos a las partes del clon en desarrollo, así como el coste originado por la posible transmisión de enfermedades o contaminantes (Salzman y Parker 1985, van Groenendael y de Kroon 1990, Oborny y Podani 1996). Si los beneficios obtenidos por el individuo subsidiado superan los costes sufridos por el donante, entonces podremos hablar de un beneficio global de la integración para el conjunto del sistema clonal, lo cual podría suponer una ventaja de las especies clonales frente a las no clonales. En cualquier caso, el balance entre costes y beneficios de la integración fisiológica puede depender de la especie y de las condiciones ambientales bajo las que se produzca. Así, la distribución heterogénea de recursos puede fomentar la presencia de respuestas compensatorias fuente/sumidero mediadas por procesos de integración fisiológica (Roiloa y Retuerto 2005, 2006). El efecto de la integración clonal también puede verse afectado por la direccionalidad en el transporte de recursos a través de las conexiones de estolón o rizoma. Así, algunos estudios han demostrado que el transporte de recursos en dirección acropétala (desde el módulo más viejo al más joven) es generalmente más común que el transporte de recursos en dirección basipétala (desde el módulo más joven al más viejo) (de Kroon et al. 1996; D'Hertefeldt y Jónsdóttir 1999). Otros estudios han demostrado que el efecto de la integración fisiológica sobre el conjunto del clon también es dependiente del recurso transportado (agua, nutrientes o carbohidratos) (van Kleunen y Stuefer 1999). Por otra parte, algunos estudios recientes han demostrado que la capacidad de integración clonal puede ser adaptativa. Así, aquellos genotipos que se desarrollan en ambientes donde la integración clonal puede representar un mayor beneficio muestran este atributo con una mayor intensidad, lo que es indicativo de una selección natural positiva sobre la integración clonal (Roiloa et al. 2007, 2014a).

## Integración fisiológica y división del trabajo

Conviene señalar aquí una de las respuestas más interesantes que se asocian a la capacidad de integración fisiológica en plantas clonales y que consiste en una especialización en las tareas que realiza cada individuo del sistema clonal, con un consiguiente beneficio para el conjunto del clon. Esta especialización en tareas recibe el nombre de división del trabajo y se basa en modelos de heterogeneidad formados por ambientes que muestran una covarianza espacial negativa en la distribución de recursos esenciales. Esto es, dos ambientes presentando niveles de recursos complementarios, así cuando un ambiente presenta abundancia en un recurso A y escasez en un recurso B, el ambiente adyacente muestra escasez en el recurso A pero abundancia en el recurso B (Stuefer et al. 1996, Price y Marshall 1999). Así por ejemplo, los módulos de la clonal *Fragaria chiloensis* colonizando dunas costeras a lo largo de la costa central de California frecuentemente experimenta condiciones de covarianza espacial negativa en la distribución de recursos esenciales. Los módulos que crecen en la duna abierta reciben el doble de luz pero la mitad de N que sus parejas conectadas que crecen bajo arbustos de *Lupinus arboreus*, que somborean y aportan N al suelo (Alpert y Mooney 1996). En estas condiciones nos encontramos que las plantas clonales muestran una división del trabajo inducida por el ambiente, es decir, una especialización en la tarea que realizan (Stuefer et al. 1996). En este sentido, podemos encontrar una clara analogía entre los modelos económicos y los biológicos, dado que ambos buscan maximizar su producción (Rapport y Turner 1977, Bloom et al. 1985). Los sistemas económicos siguen el principio de que el precio de un deter-

minado recurso viene regido por la ley de la oferta y la demanda, de tal manera que aquellos recursos que son más abundantes (la oferta es mayor) tendrán un menor coste de adquisición y, por lo tanto, tomando los recursos donde son más abundantes y utilizándolos donde son más escasos, se logra maximizar la producción (Rapport y Turner 1977, Bloom et al. 1985). Este mismo proceso descrito para los sistemas económicos es seguido por las plantas clonales que se encuentran bajo aquellas condiciones heterogéneas donde la distribución de los recursos sigue una covarianza espacial negativa. Así, en ambientes heterogéneos, los módulos se especializan en la adquisición de aquellos recursos que son más abundantes en el área en el que están establecidos. Esta especialización consistirá en la potenciación de las estructuras responsables de captar los recursos que se presentan en mayor abundancia. La conexión, vía estolón, de estos dos módulos va a permitir un intercambio recíproco de recursos y su uso donde es más escaso y por lo tanto más valioso, lo cual se va a traducir en un aumento del crecimiento global del sistema clonal (Stuefer et al. 1996) (Fig.1b).

Es necesario señalar aquí que estudios recientes han descrito la presencia de capacidad de división del trabajo también en ambientes homogéneos (Roiloa et al. 2013, Roiloa y Hutchings 2013), en lo que se ha llamado una división de trabajo inducida por el estado de desarrollo de los individuos del clon. Así, en este tipo de división del trabajo, los individuos más viejos del sistema clonal se especializan en la adquisición de los recursos del suelo (con una mayor producción proporcional de raíces), mientras que los individuos más jóvenes se especializan en la adquisición de recursos aéreos y, consecuentemente, en su expansión lateral (Roiloa et al. 2013, Roiloa y Hutchings 2013). Esta división de tareas en ambientes donde la distribución de recursos es homogénea podría estar apoyada por la capacidad para el auto-reconocimiento de genotipos sugerida para plantas clonales (Roiloa et al. 2014c). Parece lógico presumir que la selección natural va a favorecer aquellos mecanismos que eviten la competencia entre genotipos idénticos (Kimura y Simbolon 2002) y por lo tanto la división de tareas en un sistema clonal inducida por la integración fisiológica, incluso en ambientes homogéneos, podría ser un mecanismo para evitar la competencia entre genotipos idénticos y, por lo tanto, contribuir a su expansión (Roiloa et al. 2014c).

## Relación entre crecimiento clonal e invasiones biológicas

Como se ha señalado, y a pesar de que el estudio de las invasiones biológicas es un campo en rápida expansión en la ecología moderna, los mecanismos subyacentes en el proceso de invasión no han sido dilucidados completamente (Alpert et al. 2000; Levine et al. 2003). Parece lógico que existan diversos mecanismos implicados en el proceso de invasión, entre ellos el crecimiento clonal podría estar jugando un papel relevante (Pyšek 1997; Liu et al. 2006; Wang et al. 2008; Song et al. 2013; Roiloa et al. 2010, 2013, 2014a,c). El hecho de que muchas de las especies invasoras más agresivas muestren crecimiento clonal viene a reforzar esta idea (Pyšek 1997; Liu et al. 2006). Así, especies invasoras tan problemáticas como *Carpobrotus edulis*, *Alemanthera philoxeroides*, *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia* o *Spartina anglica*, entre otras, muestran crecimiento clonal. En este sentido, un 67 % de las especies exóticas más agresivas de Europa, un 47 % de las de América del Norte, un 54 % de las de Sudamérica y un 51 % de las de Australia, presentan reproducción clonal (Pyšek 1997). Sin embargo, los trabajos experimentales que han tratado de contrastar esta hipótesis son escasos y solo recientemente diversos estudios han sido diseñados para intentar determinar la importancia de la clonalidad, más concretamente la importancia de la integración fisiológica en los procesos de invasión vegetal. Estos estudios han demostrado cómo la integración clonal favorece la supervivencia y el crecimiento en especies vegetales que poseen una alta capacidad invasora (Yu et al. 2009; Roiloa et al. 2010; Xu et al. 2010;



Roiloa et al. 2013, 2014a,c). Recientemente un meta-análisis realizado por Song et al. (2013) ha mostrado que aquellas especies que obtienen un mayor beneficio de la integración fisiológica a nivel de todo el sistema clonal no son necesariamente más invasoras. Sin embargo, y de manera muy interesante, sí que han encontrado que las especies en las cuales los módulos subsidiados a través del proceso de integración reciben un mayor beneficio coinciden con las especies invasoras más agresivas. El beneficio obtenido por el módulo subsidiado puede deberse a una mayor capacidad de transporte de recursos desde el módulo donante (es decir, una mayor capacidad de integración fisiológica) o bien deberse a una mayor eficiencia en el uso del recurso recibido. Esta segunda posibilidad apoyaría la idea propuesta de que las especies invasoras poseen generalmente una mayor tasa de crecimiento relativo y que por lo tanto se podrían beneficiar con mayor eficacia de un incremento en el nivel de recursos, en comparación con las especies no invasoras (Dawson et al. 2011, 2012). En cualquier caso, este beneficio se traduce en un incremento de su supervivencia, crecimiento y reproducción, lo que le proporciona una ventaja competitiva y le permite acelerar su expansión y, por lo tanto, su capacidad invasora. Finalmente, se debe señalar que de la misma manera que la integración fisiológica puede contribuir al potencial invasor de las especies clonales, esa misma capacidad de integración podría permitir a las especies clonales nativas amortiguar la llegada del invasor (Duhovnikoff y Hazelton 2014).

Por otra parte, estudios recientes han demostrado la presencia de división del trabajo en una especie invasora altamente agresiva como *Carpobrotus edulis*. Estos trabajos han detectado esta estrategia de especialización, tanto en condiciones heterogéneas como en ambientes homogéneos, mostrando procesos de división del trabajo inducidos por el ambiente, así como por el estadio de desarrollo de los miembros del clon. Asimismo sugieren que esta respuesta derivada de la capacidad de integración fisiológica podría estar detrás de la capacidad colonizadora de esta invasora (Roiloa et al. 2013, 2014a)

## Pros y contras de la clonalidad durante el proceso de invasión

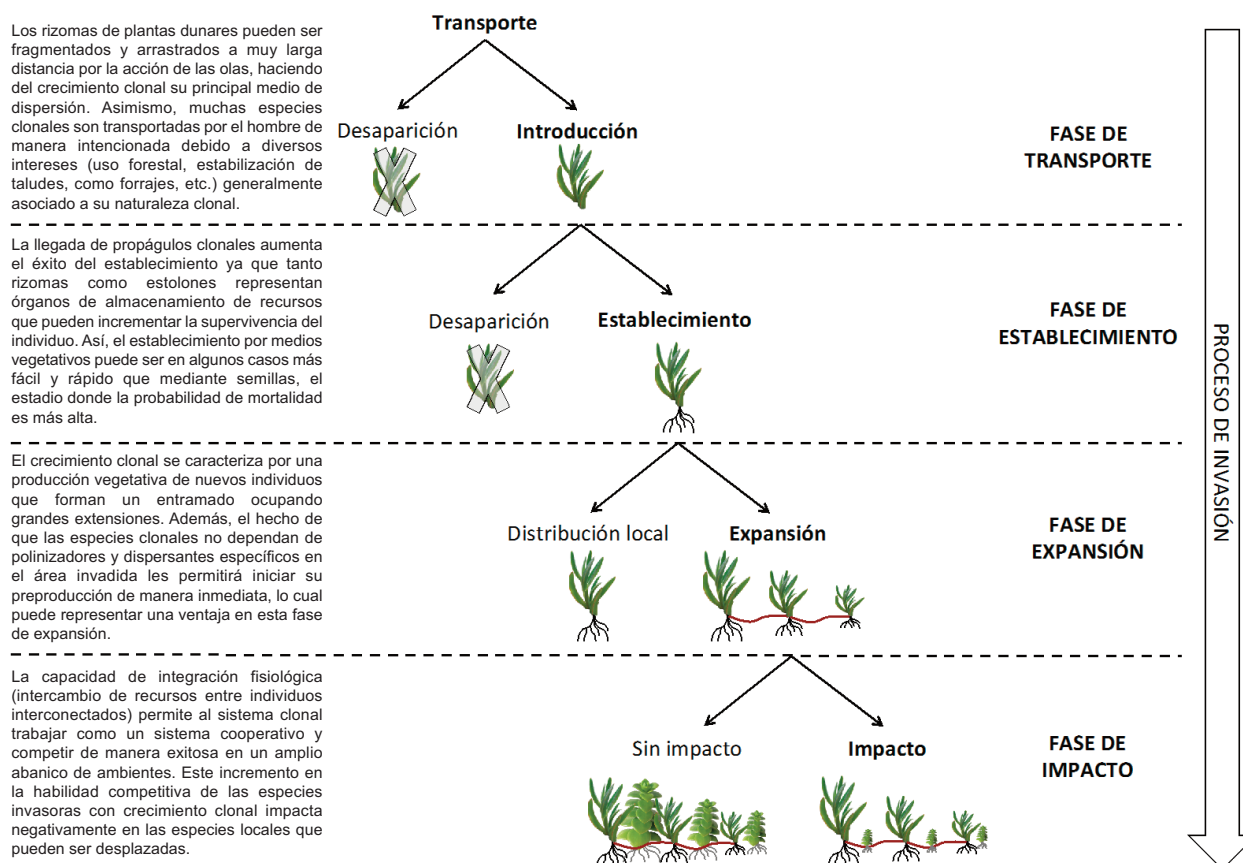
Las invasiones son un proceso más que un evento, y por lo tanto están conformadas por una serie de fases. Así, se puede simplificar que una especie debe pasar cuatro fases para convertirse en invasora: transporte, establecimiento, expansión e impacto. Todas las especies exóticas originalmente han sido individuos recogidos en su rango nativo, transportados y liberados en un nuevo ambiente (fase de transporte). Una vez llegados a este nuevo ambiente, estos individuos deben establecerse y mantener una población (fase de establecimiento). Finalmente, la población establecida debe crecer y expandirse, incrementando su rango geográfico de ocupación (fase de expansión) y por lo tanto pudiendo impactar de manera negativa en la biodiversidad (fase de impacto), pasando a considerarse invasora (Fig. 2). El papel que juegan los atributos asociados al crecimiento clonal en cada una de estas fases del proceso invasor puede ayudar a entender el papel de la clonalidad en las invasiones biológicas (Tabla 1):

(i) Fase de transporte: parece razonable pensar que el transporte involuntario de individuos desde un área nativa hacia una potencialmente invadida sería más sencillo mediante pequeñas semillas que mediante propágulos vegetativos, como módulos con sus correspondientes rizomas o estolones. Además, el hecho de que las semillas sean generalmente más resistentes a la desecación o al daño mecánico parece indicar que la clonalidad no sería una característica determinante en esta fase inicial de transporte. Sin embargo, conviene señalar que en muchas ocasiones el transporte de las especies exóticas se produce de manera intencionada por la acción del hombre (para uso forestal, estabilización de taludes, uso ornamental, como forrajes, etc.) y que por lo tanto estas posibles limitaciones de la clonalidad en esta fase de transporte se verían compensadas por la acción deliberada del hombre. Asimismo, los rizomas de plantas dunares pueden ser fragmentados y arrastrados a muy larga distancia por la acción

**Tabla 1.** Factores asociados a la clonalidad favoreciendo (beneficios) o perjudicando (costes) el éxito de un proceso de invasión en sus diferentes fases de transporte, establecimiento, y expansión. Ver el texto para una explicación más detallada.

**Table 1.** Factors associated with the clonality promoting (benefits) or restricting (costs) the success of a process of invasion at the different phases of transport, establishment and expansion. See text for detailed information.

	BENEFICIOS	COSTES
<b>FASE DE TRANSPORTE</b>	Transporte intencionado para diversos usos (estabilización de taludes, etc.)	Transporte involuntario poco probable  Mayor vulnerabilidad durante el transporte
<b>FASE DE ESTABLECIMIENTO</b>	Integración fisiológica: capacidad de amortiguar condiciones de estrés.  Rizomas y estolones actúan como órganos de almacenamiento de recursos: aumento de la supervivencia y crecimiento  Se puede establecer una población a partir de un único individuo  Capacidad de selección de micro-hábitats favorables	Falta de diversidad genética: mayor vulnerabilidad ante el ambiente  Imposibilidad de escape ante ambientes desfavorables  Transmisión de enfermedades o contaminantes dentro del sistema clonal  Menor densidad de propágulos
<b>FASE DE EXPANSIÓN</b>	Reproducción inmediata, sin necesidad de polinizadores ni dispersantes  Producción vegetativa de nuevos individuos: ocupación de grandes áreas  Integración fisiológica: colonización efectiva de nuevos ambientes  Sin costes de la reproducción sexual	Ausencia de estructuras específicas para la dispersión  Baja diversidad genética: sensible a cambios ambientales  Mayor vulnerabilidad a perturbaciones a gran escala (incendios, inundaciones, etc.)
<b>FASE DE IMPACTO</b>	Integración fisiológica: incremento de la habilidad competitiva	Baja diversidad genética: sensible a nuevos competidores



**Figura 2.** Modelo que muestra de manera simplificada el proceso de invasión con las fases de introducción, establecimiento, expansión e impacto. Se incluye el principal beneficio del crecimiento clonal en cada una de estas fases.

**Figure 2.** Model showing a simplified invasion process with the introduction, establishment, spread and impact stages. The main benefit of clonal growth is included for each stage.

de las olas (Harris y Davy 1986a; Aptekar y Marcel 2000; Konlechner y Hilton 2009; de la Peña et al. 2011), haciendo del crecimiento clonal su principal medio de dispersión, especialmente después de grandes temporales (Laing 1958, Huiskes 1979, Harris y Davy 1986b). En cualquier caso, debemos considerar la posibilidad que las especies clonales sean transportadas como semillas, aunque esto podría condicionar el éxito de establecimiento como veremos en el siguiente punto.

(ii) Fase de establecimiento: superada la fase de transporte, es necesario el establecimiento de la población fuera del área de introducción. El establecimiento de propágulos de plantas clonales podría considerarse a priori una ventaja para estas especies. La reproducción clonal permite no depender del establecimiento de semillas durante el proceso de invasión. La semilla representa el estado de crecimiento donde la probabilidad de mortalidad es más alta. Especialmente en especies de dunas costeras se ha encontrado que tanto las semillas como los fragmentos de rizomas pueden jugar roles cuantitativamente similares en la recolonización de zonas costeras (Harris y Davy 1986a,b; Sánchez-Vilas y Retuerto 2009). Así, la llegada de propágulos clonales aumenta el éxito del establecimiento, ya que tanto rizomas como estolones representan órganos de almacenamiento de recursos que pueden incrementar la supervivencia del individuo. De esta manera, el establecimiento por medios vegetativos puede ser en algunos casos más fácil y rápido que mediante semillas. Por otra parte, el éxito en el establecimiento depende de manera crítica de la adaptación de los individuos a las nuevas condiciones. En este sentido la capacidad de integración fisiológica puede permitir a las plantas clonales amortiguar condiciones de estrés, aumentando la probabilidad de supervivencia y por lo tanto de establecimiento. A pesar del beneficio que la integración fisiológica puede representar a la hora de abastecer a miembros del sistema clonal, también es necesario señalar que la transmisión de enfermedades o de contaminantes

dentro del entramado clonal podría ser considerada como un perjuicio derivado de la integración. Otro aspecto a destacar es que la reproducción clonal estaría favoreciendo la capacidad invasora de las especies en el sentido de que un único individuo introducido es necesario para llegar a establecer una población, no siendo estrictamente necesaria la participación de polinizadores en el proceso de invasión. En relación con esto, la ausencia de diversidad genética podría representar un perjuicio de la clonalidad en ambientes cambiantes, donde la selección del genotipo más adaptado podría facilitar el establecimiento de la población exótica. Sin embargo, como se ha explicado anteriormente, la capacidad de integración fisiológica de los sistemas clonales les permite actuar de forma cooperativa y esto les podría permitir amortiguar en cierto grado los cambios ambientales, al menos a pequeña escala espacial. Como un aspecto negativo de la clonalidad durante esta fase de establecimiento se podría señalar el hecho de que la reproducción clonal impediría a los individuos escapar de unas potenciales situaciones de estrés en el micro-habitat donde se está produciendo el establecimiento. Por contra, la producción y dispersión de semillas podría facilitar el escape de estas condiciones de estrés y por lo tanto favorecer el establecimiento de la población invasora. Sin embargo, diversos estudios han demostrado la capacidad de las plantas clonales para la selección de los hábitats más favorables y su habilidad para escapar de los desfavorables (Wijesinghe y Hutchings 1999; Roiloa y Retuerto 2006, 2007), y de esta manera quedaría compensada su limitación de escape vía semilla.

(iii) Fase de expansión: tras el establecimiento, las especies deben expandirse para ser consideradas invasoras. La integración fisiológica permite a las plantas clonales expandirse de manera eficiente, amortiguando posibles condiciones de estrés y colonizando de manera exitosa nuevas áreas. El crecimiento clonal se caracteriza por una producción vegetativa de nuevos individuos que per-

manecen interconectados y forman un entramado clonal que ocupa grandes extensiones. Además, el hecho de que las especies clonales no dependan de polinizadores y dispersantes específicos en el área invadida les permitirá iniciar su reproducción de manera inmediata, lo cual puede representar una ventaja en esta fase de expansión. Sin embargo, esa misma ausencia de estructuras específicas de dispersión podría ser considerada una limitación a la hora de la expansión de la población. Por otra parte, cuando la población invasora ha sido originada por uno o unos pocos genotipos, la baja diversidad genética puede hacerla sensible a cambios ambientales y así representar un perjuicio para el proceso de invasión. Sería interesante examinar si esta baja diversidad genética puede ser compensada en las plantas invasoras con una mayor tasa de mutaciones somáticas, cambios epigenéticos en el curso de la invasión o una más elevada plasticidad fenotípica, como sugiere algún estudio (Keser et al. 2014). Finalmente, la reproducción clonal se podría ver beneficiada, en esta fase de expansión, del ahorro que supone no depender de la costosa reproducción sexual para propagarse, si bien su menor efectividad en la dispersión de los nuevos individuos a larga distancia podría reportar una mayor vulnerabilidad a perturbaciones a gran escala (incendios, inundaciones, etc.).

(iv) Fase de impacto: el crecimiento clonal puede contribuir al rápido incremento de la dominancia de la especie invasora a escala local, lo que puede repercutir en una reducción de la diversidad local. Así, la capacidad de integración fisiológica permite a las especies clonales crecer de manera exitosa en ambientes desfavorables (Hartnett y Bazzaz 1983; Slade y Hutchings 1987; Saitoh et al. 2002; Roiloa y Retuerto 2006, 2007) lo cual incrementa su habilidad competitiva en detrimento de las especies locales que pueden verse desplazadas. Por ejemplo, este beneficio de la integración fisiológica ha resultado ser especialmente importante en condiciones de alta competencia con especies nativas durante el proceso de invasión de *C. edulis* en dunas costeras de la Península Ibérica (Roiloa et al. 2010). Sin embargo, otros trabajos no han encontrado un beneficio significativo de la integración fisiológica en la capacidad competitiva de invasores clonales (Peltzer 2002; Wang et al. 2008). La rápida expansión espacial asociada a la propagación vegetativa permite a las plantas clonales incrementar su capacidad de secuestrar más recursos en detrimento de sus competidores. En este sentido, Keser et al. (2014) han demostrado que las especies clonales invasoras muestran una mayor plasticidad en la búsqueda de recursos del suelo que las especies no invasoras, lo que podría favorecer a las invasoras, incrementando su habilidad competitiva y desplazando a las especies nativas. Otros ejemplos claros de los impactos de las especies invasoras clonales sobre las comunidades locales son los que derivan de la modificación del micro-ambiente que invaden. Así, la reproducción clonal permite la formación de densas masas de *C. edulis* cuando invade sistemas costeros en California, lo cual restringe dramáticamente la disponibilidad de agua para los arbustos nativos (D'Antonio y Mahall 1991). También se ha podido comprobar como la expansión clonal crea grandes manchas de la invasora *C. edulis* en la Península Ibérica. Estas manchas modifican significativamente el pH, las actividades enzimáticas, los nutrientes, la salinidad y la humedad del suelo, impactando negativamente sobre la germinación y crecimiento de las especies nativas (Novoa et al. 2014). Por otra parte, la formación de densas masas a través de la reproducción clonal en la invasora *Tradescantia fluminensis* en Nueva Zelanda impide la germinación de las especies nativas y, por lo tanto, amenaza su conservación (Maule et al. 1995).

## Líneas futuras de investigación

Diversos estudios coinciden en apuntar que la integración clonal puede ser considerado un atributo clave para explicar el éxito de las especies invasoras. Sin embargo, para desentrañar el verdadero papel de la integración clonal en el proceso de invasión, futuros estudios deben comparar el grado de integración entre especies

invasoras y especies exóticas no-invasoras. Así una mayor capacidad de integración clonal en una especie invasora en comparación con una congénere exótica clonal no-invasora podría indicar que la integración fisiológica está contribuyendo a ese cambio de estatus de exótico no-invasor a invasor. Sin embargo, no se debe olvidar que la invasión también depende de otros muchos factores, entre los que cabe destacar la presión de propágulos. Además, otra de las futuras líneas de investigación que podrían contribuir a explicar el éxito de las especies invasoras y el papel que juega la clonalidad sería la centrada en los procesos de adaptación local y rápida evolución en atributos asociados al crecimiento clonal. Las respuestas adaptativas de las especies exóticas a su nuevo ambiente podrían estar jugando un papel fundamental en los procesos de invasión. Así, los procesos de rápida adaptación al área invadida podrían acelerar los procesos de establecimiento y expansión de las especies invasoras, aumentando su capacidad competitiva y por lo tanto incrementando su amenaza sobre las especies nativas. Parece lógico suponer que las plantas clonales podrían intensificar su capacidad de integración fisiológica en las áreas invadidas como resultado de una selección positiva de aquellos atributos que le puedan reportar un mayor beneficio. Sin embargo, no se han desarrollado estudios para detectar procesos de rápida evolución de atributos clonales como un mecanismo que esté favoreciendo los procesos de invasión. Entender la importancia de la clonalidad en las invasiones biológicas es clave para predecir futuros escenarios de invasiones y para el diseño de estrategias eficientes para el control y la restauración de áreas invadidas.

## Conclusión

El transporte involuntario de propágulos de plantas clonales a nuevas áreas es, en principio, más difícil que el de semillas, por lo que en esta fase la clonalidad no supondría ninguna ventaja para la invasión. Sin embargo, el hecho de que muchas de las especies clonales invasoras hayan sido voluntariamente introducidas debido a distintos intereses (estabilización de cunetas, ornamental, etc.) compensa esta limitación. Una vez superada la fase de transporte, la mayoría de los trabajos coinciden en señalar que la reproducción clonal representa un beneficio durante las fases de establecimiento y expansión del proceso invasor. En este sentido juega un papel determinante uno de los atributos más interesantes asociados al crecimiento clonal: su capacidad de integración fisiológica. Esta integración fisiológica permite a las plantas clonales comportarse como un sistema cooperativo y amortiguar posibles condiciones de estrés en el nuevo ambiente que colonizan y, por lo tanto, incrementar su éxito invasor. En este sentido, se ha demostrado que aquellas especies cuyos individuos del sistema clonal se benefician más de la integración al crecer en un ambiente de estrés (es decir, tienen una mayor capacidad de integración fisiológica) son invasoras más agresivas. La integración fisiológica, por tanto, incrementa la capacidad competitiva de las plantas clonales y su impacto sobre la vegetación nativa.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a M. Pilar Castro Díez y Álvaro Alonso Fernández por su generosa invitación a contribuir a este monográfico sobre el impacto de las especies exóticas invasoras en los ecosistemas. Este trabajo se enmarca dentro del proyecto “¿Qué provoca que una planta se convierta en un invasor agresivo? Adaptación y evolución de atributos clonales durante procesos de invasión” (Ref. CGL2013-44519-R) y “Retos en la gestión de la planta invasora *Carpobrotus edulis*: Cambios fenotípicos en el curso de la invasión, respuestas a escenarios de cambio global y control biológico” (Ref. CGL2013-48885-C2-2-R) del Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación del Ministerio de Economía y Competitividad, Gobierno de España, así como dentro de la Red *Alien Species Network* (Ref. R2014/036) financiada por la Consellería de Cultura, Educación e Ordenación Universitaria de la Xunta de Galicia.



## Referencias

- Alpert, P. 1999. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia* 120:69–76.
- Alpert, P., Mooney, H.A. 1986. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis*. *Oecologia* 70: 227–233.
- Alpert, P., Bone, E., Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility, and the role of environmental stress in preventing the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3:52–66.
- Alpert, P., Stuefer J.F. 1997. Division of labour in clonal plants. En: de Kroon, H., van Groenendael J. (eds.), *The ecology and evolution of clonal plants*, pp 137–154. Backhuys, Leiden, Holanda.
- Aptekar, R., Marcel, M. 2000. The effect of seawater submergence on rhizome viability of the introduced *Ammophila arenaria* and the native *Leymus mollis* in California. *Journal of Coastal Conservation* 6: 107–111.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jaroší, V., Wilson, J.R.U., Richardson, D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 333–339.
- Bloom, A.J., Chapin III, F.S., Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363–392.
- Dawson, W., Fischer, M., van Kleunen, M. 2011. The maximum relative growth rate of common UK plant species is positively associated with their global invasiveness. *Global Ecology and Biogeography* 20: 299–306.
- Dawson, W., Rohr, R.P., van Kleunen, M., Fischer, M. 2012. Alien plant species with a wider global distribution are better able to capitalize on increased resource availability. *New Phytologist* 194: 859–867.
- de Kroon, H., Fransen, B., Rheeunen, J.W.A., Dijk, A., Kreulen, R. 1996. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia* 106:73–84.
- de la Peña, E., Vandegehuchte, M.L., Bonte, d., Moens, M. 2011. Nematodes surfing the waves: long-distance dispersal of soil-borne microfauna via sea swept rhizomes. *Oikos* 120: 1649–1656.
- Douhovníkoff, V., Hazelton, E.L.G. 2014. Clonal growth: invasion or stability? A comparative study of Cconal architecture and diversity in native and introduced lineages of *Phragmites australis* (Poaceae). *American Journal of Botany*: 101: 1577–1584.
- D'Antonio, C.M., 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.
- D'Hertefeldt, T., Jónsdóttir, I.S. 1999. Extensive physiological integration in intact clonal systems of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology* 87:258–264.
- Harris, D., Davy, A. J. 1986a. Strandline colonization by *Elymus farctus* in relation to sand mobility and rabbit grazing. *Journal of Ecology* 74: 1045–1056.
- Harris, D., Davy, A. J., 1986b. Regenerative Potential of *Elymus farctus* from rhizome fragments and seed. *Journal of Ecology* 74: 1057–1067.
- Hartnett, D.C., Bazzaz, F.A. 1983. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779–788.
- Huiskes, A.H.L. 1979. The demography of leaves and tillers of *Ammophila arenaria* in a dune sere. *Oecologia Plantarum* 14: 435–446.
- Hutchings, M.J., Bradbury, I.K. 1986. Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *Bioscience* 36:178–182.
- Jónsdóttir, I., Watson, M. 1997. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? En: de Kroon, H., van Groenendael, J. (eds.), *The ecology and evolution of clonal plants*, pp 109–136. Backhuys, Leiden, Holanda.
- Keser, L.H., Dawson, W., Song, Y-B, Yu, F-H, Fischer, M., Dong, M., van Kleunen, M. 2014. Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecologia* 174:1055–1064.
- Kimura, M., Simbolon, H. 2002. Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Mount Halimun, West Java. *Ecological Research* 17:323–38.
- Klimeš, L., Klimešova, J., Hendriks, R., van Groenendael, J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. En: de Kroon, H., van Groenendael, J. (eds.), *The ecology and evolution of clonal plants*, pp 1–29. Backhuys, Leiden, Holanda.
- Konlechner, T.M., Hilton, M.J. 2009. The potential for marine dispersal of *Ammophila arenaria* (Marram Grass) rhizome in New Zealand. *Journal of Coastal Reserach* 56: 434–437.
- Laing, C. C. 1958. Studies in the ecology of *Ammophila breviligulata* I. Seedling survival and its relation to population increase and dispersal. *Botanical Gazette*. 119: 208–216.
- Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 775–781.
- Liu, J., Dong, M., Miao, S., Li, Z., Song, M., Wang, R. 2006. Invasive alien plants in China: role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions* 8:1461–1470.
- 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.
- Maule, H.G., Andrews, M., Morton, J.D., Jones, A.V., Daly, G.T. 1995. Sun shade acclimation and nitrogen nutrition of *Tradescantia fluminensis*, a problem weed in New Zealand native forest remnants. *New Zealand Journal of Ecology* 19:35–46.
- Novoa, A., Rodríguez, R., Richardson, D., González, L. 2014. Soil quality: a key factor in understanding plant invasions? The case of *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. *Biological Invasions* 16: 429–443.
- Oborny, B., Podani, J. 1996. The role of clonality in plant communities. Opulus Press, Uppsala. Suecia.
- Peltzer, D.A. 2002. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie. *Amercian Journal of Botany* 89:494–499.
- Price, E.A.C., Marshall, C. 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant Ecology* 141: 3–7.
- Pyšek, P. 1995. On the terminology used in plant invasion studies. En: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, P.M. (eds.), *Plant invasions*, pp 71–81. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Holanda.
- Pyšek, P. 1997. Clonality and plant invasion: can a trait make a difference? En: de Kroon, H., van Groenendael, J. (eds.), *The ecology and evolution of clonal plants*, pp 405–427. Backhuys Publishers, Leiden, Holanda.
- Rapport, D.J., Turner, J.E. 1977. Economic models in ecology. *Science* 195: 367–373.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, D.F., West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants - concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. 6: 93–107.
- Roiloa, S.R., Retuerto, R. 2005. Assimilate demand by developing ramets of *Fragaria vesca* L increased photochemical efficiencies in parental clones. *International Journal of Plant Science* 166(5): 795–803.
- Roiloa, S.R., Retuerto, R. 2006. Physiological integration ameliorates effects of serpentine soils in the clonal herb *Fragaria vesca*. *Physiologia Plantarum* 128: 662–676.
- Roiloa, S.R., Retuerto, R. 2007. Responses of the clonal *Fragaria vesca* L. to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions. *Environmental and Experimental Botany* 61: 1–9.
- Roiloa, S.R., Alpert, P., Nishanth, T., Hancock, G., Bhowmik, P. 2007. Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. *Journal of Ecology* 95: 397–405.
- Roiloa, S.R., Rodríguez-Echeverría, S., de la Peña, E., Freitas H. 2010. Physiological integration increases survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 12: 1815–1823.
- Roiloa, S.R., Retuerto, R. 2012. Clonal integration in *Fragaria vesca* growing in metal-polluted soils: Parents face penalties for establishing their offspring in unsuitable environments. *Ecological Research* 27: 95–106.
- Roiloa, S.R., Hutchings, M.J. 2013. Physiological integration modifies phenotypic plasticity of biomass partitioning in the stoloniferous herb *Glechoma hederacea*. *Plant Ecology* 214: 521–530.
- Roiloa, S.R., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H., Retuerto, R. 2013. Developmentally-programmed division of labour in the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 15: 1895–1905
- Roiloa, S.R., Rodríguez-Echeverría, S., López-Otero, A., Retuerto, R., Freitas, H. 2014a. Adaptive plasticity to heterogeneous environments increases capacity for division of labor in the clonal invader *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae). *American Journal of Botany* 101:1301–1308
- Roiloa, S.R., Antelo, B., Retuerto, R. 2014b. Physiological integration modifies  $\delta^{15}N$  in the clonal plant *Fragaria vesca*, suggesting preferential transport of nitrogen to water-stressed offspring. *Annals of Botany* 114: 399–411.

- Roiloa, S.R., Rodríguez-Echeverría, S., Freitas, H. 2014c. Effect of physiological integration in self/non-self genotype recognition in the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Journal of Plant Ecology* 7: 413-418.
- Saitoh, T., Seiwa, K., Nishiwaki, A. 2002. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. *Journal of Ecology* 90: 78-85.
- Salzman, A.G., Parker, M.A. 1985. Neighbours ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia* 65: 273-277.
- Sánchez-Vilas, J., Retuerto, R. 2009. Sex-specific physiological, allocation and growth responses to water availability in the subdioecious plant *Honckenya peploides*. *Plant Biology* 11: 243-254.
- Song, Y.B., Yu, F.H., Keser, L.H., Dawson, W., Fischer, M., Dong, M., van Kleunen, M. 2013. United we stand, divided we fall: a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia* 171: 317-327.
- Slade, A.J., Hutchings, M.J. 1987. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia* 73:425-431.
- Stuefer, J.F., During, H.J., de Kroon, H. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology* 82: 511-518.
- Stuefer, J.F., de Kroon H., During H.J. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* 10: 328-334 .
- Thomas, C.D. 2013. The Anthropocene could raise biological diversity. *Nature* 502:7.
- van Groenendael, J.M., de Kroon, H. 1990. Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing, La Haya, Holanda.
- van Kleunen, M., Stuefer, J.F. 1999. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. *Oikos* 85:135-145.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R. 1996. Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist* 84: 468-78.
- Wang, N., Yu, F.H., Li, P.X., He, W.M., Liu, F.H., Liu, J.M., 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.
- Wang, N., Yu, F.H., Li, P.X., He, W.M., Liu, J., Yu, G.L., Song, Y.B., Dong, M. 2009. Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments in the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides*. *Plant Biology* 11:483-489.
- Wijesinghe, D.K., Handel, S.N. 1994. Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats: an experiment with *Potentilla simplex*. *Journal of Ecology* 82:495-502.
- Wijesinghe, D.K., Hutchings, M.J. 1999. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology* 87: 860-872.
- Yu, F.H., Wang, N., Alpert, P., He, W.M., Dong, M. 2009. Physiological integration in an introduced, invasive plant increases its spread into experimental communities and modifies their structure. *American Journal of Botany* 96:1983-1989.
- Xu, C.Y., Schooler, S.S., Klinken, R.D.V. 2010. Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs. *Journal of Ecology* 98:833-844.