



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

EVALUACIÓN DEL ÉXITO CLONAL EN UNA  
ESPECIE INVASORA: *Kalanchoe delagoensis*

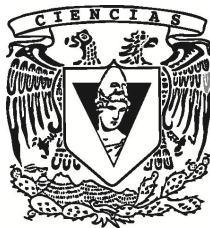
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

AZALEA GUERRA GARCÍA



DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORDAN KIRYL GOLUBOV FIGUEROA

2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## Hoja de Datos del Jurado:

### 1. Datos del alumno:

Guerra

García

Azalea

41 67 90 62

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

304189256

### 2. Datos del tutor:

Dr

Jordan Kyril

Golubov

Figueroa

### 3. Datos del Sinodal 1

M en C

Irene

Pisanty

Baruch

### 4. Datos del Sinodal 2

Dra

Ana

Mendoza

Ochoa

### 5. Datos del Sinodal 3

Dr

Luis Enrique

Eguiarte

Fruns

### 6. Datos del Sinodal 4

M en C

Iván Israel

Castellanos

Vargas

### 7. Datos del trabajo escrito

Evaluación del éxito clonal en una especie invasora: *Kalanchoe delagoensis* (Crassulaceae)

43 p

2011

# ÍNDICE

Resumen	1
INTRODUCCIÓN	3
1.1 Las invasiones biológicas	3
1.1.1 Atributos de las especies invasoras y la susceptibilidad del sitio	4
1.1.2 El proceso de la invasión biológica	6
1.2 La clonalidad	10
1.3 Asignación de biomasa (proporción raíz/tallo) y el caso de las especies invasoras	14
JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	15
2.1 Justificación	15
2.2 Objetivos	15
MATERIALES Y MÉTODO	16
3.1 Sitio de estudio	16
3.2 Historia natural de <i>Kalanchoe delagoensis</i>	17
3.2.1 Clasificación taxonómica y morfología	17
3.2.2 Distribución geográfica	17
3.2.3 Biología reproductiva	18
3.3 Métodos	19
3.3.1 Producción de semillas	19
3.3.2 Supervivencia de propágulos de <i>Kalanchoe delagoensis</i>	19
3.3.3 Producción de pseudobulbilos	21
3.3.4 Asignación de biomasa (proporción Raíz/tallo)	21
3.3.5 Evaluación del riesgo de invasión de <i>Kalanchoe delagoensis</i> usando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano	22
RESULTADOS	23
4.1 Producción de semillas	23
4.2 Supervivencia de propágulos de <i>Kalanchoe delagoensis</i>	23
4.3 Producción de pseudobulbilos	24
4.4 Asignación de biomasa (proporción raíz/tallo)	26

4.5 Evaluación del riesgo de invasión de <i>Kalanchoe delagoensis</i> usando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano	28
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	36
REFERENCIAS	38
APÉNDICE I	42

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Jordan K. Golubov Figueroa por la dirección de esta tesis, y por guiarme pacientemente a lo largo de la realización de este trabajo, que fue realizado en el Laboratorio de Ecología, Sistemática y Fisiología Vegetal, Universidad Autónoma Metropolitana, Campus Xochimilco.

Este trabajo se realizó gracias al apoyo del proyecto CONABIO GN047 “Especies ornamentales invasoras: el caso de *Kalanchoe delagoensis*” del Dr. Jordan Golubov Figueroa.

Proyecto de las líneas del Taller: Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Profesores del taller: Dr. Zenón Cano S., Dr. Víctor López, Dra. María del Carmen Mandujano, M. en C. Iván Castellanos, M. en C. Israel Carrillo, M. en C. Irene Pisanty, Biól. Gisela Aguilar y Biól. Concepción Martínez Peralta.

Agradezco especialmente a la Dra. María del Carmen Mandujano, al M. en C. Iván Castellanos y a la M. en C. Irene Pisanty quienes revisaron esta tesis.

Dr. Luis Eguiarte Fruns y Dra. Ana Mendoza Ochoa, quienes fueron sinodales.

Emiliano Sánchez y el Jardín Botánico Regional de Cadereyta por la facilitación de material biológico.

Biól. Hugo Altamirano por el apoyo en la realización de los experimentos.

Agradezco profundamente a mis padres por su apoyo constante e incondicional, y por siempre confiar en mí.

Con todo mi amor a Emmanuel (Michiru S. H.), por todo su cariño y apoyo, pero principalmente por nunca soltar mi mano.

Con cariño y admiración, para mis segundos padres Aidee y Francisco, quienes siempre han visto por mí.

Guerra-García, A. (2011). *Evaluación del éxito clonal en una especie invasora: Kalanchoe delagoensis*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 43 p.

## RESUMEN

Las especies invasoras son la segunda causa de pérdida de biodiversidad, y pueden llegar a tener efectos económicos negativos y sobre la salud humana. *Kalanchoe delagoensis* (Crassulaceae), que es conocida como “madre de millones” ya que numerosos pseudobulbilos surgen en los márgenes de sus hojas, es una especie invasora en países como Australia y Estados Unidos, y que se ha naturalizado en México, sin embargo, se desconoce las características abióticas que permiten su establecimiento y supervivencia, que son elementos esenciales para entender el proceso invasivo de *K. delagoensis*.

La población estudiada se encuentra dentro del Jardín Regional de Cadereyta, donde se colectaron alrededor de 3,500 flores secas, sin embargo, únicamente fueron encontradas dos semillas, lo que nos muestra la importancia del proceso clonal en *K. delagoensis*. Se desconoce el potencial de germinación de las dos semillas obtenidas, sin embargo, la población estudiada se mantiene fundamentalmente por clonación, proceso presente en la mayoría de las especies invasoras debido a que les confiere ventajas, principalmente durante las primeras fases del establecimiento de un población, sin embargo, la ausencia de reproducción sexual puede resultar desventajosa al disminuir la variabilidad genética y el potencial de evolución.

Se busca identificar qué condiciones de luz y agua determinan el éxito clonal en esta especie. Para ésto, se evaluó la supervivencia de pseudobulbilos sometidos a 16 tratamientos formados por cuatro niveles de luz (100, 80, 40 y 30%) y de saturación de agua (0, 25, 50 y 100%), resultando ambos factores significativos ( $p < 0.01$ ), sin embargo, la supervivencia fue alta aún en los tratamientos de 100% de luz y 0% de saturación de agua.

Se midió la producción de pseudobulbilos bajo diferentes condiciones de luz (100%, 80% y 30%), obteniéndose producción únicamente con 100%. Esto indica que la luz es el factor disparador de la producción de propágulos, por lo que se espera que en ambientes con altas incidencias de luz se verá favorecido el proceso clonal e invasivo de *K. delagoensis*.

Por otro lado, a partir de 1,000 individuos colectados en campo se obtuvo que la biomasa en la raíz explica en gran medida la del tallo ( $r^2=0.726$ ,  $p=0.001$ ), mientras que la relación raíz/tallo, utilizada como referencia del nivel de estrés hídrico, fue de 0.28. Por otra parte, en condiciones controladas las plantas

bajo 100% de luz tuvieron una relación raíz tallo de 0.18, que es significativamente superior a la encontrada bajo 80% y 30% de luz ( $p=0.001$ ). Lo anterior indica que la luz tiene un gran efecto en el estrés hídrico de la planta, y que a mayor incidencia de luz, los organismos responden invirtiendo más biomasa en la raíz para compensar la pérdida de agua en la parte aérea.

*K. delagoensis* es una especie exótica con un alto riesgo de convertirse en invasora debido a características tales como una alta supervivencia de propágulos y una gran alta producción de estos cuando se encuentra bajo estrés lumínico, además de tener una amplitud ecológica grande en cuanto a agua y luz, que podría otorgarle ventajas competitivas.



# INTRODUCCIÓN

## 1.1 Las invasiones biológicas

El problema de las especies invasoras es hoy en día la segunda causa de pérdida de diversidad biológica, sólo detrás de la pérdida del hábitat; sin embargo, sólo hasta muy recientemente la preocupación por los problemas asociados a las invasiones ha tomado importancia a nivel mundial (Sala, 2000). La introducción de especies de plantas fuera de su área natural de distribución ha sido una práctica común a lo largo de la historia humana (Villaseñor y Espinosa-García, 2004). Muchas de estas especies exóticas no representan ningún problema al inicio de su establecimiento, incluso hay numerosas especies introducidas que son ocupadas en beneficio del hombre, por ejemplo, aquellas que se emplean en la agricultura para la obtención de alimentos. Sin embargo, después de adaptarse a sus nuevas condiciones, su población puede incrementarse rápidamente hasta convertirse en un problema para la biodiversidad (Williamson y Fitter, 1996; Vitousek *et al.*, 1997). Por ejemplo, en el lago Victoria, uno de los *Great Lakes* de África, después de la introducción de la perca del Nilo (*Lates niloticus*) cerca de 200 especies de peces endémicos han desaparecido (Reinthal y Kling, 1997).

Una de las consecuencias de la globalización es el incremento de las especies invasoras (Perrings *et al.*, 2005). El crecimiento y desarrollo de sistemas de comercio a nivel mundial ha resultado en el aumento de especies que son introducidas y de la frecuencia en que esto ocurre. En algunos casos, las especies introducidas no son el producto a comercializar, sino que son transportadas de manera accidental (Perrings *et al.*, 2005).

En algunos países se han desarrollado ya sistemas o estrategias para tratar de combatir el problema de las especies invasoras. Por ejemplo, el gobierno de Canadá desde septiembre de 2004 puso en marcha la estrategia nacional *Invasive Alien Species Strategy for Canada*, cuyos propósitos prevenir la introducción de especies que pueden ser nocivas, la detección temprana y una rápida respuesta para la erradicación y control de las especies invasoras (<http://www.invasivespecies.gc.ca>).

Por otro lado, Sudáfrica cuenta ya en su legislación con una clasificación de especies invasoras y plagas o malezas, así como métodos de control (<http://www.arc.agric.za/home>); además, el Departamento de Agua y Asuntos Ambientales creó un programa llamado *Working for Water*, cuyo principal objetivo es controlar y erradicar a las especies invasoras, las cuales además de tener un gran efecto en la

biodiversidad y en los ecosistemas, consumen el 7% de los recursos hídricos de este país (<http://www.dwaf.gov.za/wfw/>).

Australia por su parte, cuenta con un sistema a través del cual evalúa el potencial de las especies de convertirse en nocivas o invasoras antes de que sean introducidas (<http://www.daff.gov.au/ba/reviews/weeds>). El Sistema de Análisis de Riesgo Australiano fue originalmente desarrollado como una herramienta empleada por el gobierno de Australia del Oeste en 1999 para evaluar el potencial para convertirse en plagas. Posteriormente, fue modificado, probado y adoptado por el Departamento de Agricultura del Gobierno de Australia. Sin embargo, este sistema ha sido ampliamente adaptado para utilizarlo en diferentes regiones del mundo (Gordon *et al.*, 2010).

El sistema australiano *Weed Risk Assessment* consiste en 49 preguntas acerca de la historia y el uso, la distribución, los requerimientos climáticos, biología y ecología de la planta que se pretende importar. Actualmente, también ha sido adoptado por las regulaciones fitosanitarias de Nueva Zelanda (Gordon *et al.*, 2008).

En México había algunos esfuerzos aislados para generar una estrategia nacional (IMTA *et al.*, 2007), y listados de especies invasoras (Villaseñor y Espinosa-García 2004) que ya planteaban la necesidad de tener información sobre especies invasoras. Recientemente, México creó su estrategia nacional para especies invasoras (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010), que plantea las necesidades, riesgos y acciones que se deben implementar en el corto, mediano y largo plazo. La estrategia plantea 3 ejes principales: la educación y la prevención, el control y la erradicación. La estrategia claramente plantea la necesidad de generar análisis de riesgo y la investigación para la prevención, control y erradicación de las especies exóticas invasoras.

### **1.1.1 Atributos de las especies invasoras y la susceptibilidad del sitio**

Se ha propuesto que la presencia de ciertas características promueve la capacidad de una planta para convertirse en invasora, aunque no todas las especies invasoras presentan cada una de estas características (Baker, 1974; Kolar y Lodge, 2001; Rejmánek *et al.*, 2005):

- La habilidad de mantener su homeostasis en un amplio rango de gradientes ambientales y por consecuencia una gran tolerancia a la variación de factores abióticos.
- Medios especiales para competencia interespecífica (por ejemplo: producción de compuestos alelopáticos).

- Gran plasticidad fenotípica.
- Dispersión de semillas facilitada por vectores, especialmente por vertebrados.
- Crecimiento relativamente rápido y grandes áreas foliares.
- Competidores eficientes.
- Autocompatibilidad pero sin autogamia completa.
- Si hay polinización cruzada, visitantes no especializados o anemofilia.
- Producción de semillas en grandes cantidades bajo condiciones favorables.
- Germinación discontinua de semillas y una gran longevidad de éstas.
- Capacidad de germinar en muchos ambientes.
- Adaptaciones para la dispersión a distancias cortas y largas.
- Clonalidad y/o propagación vegetativa.

Sin embargo, existe una gran variabilidad en cuanto a estas características entre las especies invasoras y no en todos los casos se cuenta con estudios que pongan a prueba estas características en comparación con las nativas, o los resultados en diferentes sitios y grupos parecen ser diferentes. El éxito de la invasión depende no solo de las características de la planta, sino también del hábitat (Alpert *et al.*, 2000) y de la familia taxonómica (Pysek, 1998).

Por otro lado, en estudios de asignación de biomasa realizados en plantas invasoras, se ha visto que cuando compiten con las especies nativas, las invasoras tienden a asignar más biomasa a la raíz que al tallo. Se ha propuesto que esta asignación les confiere una ventaja al permitirles capturar y utilizar los recursos en sitios con altos niveles de disturbio (Green y Galatowitsch, 2001).

Se ha propuesto que existen cinco factores que afectan la susceptibilidad del hábitat a ser invadido: la historia evolutiva, la riqueza de la comunidad, la cantidad de propágulos que llegan y su dispersión (*propagule pressure*), el disturbio y el estrés. Los sitios donde la competencia ha sido intensa en el tiempo evolutivo o que han sido perturbados por el humano por largo tiempo, son menos susceptibles a la invasión. En cuanto a la riqueza de la comunidad, es más probable la invasión en sitios con un bajo número de especies. Por otro lado, la dispersión de los propágulos está relacionada con las características del hábitat, como agentes naturales de dispersión y el grado de fragmentación, y además es favorecida por

actividades humanas. En algunos casos se ha encontrado que al incrementarse el disturbio aumenta la invasión, aunque puede ocurrir la invasión sin haber disturbio (Alpert *et al.*, 2000).

El estrés ambiental es el quinto factor que afecta la susceptibilidad de un sitio a la invasión. Hay tres tipos de estrés ambiental: baja disponibilidad de recursos, condiciones que limiten el metabolismo o la obtención de recursos (por ejemplo, altas temperaturas), y la presencia de toxinas. Se ha propuesto que las especies que no son nativas no son capaces de tolerar los niveles máximos de estrés de un sitio, además de que el estrés balancea la competencia entre las especies invasoras y las nativas. Así, bajo estrés se puede favorecer la invasión de especies debido a que éstas son mejores aprovechando la abundancia de recursos (Alpert *et al.*, 2000).

Por otro lado, también se ha encontrado que el potencial de invasión se incrementa cuando las condiciones abióticas, especialmente climáticas, del sitio recipiente o blanco son similares a las del nativo (*i.e.*, *Climate matching*, Colautti *et al.* 2006; Guo, 2006). Por tanto, las especies exóticas son más propensas a invadir ecosistemas o hábitats similares a regiones donde están establecidas.

Para determinar qué características abióticas pueden ser usadas para predecir posibles invasiones es necesario emplear métodos que nos permitan comparar el sitio recipiente con el sitio donde se distribuye de forma natural la especie; una vez identificadas estas características, se pueden mapear hábitats potenciales con alta probabilidad de invasión. Sin embargo, la distribución de las especies invasoras puede ser parcialmente controlada por mecanismos bióticos (por ejemplo: competencia, depredación, polinizadores), y está determinada por actividades y disturbios humanos, así como eventos estocásticos y azarosos (Guo, 2006).

### **1.1.2 El proceso de invasión biológica**

De acuerdo con Richardson *et al.* (2000), el proceso de invasión consiste en una serie de transiciones en las que un taxón o grupo supera barreras tanto bióticas como abióticas. La primera fase es la introducción, en la cual un organismo o su propágulo supera una barrera geográfica después de su transportación y liberación (Richardson *et al.*, 2000). A estas especies se les conoce como exóticas o no nativas, y son definidas por Pysek *et al.* (2004) como los taxa cuya presencia en cierto sitio o área se debe a causas antropogénicas, o taxa no nativos que llegan sin ayuda humana provenientes de áreas donde son también exóticas. La segunda fase es el establecimiento de poblaciones capaces de sobrevivir y reproducirse; en este punto la especie introducida ha sobrepasado barreras ambientales y ahora se considera una especie

naturalizada (Richardson *et al.*, 2000), y se define como aquella planta exótica que es capaz de sostener su población por al menos 10 años sin intervención humana directa, ya sea por reclutamiento de semillas o de *ramets*, es decir individuos fisiológicos pero genéticamente iguales (Pysek *et al.*, 2004). En este momento la probabilidad de que la especie en cuestión se extinga del sitio de introducción es baja.

Finalmente, la invasión ocurre cuando el organismo no nativo se expande y dispersa a áreas lejanas al sitio de introducción (propagación), en donde ya ha superado barreras bióticas y abióticas del área en general (Richardson *et al.*, 2000). Así, las plantas invasoras son un subconjunto de las naturalizadas que producen descendencia, generalmente en grandes cantidades, a distancias considerables de las plantas progenitoras, y que por tanto, tienen la capacidad de propagarse en una área extensa (Pysek *et al.*, 2004). Dentro de las especies invasoras hay un subconjunto llamado especies transformadoras, las cuales provocan cambios en las características y condiciones naturales de los ecosistemas en los que son introducidas (Wells *et al.*, 1986). Alpert *et al.* (2000) hace énfasis en que la definición de especie invasora debe incluir los efectos negativos que tiene el sitio al que han arribado, como es la pérdida de biodiversidad. Además, algunos autores han propuesto que puede haber especies invasoras que sean nativas debido a que aprovechan perturbaciones causadas por el hombre, o que se encuentran en hábitats humanos, como granjas y jardines (Baker, 1974; Alpert *et al.*, 2000).

Existen varias hipótesis que tratan de explicar por qué algunas especies introducidas son exitosas en el sitio recipiente, lo que puede llevarlas a convertirse en invasoras:

1. La primera hipótesis que fue propuesta atribuye el éxito de las especies exóticas a que en los sitios donde han sido introducidas están libres de sus enemigos naturales. En el caso de las plantas, los enemigos naturales son patógenos y herbívoros que controlan las poblaciones de plantas. Debido a esto, las especies exóticas tienen una ventaja competitiva sobre las especies nativas ya que, por un lado, sus poblaciones no están siendo suprimidas por sus enemigos naturales y, por otro, las especies nativas sí son atacadas y sus poblaciones se ven mermadas por sus patógenos y herbívoros naturales (Hierro *et al.*, 2005).
2. Otra hipótesis dice que las especies exóticas pueden ser dominantes en el sitio de introducción debido a que sufren cambios genéticos rápidos, los cuales están ligados con las nuevas presiones de selección de su nuevo ambiente que incluyen tanto factores bióticos como abióticos (Lee, 2002). De acuerdo con Blossey y Nötzold (1995), la evolución rápida no sólo ocurre en la presencia de organismos, sino

que puede también ocurrir en su ausencia, así las especies exóticas al ser liberadas de sus enemigos naturales pierden rasgos que les eran costosos (como los compuestos secundarios) y pueden reasignar los recursos que eran usados en la defensa e incrementar su tamaño o fecundidad.

3. Callaway y Aschehoug (2000) ponen especial énfasis en el papel que tienen los compuestos alelopáticos en el proceso de invasión. De acuerdo con estos autores, la invasión se ve favorecida debido a que los compuestos producidos por las especies invasoras son altamente inhibitorios para las plantas nativas del lugar recipiente, mientras que los vecinos naturales del lugar de origen de las plantas invasoras son más resistentes a estos compuestos.
4. Las plantas exóticas que invaden comunidades con disturbios son generalmente plantas ruderales, que son mejores competidoras y tienen una mayor tolerancia al estrés en los primeros estados sucesionales. La hipótesis del disturbio argumenta que las ruderales nativas no han experimentado el tipo ni la intensidad del disturbio que se presenta, mientras que las ruderales exóticas están adaptadas a estas condiciones. Sin embargo, se han encontrado especies exóticas en áreas alteradas por disturbios naturales, a los que, de acuerdo con esta hipótesis, las especies ruderales nativas están adaptadas (Mack *et al.*, 2000). Por otro lado, el hecho de que las invasiones biológicas son especialmente prominentes en zonas perturbadas, ha llevado a algunos a pensar que las invasiones son consecuencias primarias del disturbio, y no un componente de éste (Vitousek *et al.*, 1997).
5. El nivel de invasión en las comunidades recipientes puede deberse a la cantidad de individuos o propágulos de la especie que son introducidos a la comunidad, además de la frecuencia y el número de eventos de introducción. A esta hipótesis se le denomina presión de propágulo (*propagule pressure*) (Williamson, 1996; Mack *et al.*, 2000). Otro aspecto que debe ser tomado en cuenta son los propágulos de las plantas nativas ya que si éstos no son producidos, se encuentran en bajas cantidades o no son viables, la función reparadora de la sucesión no puede llevarse a cabo, lo que facilita la invasión (Rejmánek *et al.*, 2005).

Se han hecho otras propuestas que relacionan las características de la especie invasora con las del ecosistema, a estos modelos se les llama de “llave-candado” y suponen que la especie invasora es exitosa cuando sus características son puestas bajo condiciones que favorezcan dichas características en su nuevo ambiente. Esto quiere decir que las características que fomentan la invasión son ventajosas únicamente si se encuentran bajo ciertas condiciones. (Heger y Trepl, 2003).

Uno de estos modelos es el de “Pasos y etapas” (Heger y Telp, 2003), el cual visualiza al proceso de invasión como una escalera en la que cada escalón representa una etapa del proceso de invasión: inicialmente está la presencia en su hábitat natural, el primer escalón es la presencia en una nueva área, el segundo el establecimiento espontáneo, el tercero el establecimiento permanente, y finalmente el cuarto escalón representa la propagación. El primero y segundo escalones se enfocan a nivel de individuos mientras que el tercer escalón considera a una población fundadora; el último escalón toma en cuenta a todas las nuevas poblaciones y sus dificultades. Este modelo considera que las características de la especie necesitan ser situadas en cada escalón de acuerdo con las condiciones del hábitat que está siendo invadido. La principal diferencia de este modelo con el de Richardson *et al.* (2000) antes mencionado es que no sólo describe barreras o escalones, sino que los relaciona con cada etapa de invasión (Heger y Telp, 2003) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Modelo de pasos y etapas en el que se muestran posibles amenazas para una planta invasora y las características que incrementan su probabilidad de éxito, relacionadas con las etapas de invasión. Tomado de Hager y Trelp (2003).

Fase de invasión	Factores que determinan el proceso de invasión	
	Posibles problemas a los que se enfrenta la planta	Características favorables para la planta
Escalón 1: Inmigración	El éxito en esta fase depende en gran medida de actividades humanas.	
Escalón 2: -Germinación -Crecimiento hasta madurez -Reproducción	-Depredación -Competidores -Condiciones abióticas desfavorables -Falta de parejas para la reproducción sexual	-Mecanismos de defensa contra depredadores -Medios de competencia especializados -Gran amplitud ecológica -Clonalidad
Escalón 3: -Crecimiento poblacional	-Estocasticidad demográfica, genética y ambiental -Falta de lugares adecuados en el vecindario inmediato de los individuos fundadores	-Variabilidad genética -Clonalidad -Tasa de crecimiento alta
Escalón 4: -Colonización de nuevos sitios	-Falta de sitios adecuados cercanos de acuerdo a la capacidad de dispersión -Ausencia de medios adecuados para la dispersión	-Gran amplitud ecológica -Producción de gran cantidad de propágulos -Dispersión por medios no especializados

## 1.2 Clonalidad

Uno de los atributos de las especies invasoras considerado importante es su capacidad de reproducción asexual y/o clonalidad. Entre los organismos modulares, que son aquellos que poseen en unidades básicas que se repiten a medida que el individuo crece, la clonalidad es un mecanismo por el cual un individuo potencialmente puede dar origen a otro individuo fisiológico, pero idéntico genéticamente, a partir de tejido meristemático. Por otro lado, en la reproducción sexual no se presentan procesos meióticos y se forman embriones diploides de forma asexual, a este proceso se le conoce como apomixis o agamosperimia (Mandujano, 2007; Mendoza y Burgeff, 2009).

La clonalidad es una característica común a la mayoría de las 30 especies de plantas consideradas más invasivas a nivel mundial (Global Invasive Species Program, 2008), y a otras 62 especies más de plantas que son invasoras en Estados Unidos (<http://www.nps.gov/plants/alien/fact.htm>). En la Figura 1, se observa que la capacidad de llevar a cabo procesos clonales es más conspicua en las plantas herbáceas, sin embargo, la mayoría de las especies leñosas también la presentan. Esto nos lleva a pensar que este mecanismo puede ser importante en el proceso de invasión de nuevos sitios.

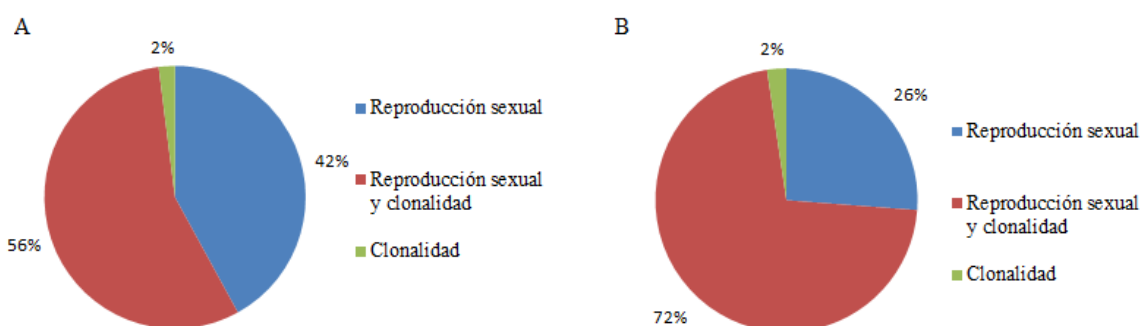


Figura 1. Mecanismos a través de los cuales se forman individuos fisiológicos en las plantas invasoras leñosas (A) y herbáceas (B) presentes en las listas de las 100 más dañinas y de las plantas invasoras en Estados Unidos.

Los organismos clonales pueden estudiarse desde diferentes niveles (Mandujano, 2007): el módulo es el nivel más sencillo, es la unidad de construcción básica que se repite a medida que un individuo crece y se define de acuerdo con la biología propia de la especie. Los individuos en una población pueden estar representados por aquellos que se originan a partir de un cigoto, a los cuales se les denomina *genets*; y por los individuos provenientes de varias células meristemáticas genéticamente idénticas a la planta progenitora pero fisiológicamente independientes, los cuales reciben el nombre de *ramets* (Harper, 1977).



Debido a que algunos grupos de plantas tienen un crecimiento y dispersión considerables, es posible encontrar a los *ramets* tanto en grandes densidades como abarcando áreas grandes. Finalmente el módulo es la unidad de construcción básica que se repite a medida que el individuo crece y potencialmente puede originar un *ramet* (Richards, 1990).

Los procesos a través de los cuales se pueden formar los *ramets* son: reiteración traumática, en el cual el estrés induce la formación de un nuevo individuo; reiteración programada, en el que la formación de un nuevo individuo clonal es parte normal del desarrollo y surge a partir de las células indiferenciadas de un meristemo (Mandujano, 2007). Estos tipos pueden subdividirse en dos: uno corresponde a la formación de *ramets* sin conexión, cuando no están directamente conectados con la planta parental por medio de tejido vascular, no provienen de estructuras modificadas de tallo o raíz, pueden ser dispersados a una distancia considerable de la planta parental por factores bióticos o abióticos; el segundo tipo corresponde a *ramets* con conexión, los cuales se encuentran unidos inicialmente a la planta parental por medio de tejido vascular. Sin embargo, es posible que se separen y el *ramet* forme un individuo fisiológicamente independiente; en este caso las estructuras formadoras de *ramets* generalmente provienen de tallos y raíces (Jackson, 1985; Mandujano, 2007).

La propagación clonal sin conexión se ha agrupado en cuatro tipos (Mandujano, 2007):

- Meristemo axilar que se desarrolla y forma una planta adulta independiente de la madre.
- Gema o bulbilo, en cuyo caso las nuevas plantas se producen a través del crecimiento de un meristemo o del crecimiento de una planta pequeña especializada.
- La agamosperma o apomixis, que corresponde a la reproducción asexual, que incluye los procesos en los que no se lleva cabo meiosis y se forman embriones diploides asexualmente.
- La poliembrionía por división que es la producción de más de un embrión a partir de un solo cigoto fecundado.

En el caso de la gema o bulbilo cabe señalar que estos son derivados de las inflorescencias o estructuras sexuales de angiospermas, dando lugar al fenómeno de pseudoviviparidad. Por otro lado, los pseudobulbilos no se originan a partir de estructuras sexuales (Elmqvist y Cox, 1996).

En el caso de los *ramets* con conexión encontramos diferentes tipos, como son los estolones; tallos horizontales subterráneos llamados rizomas; división de bulbos (tallos subterráneos que almacenan gran

cantidad de nutrientes); y formación de brotes en la raíces de muchos árboles, llamados chupones (Gurevitch *et al.*, 2002).

La producción de estructuras clonales se ha relacionado con plantas que habitan a altas latitudes y altitudes, en zonas que presentan una gran estacionalidad y con escasez de agua, como son sitios alpinos y tundra, y zonas áridas o semiáridas (Lee y Harmer, 1980; Elmqvist y Cox, 1996). Se ha sugerido que la clonalidad está relacionada con sitios que tienen una corta temporada con condiciones adecuadas para el crecimiento y la reproducción. Los propágulos clonales tienen como ventaja que son de mayor tamaño que las semillas, llevan una mayor reserva de agua y nutrientes, y desarrollan raíces rápidamente; en consecuencia tienen un mayor éxito de establecimiento (Elmqvist y Cox, 1996).

Así, la clonalidad es considerada una adaptación ya que permite la permanencia y dispersión de un *genet* cuyo genotipo es exitoso en el medio que se encuentra, es menos costosa que la reproducción sexual (Mandujano, 2007), hace posible el mantenimiento y crecimiento de las poblaciones en condiciones adversas para la reproducción sexual (Lee y Harmer, 1980).

Sin embargo, la recombinación genética resultado de la reproducción sexual por entrecruza, puede proveer genotipos potencialmente más exitosos que los resultantes de autogamia, reproducción asexual o clonalidad, porque conlleva a un aumento de la variabilidad genética (Baker, 1974). Una alta diversidad genética en una población de una especie introducida permite tener un mayor potencial de evolución, lo cual puede promover e incrementar la probabilidad de invasión (Sakai *et al.*, 2001; Mergeay *et al.*, 2006).

Pese a lo anterior, se ha encontrado que las especies que cuentan con mecanismos clonales, tienen ventaja durante las primeras etapas de colonización de un nuevo sitio (Sakai *et al.*, 2001), incluso hay estudios que encuentran una correlación positiva entre mecanismos de clonalidad y la probabilidad de invasión (Lui *et al.*, 2006). Dentro de las ventajas que otorga la clonalidad en el proceso de invasión está que ayuda a invadir sitios con una gran heterogeneidad ambiental con un mayor éxito en el establecimiento, contribuye a la ocupación espacial a una escala local, aumentando con esto el riesgo de propagación, y es una alternativa cuando no se encuentran suficientes individuos cercanos para llevar a cabo la reproducción sexual (Lui *et al.*, 2006). Sin embargo, generalmente se acepta las poblaciones clonales son genéticamente más homogéneas que aquellas con reproducción sexual, lo cual las hace más susceptibles a algún patógeno o enemigo biológico que puede mermar de forma importante la población (Sakai *et al.* 2001), aunque se acuerdo con Araki *et al.* (2007), aún poblaciones que presenta procesos

clonales pueden tener una diversidad genética relativamente alta pues con un pequeño número de semillas que sean reclutadas por año es suficiente para mantener la diversidad genética de la población.

### **1.3 Asignación de biomasa (proporción raíz/tallo) y el caso de las especies invasoras**

El carbono y los nutrientes que son capturados por la planta deben ser asignados a algún órgano o tejido, lo cual afecta las posteriores tasas de captura de carbono, agua y nutrientes (Shipley y Meziane, 2002). El incremento en la biomasa de una planta se encuentra balanceado entre el crecimiento de nuevas hojas y el crecimiento de la raíz. Por un lado, las hojas tienen un efecto positivo en la síntesis de carbohidratos, mientras que la raíz tiene un efecto directo en el balance hídrico de la planta (diferencia entre el agua que es tomada por la planta y la que pierde). El control de los dos procesos respecto a la producción de biomasa puede ser considerado óptimo cuando la biomasa es la máxima en el tallo sin poner en estrés hídrico al organismo (Schulze *et al.*, 1983).

El incremento en biomasa en hojas y tallo implica mayor evaporación, por el contrario, el crecimiento de la raíz permite mayor absorción de agua aunque no provee beneficios en términos de producción fotosintética. Así, para alcanzar el óptimo de la proporción raíz/tallo es necesario que el incremento en la biomasa en la raíz sea del mínimo posible pero siendo capaz de satisfacer el aumento de la demanda de agua debido a las nuevas hojas (Schulze *et al.*, 1983). Por tanto, una mayor asignación de biomasa será favorecida en las hojas y en el tallo si la luz es el recurso limitante, mientras que se favorecerá en la raíz si los nutrientes minerales o el agua son los recursos que limitan el crecimiento (Shipley y Meziane, 2002).

Las especies de zonas áridas tienden a presentar una reducción del área foliar como respuesta a condiciones ambientales en las que hay una mayor evaporación en relación con el agua disponible en el suelo (Schulze *et al.*, 1983). Tradicionalmente se aceptaba que las raíces de las plantas de estos sitios tienen un rápido crecimiento ya que esto les puede conferir una ventaja competitiva, además de tener un desarrollado sistema radicular, es decir, una alta proporción raíz/tallo en comparación con plantas de ambientes con mayor disponibilidad de agua (Monk 1966; Barbour, 1973). Además, debido a la corta duración del periodo de lluvias, el establecimiento de las semillas depende de que la raíz tenga un crecimiento lo suficientemente rápido para que la planta se establezca en un suelo profundo antes de que se seque la capa superficial, lo cual implicaría una mayor proporción raíz/tallo en plantas xerófitas jóvenes, aunque el crecimiento de la raíz puede disminuir con la edad (Barbour, 1973).

Sin embargo, opuesto a lo anterior, algunos autores han encontrado una mayor asignación de biomasa en la raíz al incrementarse la edad de la planta. Esto se debe a que la tasa neta de absorción de nutrientes por unidad de biomasa en la raíz disminuye en relación con la tasa neta de ganancia de carbono por unidad de masa foliar; es decir, las raíces viejas son menos eficientes en la absorción de agua y nutrientes (Shipley y Meziane, 2002).

En general, los sistemas de raíces difieren de acuerdo al tipo de crecimiento e incrementan de acuerdo con el tamaño aéreo de la planta, siendo los de menor tamaño aquellos de plantas anuales, mientras que los mayores pertenecen a árboles (Schenk y Jackson, 2002; Shipley y Meziane, 2002). Las raíces de muchas xerófitas de zonas rocosas son superficiales y están adaptadas a la profundidad a la que penetra el agua de las lluvias. Dentro de las plantas con esta característica se encuentran las suculentas, que tienen un sistema de raíces poco desarrollado y a escasa profundidad; además, las suculentas tienen una gran capacidad de almacenar agua y no necesitan asignar biomasa para la continua exploración de suelos profundos (Barbour, 1973; Smith *et al.*, 1997).

Se han descrito algunos patrones en la proporción raíz/tallo de acuerdo con el tipo de planta y su ambiente. En general, si las condiciones ambientales causan estrés a la planta, resultará en una mayor asignación de biomasa en la raíz y consecuentemente una proporción relativamente alta de raíz/tallo (Barbour, 1973; Von Willert *et al.*, 1992).

Si bien la proporción en que se asigna la biomasa en tallo y raíz proporciona una medida comparativa que nos permite conocer el desempeño de la planta, en las especies de sitios áridos es necesario hacer una cuidadosa interpretación debido a que las plantas pueden tener estructuras que almacenan agua. (Von Willert *et al.*, 1992).

Para las especies invasoras, se ha encontrado que en, algunos casos, cuando se encuentran compitiendo con las especies nativas, las invasoras tienden a asignar más biomasa a la raíz que a tallo. Se ha propuesto que esta asignación de recursos les confiere una ventaja al permitirles capturar y utilizar los recursos en sitios con altos niveles de disturbio (Green y Galatowitsch, 2001).

En contraste con lo reportado por Green y Galatowitsch (2001), Pattison *et al.* (1998) no encontraron diferencias significativas al comparar la relación raíz/tallo de especies nativas de la selva de Hawaii, con la de especies invasoras bajo diferentes condiciones de luminosidad. Sin embargo, es importante señalar que los estudios de asignación de biomasa en especies invasoras son escasos.

## JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

### 2.1 Justificación

Las especies invasoras son la segunda causa de pérdida de biodiversidad, e incluso pueden llegar a tener efectos económicos y sobre la salud humana. *Kalanchoe delagoensis* (Crassulaceae) es una especie originaria de Mozambique y Madagascar, que se ha empleado como planta de ornato debido a sus llamativas inflorescencias. Se reporta como especie invasora en países como Australia y Estados Unidos, y actualmente se tiene evidencia de que se ha naturalizado en México, en estados como Yucatán, Querétaro, Veracruz, Hidalgo, entre otros estados.

Algunas especies de este género, incluyendo *K. delagoensis*, son conocidas como “madre de millones” ya que numerosos pseudobulbilos surgen en los márgenes de sus hojas. Es necesario conocer cuál es la forma de dispersión y qué características abióticas permiten el establecimiento y supervivencia de los propágulos; estos elementos son esenciales para entender el mecanismo por el cual se propaga *K. delagoensis*, así como su potencial para invadir nuevas áreas.

### 2.2 Objetivos

El objetivo general del trabajo es:

- Identificar qué condiciones abióticas, en particular de luz y agua, determinan el éxito del establecimiento clonal y sexual de *Kalanchoe delagoensis*.

Los objetivos particulares son:

- Determinar si hay reproducción sexual por semilla y la viabilidad de ésta.
- Identificar qué tipo de propagación de *Kalanchoe delagoensis* (a través de hoja o pseudobulbilos) es más exitoso en su establecimiento y supervivencia.
- Determinar el efecto de la incidencia de luz sobre la producción y crecimiento de los propágulos de *Kalanchoe delagoensis* en condiciones controladas.
- Determinar el efecto de la cantidad de agua disponible en el suelo sobre el crecimiento de los pseudobulbilos y de las hojas de *Kalanchoe delagoensis*.
- Calcular la proporción raíz/tallo de los individuos colectados en campo, para conocer si se encontraban bajo condiciones de estrés.
- Evaluar el riesgo de la población estudiada de *K. delagoensis* de convertirse en una especie invasora empleando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano.

## MATERIALES Y MÉTODO

### 3.1 Sitio de estudio

#### 3.1.1 Localización geográfica

El Jardín Botánico Regional de Cadereyta se localiza al sureste de la ciudad de Cadereyta de Montes, Querétaro, entre las coordenadas geográficas 20° 41' 15.8" N y 99° 48' 17.7"O, a una altitud de 2046 m (<http://www.concyteq.edu.mx/Jardin%20Botanico/paginaprincipal.htm>). Se encuentra dentro de la Zona Árida Queretano-Hidalgense o Semidesierto Queretano Hidalgense, que es una porción territorial disyunta del Desierto Chihuahuense que abarca parte de los estados de Querétaro, Hidalgo y Guanajuato (Figura 2, Sánchez *et al.*, 2007).

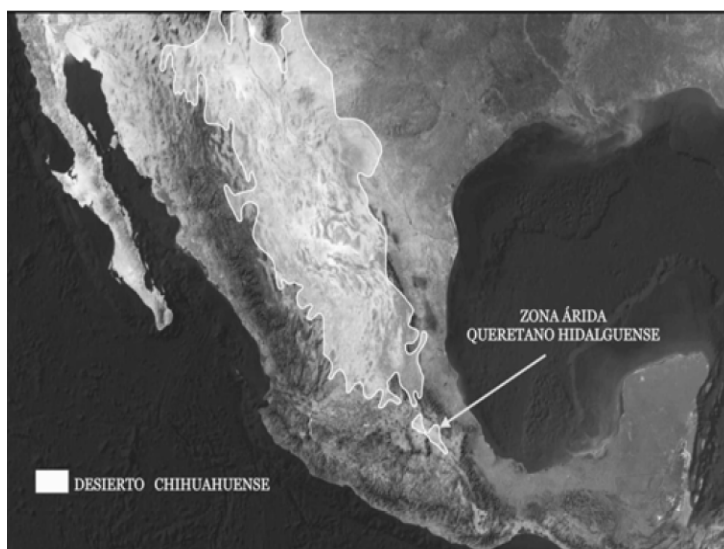


Figura 2. Desierto Chihuahuense y Zona Árida Queretano Hidalgense. Tomado de Sánchez *et al.*, 2007.

La vegetación natural corresponde a matorral xerófilo crasicaule. El clima es BS1kw(w), (semiseco templado con lluvias en verano) con temperatura promedio anual 12°-19°C y precipitación anual de 550 mm. El suelo, de origen volcánico, es una mezcla de Vertisol pélico y Feozem háplico (<http://www.concyteq.edu.mx/Jardin%20Botanicopaginaprincipal.htm>).

El Jardín Botánico Regional de Cadereyta fue fundado en 1991. Está bajo la administración de la Secretaría de Educación del Gobierno del Estado de Querétaro y está adscrito al Consejo de Ciencia y Tecnología de la misma entidad. En 1952 se instaló un vivero en donde se plantaron *Yucca filifera* y *Yucca valida* en 5 hectáreas. Posteriormente el predio volvió a ser un agostadero (<http://www.concyteq.edu.mx/Jardin%20Botanico/paginaprincipal.htm>).

La colecta del material vegetativo y las mediciones de radiación se llevaron a cabo dentro del Jardín Botánico los días 18 y 19 de febrero de 2009, en la zona que se encuentra frente a las oficinas y colecciones.

### **3.2 Historia Natural de *Kalanchoe delagoensis***

#### **3.2.1 Clasificación taxonómica y morfología**

*Kalanchoe delagoensis* Ecklon y Zeyher (Enum. Pl. Afric. Austral., 3:305, 1837).

Sinonimias: *Bryophyllum delagoense* (Ecklon y Zeyher) Schinz (1900) e incluye *Bryophyllum tubiflorum* Harvey (1862), *Kalanchoe tubiflora* (Harvey) Hamet (1912), *Kalanchoe verticillata* Scott Elliot (1891), *Bryophyllum verticillatum* (Scott Elliot) A. Berger (1930) y *Gaeya purpurea* Constantin y Poisson (1908).

Plantas perennes, glabras de 0.2 a 2 m de altura que crecen en manchones densos; tallos erectos simples, hojas ternadas a aparentemente opuestas o alternas, sésiles, usualmente erectas, subcilíndricas, de color rojo grisáceo, con pseudobulbilos en la parte terminal. La inflorescencia es compacta de 10-25 cm, cáliz campanulado, rojizo (Egglí, 2003).

#### **3.2.2 Ubicación geográfica**

El kalancho (género *Kalanchoe*) es un grupo originario de Mozambique y Madagascar encontrado en pastizales abiertos y pendientes rocosas (Egglí, 2003). Las especies del género se encuentran ampliamente distribuidas por diversas introducciones principalmente de la industria hortícola en países tropicales y subtropicales. En México la distribución de *Kalanchoe delagoensis* se tiene registrada para los estados de Querétaro, Veracruz e Hidalgo (REMIB), aunque se ha observado en Tamaulipas, San Luis Potosí, la Península de Yucatán y en el Distrito Federal (J. Golubov com. pers.). Se piensa que escapó de su uso ornamental en Australia y se naturalizó después de la Segunda Guerra Mundial (Hannan-Jones y Playford, 2002); en otros países donde se ha cultivado y posteriormente se ha naturalizado son México, Sudáfrica y E.U.A (<http://environment.gov.au/biodiversity/trade-use>).

En México se tienen registradas ocho especies (*K. pinnata*, *K. delagoensis*, *K. blossfeldiana*, *K. fedtschenkoi*, *K. daigremontiana*, *K. calcynum*, *K. laciniata* y *K. integra*, REMIB), de las cuales cuatro se consideran naturalizadas (*K. blossfeldiana*, *K. fedtschenkoi*, *K. pinnata* y *K. delagoensis* (Meyran-García y López-Chávez, 2003; Villaseñor y Espinosa-García, 2004). Las especies *K. delagoensis* y *K. daigremontiana*, así como el híbrido resultante de estas dos, son consideradas plagas altamente nocivas.

La invasión de *K. delagoensis* es preocupante debido a que, en casos como el de Australia, la densidad de la infestación de esta especie es tal que las especies nativas son excluidas ([environment.gov.au/biodiversity/trade-use](http://environment.gov.au/biodiversity/trade-use)).

### 3.2.3 Biología reproductiva

Algunas especies del género *Kalanchoe* son conocidas como “madre de millones” debido a que numerosos pseudobulbilos surgen de tejido meristemático en los márgenes de sus hojas, los cuales se desprenden y dan origen a un clon o *ramet* fisiológicamente independiente de la planta parental pero genéticamente igual al progenitor (Raven, 1992).

De acuerdo con estudios filogenéticos moleculares, *K. daigremontiana* y *K. delagoensis* son especies hermanas (Gehrig *et al.*, 2001). Estas especies poseen sólo una copia del gen *LEAFY COTYLEDON (LEC1)* que se expresa durante la embriogénesis para la síntesis de la proteína *LEC1* que confiere tolerancia a la desecación, sin embargo, se ha probado la ausencia de esta proteína en ambas especies debido a una delección de 20 nucleótidos, lo que consecuentemente lleva a una nula reproducción vía semilla (Garcês *et al.*, 2007). Por tanto, los organismos con dicha mutación únicamente pueden formar nuevos individuos a través de la clonalidad. Lo anterior contradice el híbrido resultado de la cruce entre estas dos especies reportado como altamente invasivo ([environment.gov.au/biodiversity/trade-use](http://environment.gov.au/biodiversity/trade-use)), lo que podría indicar que no todas las poblaciones presentan la mutación reportada por (Garcês *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos en un estudio realizado en Venezuela por Herrera y Nassar (2009) con *K. daigremontiana*, también se contraponen con los obtenidos por Garcês *et al.* (2007). Por ejemplo, Herrera y Nassar (2009) encuentran que cada individuo *K. daigremontiana* produce más de 16,000 semillas por año y que éstas se encuentran bien representadas en el banco de semillas, lo que sugiere que la reproducción sexual es exitosa y la mutación reportada por Garcês *et al.* (2007) se encuentra en baja frecuencia o no está presente en la población. Sus resultados muestran un porcentaje de viabilidad y germinación de semillas bajo, y que además decrece en el tiempo; por otro lado, la supervivencia de pseudobulbilos es mayor al 75%.

En cuanto a la polinización en esta especie, se reporta que no requiere de polinizadores especializados, además de ser autógama. En relación con la dispersión de semillas, pueden propagarse grandes distancias a través del viento. Estas últimas características son esperadas en especies invasoras de acuerdo con Baker (1974), ya que les confieren una ventaja al no necesitar de otros organismos ni



individuos de la misma especie para la reproducción sexual, así como de animales que funcionen como vectores para la dispersión de semillas.

Las especies *K. daigremontiana* y *K. delagoensis* forman pseudobulbilos que están constituidos por raíces secundarias, tallo y dos pares de hojas, y se encuentran unidos a la hoja parental por una estructura llamada pedestal de hoja. Estos elementos son visibles, aún antes de que los pseudobulbilos se desprendan de la planta parental, y poseen una reserva de almidón y agua que aprovechan durante el establecimiento (Johnson, 1934). Sin embargo, se desconocen los mecanismos por los cuales se separan de la hoja y se dispersan.

En el caso de *K. delagoensis* sus hojas son cilíndricas y tienen márgenes enteros excepto en los ápices, donde son serradas; entre las muescas originadas en esta zona serrada se encuentran zonas meristemáticas a partir de las cuales surgen los pseudobulbilos (Stoudt, 1938).

### **3.3 Métodos**

#### **3.3.1 Producción de semillas**

Se recolectaron de forma aleatoria 70 infrutescencias de *K. delagoensis* que se encontraban en la zona de colecta dentro del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, cada una de las cuales estaba conformada por entre 40 y 70 frutos. Cada individuo de *K. delagoensis* forma solo un inflorescencia apical, por lo tanto, las 70 infrutescencias colectadas provenían de individuos diferentes. Los frutos fueron disectados y se buscaron semillas dentro de los carpelos de la flor empleando un microscopio estereoscópico.

#### **3.3.2 Supervivencia de propágulos de *Kalanchoe delagoensis***

En el Jardín Botánico Regional de Cadereyta se tomaron medidas de luz fotosintéticamente activa (PAR) en tres periodos de tiempo a lo largo del día: entre las 10:00 a.m. y 12:30 p.m.; entre la 1:00 p.m. y las 2:00 p.m.; y entre las 4:00 p.m. y 5:30 p.m. Las medidas se tomaron en diez puntos donde se encontraron pseudobulbilos recientemente establecidos y en diez puntos cercanos a los anteriores en donde no se hallaron propágulos de *K. delagoensis*. En un punto se midió la PAR empleando un fotómetro (LICOR lightmeter LI-259) por cinco minutos y se promediaron las medidas obtenidas durante este tiempo; se repitió el procedimiento en cada uno de los 20 puntos seleccionados.

Posteriormente se tomaron mediciones de PAR bajo condiciones controladas en la Ciudad de México. En este caso se situó el sensor del fotómetro dentro de una maceta vacía de 10 cm de diámetro y

12 de alto, y sobre esta una malla que permitía el paso del 80% de luz; se repitió este procedimiento con mallas de 40 y 30% de luz; y para 100% de luz, en cuyo caso no se empleó malla. Cada dato corresponde al promedio de dos minutos de mediciones, y se realizó una medición de cada porcentaje de luz en diez macetas entre las 10 a.m. y las 12:30 p.m.; nuevamente se tomaron mediciones siguiendo el mismo procedimiento entre las 4:30 p.m. y 5:30 p.m. Para comparar las mediciones de PAR en campo con las obtenidas en el invernadero con las diferentes mallas, se llevó a cabo una prueba de ANOVA, en donde la variable de respuesta fue la PAR y la categórica fue el sitio y la hora donde se tomaron las mediciones; posteriormente se realizó una prueba de Tukey.

Se realizó un experimento para determinar la supervivencia de propágulos de *Kalanchoe delagoensis* bajo diferentes condiciones de luz y agua. Para ello se prepararon macetas en donde se colocaría el material biológico. Primero, se realizó una mezcla constituida por 50% de tierra negra comercial y 50% de agrolita. Esta mezcla se agregó a macetas y se igualó el peso de éstas a 130 g; posteriormente se colocaron las macetas en charolas con agua por 24 horas y se estandarizó el peso a 250 g agregando o retirando sustrato húmedo. Con base en la diferencia entre el peso seco y húmedo del sustrato se obtuvo la cantidad de agua necesaria para que la tierra se encontrara a 50 y 25% de saturación de agua.

Se formaron 16 tratamientos a partir de la combinación de cuatro niveles de saturación de agua: 0%, 25%, 50% y 100%; y cuatro niveles de luz: 100%, 80%, 40% y 30%. Cada uno de estos tratamientos representado por 25 macetas con pseudobulbilos, cinco macetas con hojas y cinco macetas controles. Previamente los pseudobulbilos y las hojas se obtuvieron retirándolos manualmente de las plantas colectadas en el área de estudio; se colocaron tres unidades de una estructura por maceta, y cada maceta fue cubierta con malla del porcentaje de luz correspondiente. Se realizaron un menor número de réplicas de hojas debido a que en una prueba piloto previa no se registró establecimiento de estas.

Las macetas fueron colocadas dentro de un invernadero ordenadas de forma aleatoria. Diariamente cada maceta fue pesada y se le agregó el agua necesaria de acuerdo con porcentaje de saturación de agua que le correspondía, excepto en las que la saturación de agua era del 100% ya que éstas se encontraban sobre charolas con agua. La supervivencia de cada pseudobulbilo y de cada hoja también se registró. El experimento se mantuvo por 9 semanas. Los datos se analizaron con un modelo lineal generalizado con distribución binomial del error ya que la variable de respuesta es una proporción (Crawley, 2004), y

posteriormente las curvas de sobrevivencia los diferentes niveles de agua y luz fueron comparados entre si empleando pruebas de  $\chi^2$ .

### **3.3.3 Producción de pseudobulbilos**

Al concluir el experimento anterior se observó que los pseudobulbilos que se encontraban en macetas con 100% de luz comenzaban a desarrollar pseudobulbilos al crecer (número de macetas con plantas con pseudobulbilos=12; número de plantas con pseudobulbilos=16), mientras que bajo porcentaje menores de incidencia de luz (80, 40 y 30%) la cantidad de plantas que desarrollaron pseudobulbilos fue cero en la mayoría de los casos. Esto nos lleva a pensar que la luz es un factor determinante en la producción de propágulos de *K. delagoensis*.

Por lo tanto, para poner a prueba la hipótesis de que la incidencia de luz afecta la producción de pseudobulbilos, se llevó a cabo otro experimento similar al anterior, en el que se empleó una mezcla de 50% de agrolita y 50% de tierra negra comercial, pero se colocaron 5 pseudobulbilos por maceta y con variación únicamente en el factor luz. Se tuvieron tres tratamientos: 100%, 80% y 30% de luz, con 100% de saturación de agua, cada uno representado por 25 réplicas (macetas). Cada semana se registró la supervivencia de los pseudobulbilos y al crecer estos se registró la producción de nuevos pseudobulbilos en las zonas terminales de las hojas.

### **3.3.4 Asignación de biomasa (proporción raíz/tallo)**

Para obtener la proporción raíz/tallo de individuos de *K. delagoensis*, la cual es un indicador comparativo del estrés hídrico, se siguió el siguiente procedimiento: se colectaron alrededor de 1000 individuos de *K. delagoensis* en las instalaciones del Jardín Botánico Regional de Cadereyta, los cuales se pesaron, posteriormente se mantuvieron en una estufa por 24 horas a una temperatura de 80°C. Nuevamente se pesaron, para después separar la raíz de la parte aérea obtener el peso de cada una de estas. Se obtuvo la proporción raíz/tallo, es importante señalar que se incluyó el peso de las hojas dentro del tallo. Finalmente se llevó a cabo una regresión del peso del tallo contra peso de raíz.

Por otro lado, una vez concluido el experimento de producción de pseudobulbilos, se obtuvo el peso fresco, peso seco y la proporción raíz/tallo de las plantas empleadas. Para ese tiempo los individuos tenían 5 meses de edad y habían permanecido bajo 100% de saturación de agua. Se tenían tres tratamientos: 100, 80 y 30% de luz, cada uno representado por 25 macetas, cada una de las cuales tenía 5 individuos. Por tanto, se tenían un total de 125 plantas por tratamiento. Se realizaron tres pruebas de ANOVA y de Tukey

para comparar el peso seco y fresco, así como la relación raíz/tallo, siendo los tratamientos de luz la variable causal, mientras que el peso seco, el peso fresco y la relación raíz/tallo son las variables de respuesta (Zar, 1996). Para normalizar los datos y cumplir con los supuestos de la prueba de ANOVA se transformaron los datos: para el caso del peso fresco se elevaron a la 0.2 potencia ( $x^{0.2}$ ), los de peso seco a la 0.4 potencia ( $x^{0.4}$ ), mientras que los de la proporción raíz/tallo se sacó su raíz cuadrada por el arcoseno ( $x'=\arcsen\sqrt{x}$ ) (Zar, 1996).

### **3.3.5 Evaluación del riesgo de invasión de *Kalanchoe delagoensis* usando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano**

El Sistema de Análisis de Riesgo Australiano consiste en 49 preguntas (Apéndice I) acerca de la historia y el uso, la distribución, los requerimientos climáticos, biología y ecología de la planta que se pretende importar (Gordon *et al.*, 2008). El puntaje de este sistema de análisis va de 0 a 10; si se obtiene un valor menor a 1 se acepta la introducción de la especie; si va de 1 a 6 se somete a otras evaluaciones, mientras que si el puntaje es mayor de 6 se rechaza su ingreso (Gordon *et al.*, 2010).

Para la evaluación de *K. delagoensis* se empleó una guía elaborada por Gordon *et al.* (2010), mientras que el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano en formato de hoja de Excel está disponible en <http://www.daffa.gov.au/ba/reviews/weeds/system>.

## RESULTADOS

### 4.1 Producción de semillas

Se examinaron 70 infrutescencias colectadas en el sitio de estudio, cada una de las infrutescencias está constituida por entre 40 y 70 frutos. En total, se disectaron y se buscaron semillas en alrededor de 3, 500 frutos. Sin embargo, sólo en dos frutos se encontró una semilla en cada uno, esto quiere decir que la proporción fruto/semilla fue baja (0.00057).

Debido a la baja cantidad de semillas obtenidas, no fue posible llevar a cabo ninguna prueba o experimento de germinación para comprobar su viabilidad.

### 4.2 Supervivencia de propágulos de *Kalanchoe delagoensis*

El promedio de las mediciones de PAR en el área de estudio y bajo condiciones controladas se muestran en los Cuadros 2 y 3. Los resultados del ANOVA y de la prueba de Tukey indican que no hay diferencias significativas entre la PAR en los sitios con pseudobulbilos en las distintas horas del día en que se llevaron a cabo las mediciones, con la PAR en condiciones controladas empleando malla de 30% ( $p = 0.72$ ) y 40% de luz ( $p > 0.05$ ). Esto significa que las condiciones de campo donde hay pseudobulbilos son similares en incidencia de PAR a las simuladas con malla de 60 y 70% en condiciones experimentales.

Cuadro 2. Promedios de PAR ( $\pm$  DE) registrados en el área de estudio.

Hora	PAR en sitios con pseudobulbilos ( $\mu\text{mol/s/m}^2$ )	PAR en sitios sin pseudobulbilos ( $\mu\text{mol/s/m}^2$ )
10:00 -12:30	350.4 $\pm$ 340.6	1254.2 $\pm$ 404.9
13:00 -14:00	355.4 $\pm$ 360.8	1421.4 $\pm$ 557.8
16:00 -17:30	52.9 $\pm$ 38.1	78.7 $\pm$ 50.4

Cuadro 3. Promedios de PAR ( $\pm$  DE) registradas bajo condiciones controladas en el D.F.

Hora	100% de PAR ( $\mu\text{mol/s/m}^2$ )	80% de PAR ( $\mu\text{mol/s/m}^2$ )	60% de PAR ( $\mu\text{mol/s/m}^2$ )	30% de PAR ( $\mu\text{mol/s/m}^2$ )
10:00 -12:30	914.2 $\pm$ 161.5	497.5 $\pm$ 116.4	355.7 $\pm$ 85.7	231.2 $\pm$ 50.3
16:30 -17:30	382.3 $\pm$ 80	183.1 $\pm$ 41.4	125.3 $\pm$ 27.3	63.9 $\pm$ 14.2

En cuanto a la supervivencia de las hojas, ninguna enraizó y eventualmente todas murieron, lo cual nos muestra que las hojas de *K. delagoensis* no son propágulos viables. Por otro lado, los resultados de pseudobulbilos muestran que tanto el factor agua como el factor luz son significativos ( $p < 0.01$ ). Al comparar las curvas de supervivencia bajo los diferentes niveles de agua encontramos que todos difieren significativamente entre sí ( $p < 0.05$ ), siendo mayor la supervivencia bajo 100% de saturación de agua, y

la menor bajo 0% de saturación de agua. Para el factor luz, únicamente las curvas de 80 y 40% de luz no difieren entre sí, en todos los demás casos si hay diferencias significativas ( $p < 0.05$ ), en este caso la mayor supervivencia fue bajo 30% de luz y la menor bajo 100% de este factor (Figura 3).

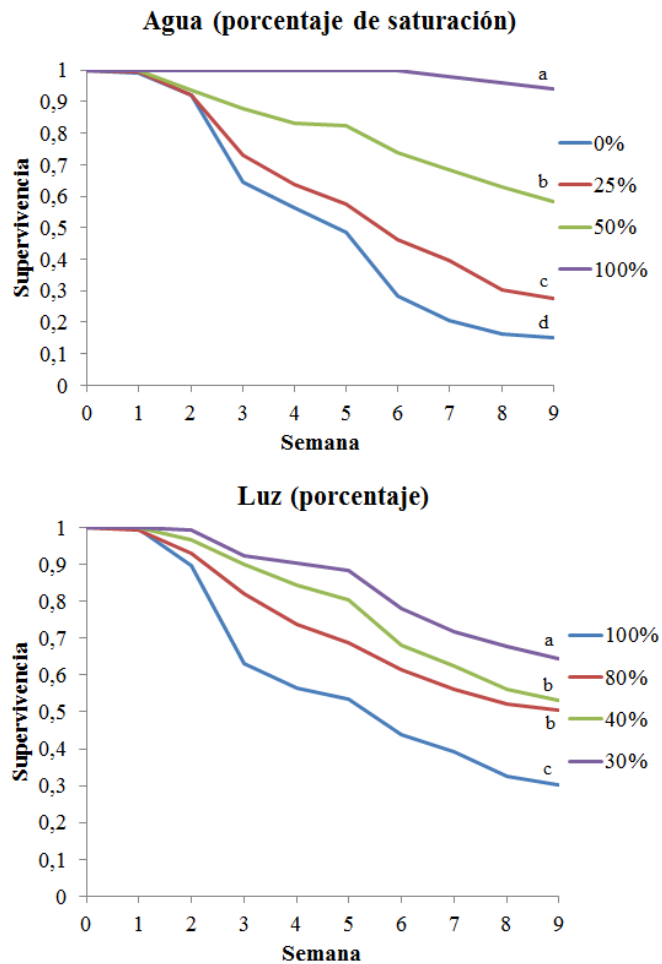


Figura 3. Supervivencia de pseudobulbilos de *K. delagoensis* a través del tiempo bajo diferentes condiciones de agua y luz.

#### 4.3 Producción de pseudobulbilos

El experimento se mantuvo por 20 semanas, y durante la quinta semana las plantas comenzaron a producir pseudobulbilos. Fue en el caso de 100% de luz que la producción de propágulos fue exitosa, ya que para el final del experimento las plantas de este tratamiento habían producido 712 pseudobulbilos. Por el contrario, en el caso del tratamiento de 80% de luz solo fueron registrados 4 pseudobulbilos, mientras que en el tratamiento de 30% de luz no hubo producción alguna de estos propágulos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Promedio ( $\pm$ DE) de pseudobulbilos producidos hasta la vigésima semana de observación.

Tratamiento	Promedio de pseudobulbilos producidos por planta
100% de luz	5.69 $\pm$ 3.73
80% de luz	0.03 $\pm$ 0.71
30% de luz	0

La media de pseudobulbilos producidos por réplica (maceta) en los tratamientos de 100 y 80% de luz se muestra en la Figura 4, con sus respectivos intervalos de confianza.

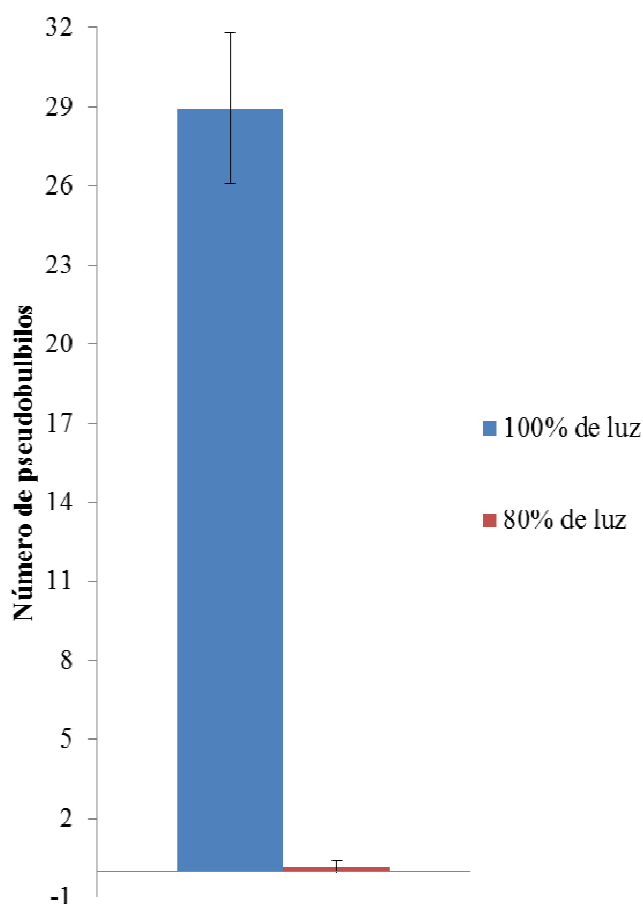


Figura 4. Promedio de pseudobulbilos producidos por maceta en los tratamientos de 100 y 80% de luz.

El aumento en el número de pseudobulbilos fue rápido de la semana 4 a la 12 (Figura 5), sin embargo, después de este periodo la producción de pseudobulbilos disminuye y se estabiliza, sugiriendo un tope máximo de producción.

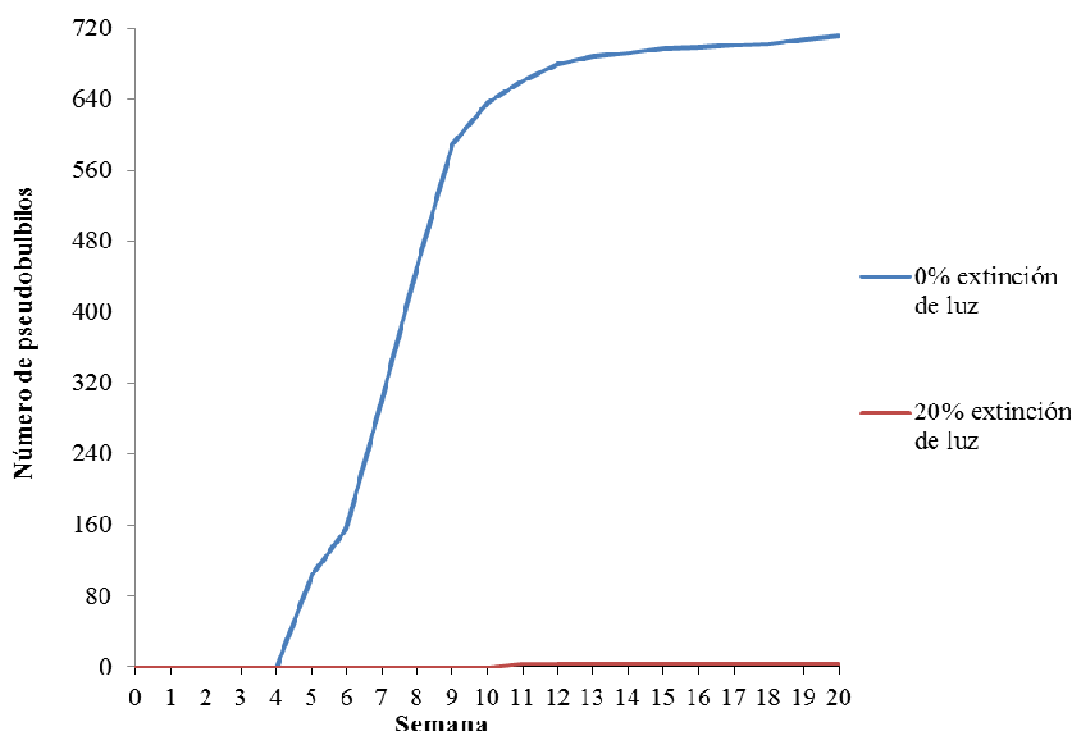


Figura 5. Producción de pseudobulbilos en *K. delagoensis* a lo largo del tiempo bajo tres tratamientos de PAR.

#### 4.4 Asignación de biomasa (proporción raíz/tallo)

El intervalo de los pesos de biomasa fresca y seca, así como de tallo y raíz de los 1,000 individuos colectados en campo se muestran en la Cuadro 5. El porcentaje de peso que perdieron las plantas al secarlos fue de 82% en promedio.

En la regresión de la biomasa se obtuvo una  $r=0.82$  y una  $r^2=0.73$  ( $p < 0.0001$ ), lo que nos indica que la biomasa de la parte aérea es explicada en gran medida por la de la raíz, sin embargo hay mucha dispersión en los datos. Por otro lado, la pendiente resultante, es decir, la proporción raíz/tallo fue de 0.28 (Figura 6), lo que nos indica que la mayor parte de los recursos son asignados a la parte aérea.

Cuadro 5. Pesos de biomasa fresca y seca ( $\pm$  DE) de 1,000 individuos colectados en campo de *K. delagoensis*.

Estructura	Intervalo de peso (g)	Promedio de peso (g)
Individuo completo (peso fresco)	0.101 - 41.400	3.738 $\pm$ 4.357
Individuo completo (peso seco)	0.012 - 7.283	0.671 $\pm$ 0.854
Parte aérea (peso seco)	0.004 - 6.025	0.500 $\pm$ 0.657
Raíz (peso seco)	0.002 - 1.850	0.169 $\pm$ 0.222



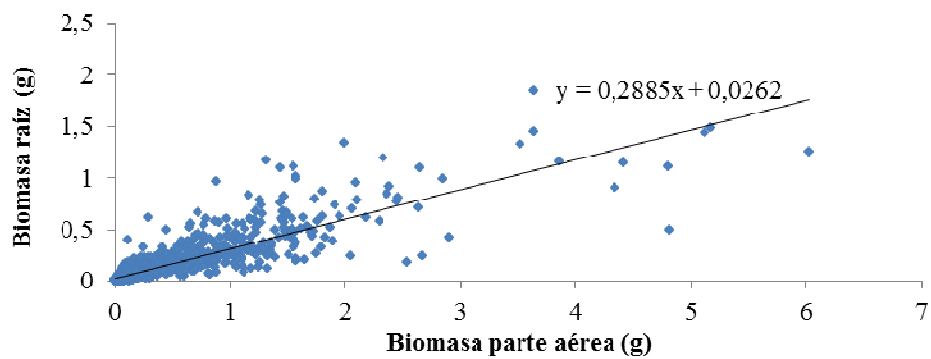


Figura 6. Relación de la biomasa de la raíz y la de la parte aérea de individuos de *K. delagoensis* colectados en campo.

Se encontró que el peso fresco del tratamiento de 100 y 30% de luz no son significativamente diferentes entre sí, pero ambos son menores que el de 80% de luz ( $p < 0.001$ ). Por otro lado, todos los tratamientos difieren significativamente entre sí para el peso seco ( $p < 0.01$ ), siendo el de mayor peso el tratamiento de 80% de luz, posteriormente el de 30%, y finalmente el tratamiento de 100% de luz.

Cuadro 7. Peso fresco y seco promedios ( $\pm$ DE) de individuos completos, así como la proporción raíz/tallo de *K. delagoensis*,  $r^2$  y  $r$  obtenidos en los tres tratamientos de luz.

Tratamiento	Peso fresco (g)	Peso seco (g)	Proporción raíz/tallo	$r^2$	$r$
100% de luz	1.28 $\pm$ 0.48	0.12 $\pm$ 0.05	0.18	0.67*	0.82
80% de luz	1.97 $\pm$ 0.51	0.45 $\pm$ 0.05	0.12	0.47*	0.68
30% de luz	1.37 $\pm$ 0.43	0.36 $\pm$ 0.03	0.11	0.48*	0.69

\* $p < 0.0001$

Para el caso de la relación raíz/tallo, los tratamientos de 80 y 30% de luz resultaron ser inferiores que el de 100% de luz ( $p < 0.01$ ), mientras que estos dos no difieren entre sí de forma significativa (Figura 7). Esto nos indica que los individuos de *K. delagoensis* del tratamiento de 0% asignaron más biomasa a la raíz que los individuos de otros tratamientos.

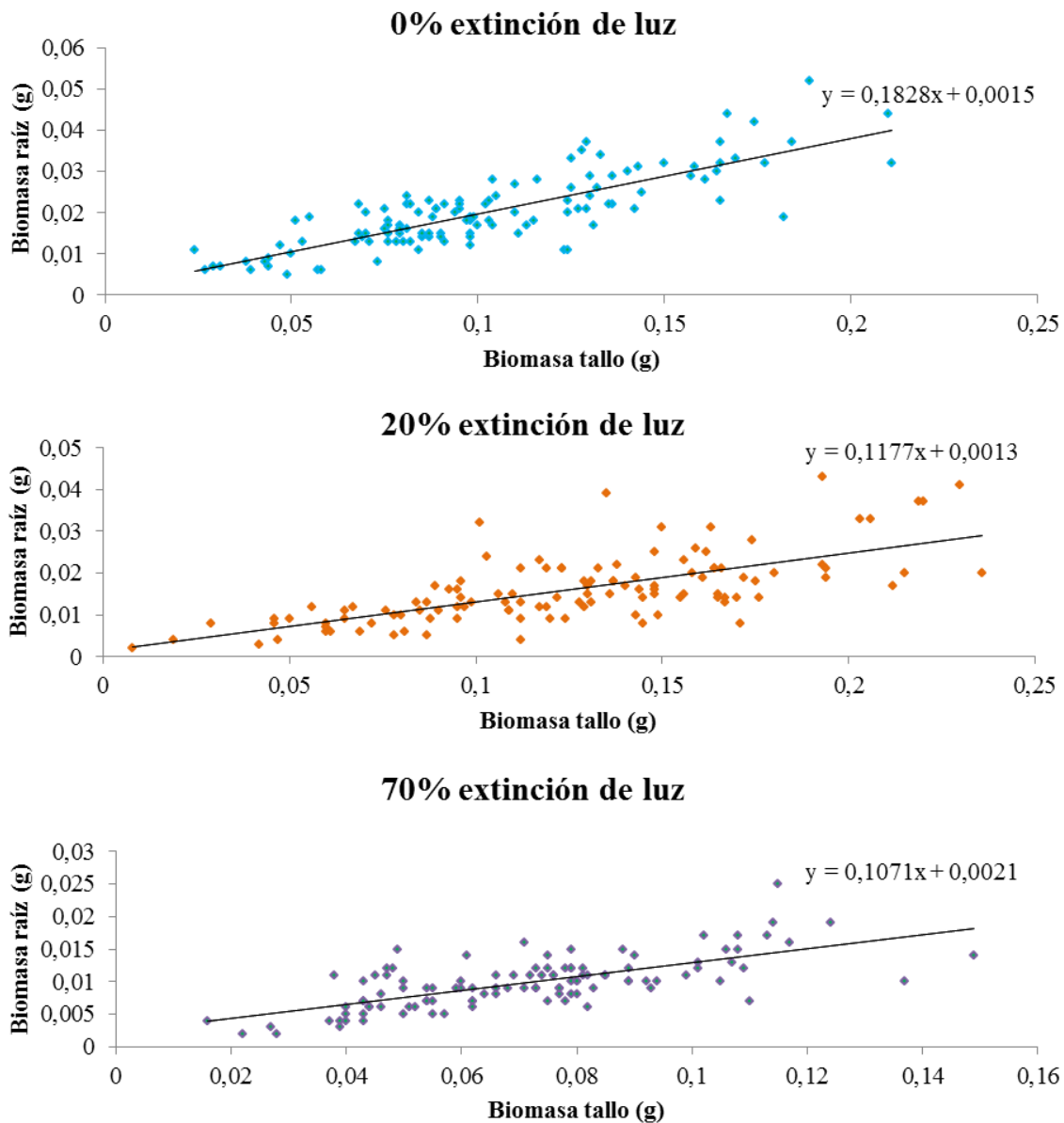


Figura 7. Asignación de biomasa de individuos de *K. delagoensis* bajo tres tratamientos de PAR.

#### 4.5 Evaluación del riesgo de invasión de *Kalanchoe delagoensis* usando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano

Usando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano y la guía para este propuesta por Gordon *et al.*, 2010, al evaluar a *K. delagoensis* se obtiene un puntaje de 7, que implica que sería rechazada para su introducción. Cabe señalar que debido a que fueron encontradas pocas semillas, al realizar la evaluación se siguió el supuesto de que la reproducción sexual de *K. delagoensis* es prácticamente nula.

## DISCUSIÓN

Los análisis de riesgo para especies invasoras identifican una serie de atributos que aumentan la probabilidad de que una especie adquiera este carácter. Estos atributos tienen un componente histórico y taxonómico, además de atributos biológicos y bioclimáticos. Entre los atributos biológicos tenemos mecanismos de dispersión (tipos y facilidad de dispersión), reproducción (tasas reproductivas, fertilización, especialización de polinizadores) y persistencia (formación de bancos de semilla, ausencia de enemigos naturales o propágulos resistentes) (Gordon *et al.*, 2008). Los resultados obtenidos sugieren que *K. delagoensis* tiene una serie de características, como la alta supervivencia de propágulos clonales bajo diferentes condiciones (Figura 3) y la alta producción de éstos (Figuras 4 y 5), que la hace susceptible de convertirse en una especie invasora importante. Esto también se ha encontrado en otros sitios, por ejemplo en Florida se considera altamente nociva (Gordon *et al.*, 2008), y usando el Sistema de Análisis de Riesgo Australiano, *K. delagoensis* en Nueva Zelanda se considera de alto riesgo (valor de 9), mientras que al evaluar la población aquí estudiada con el mismo y usando la guía de Gordon *et al.* (2010), se obtiene un valor de 7. Aún cuando *K. delagoensis* sería rechazada, el valor obtenido es inferior al reportado en Nueva Zelanda debido a que consideramos que su reproducción sexual no es exitosa ya que fueron muy pocas las semillas encontradas, sin embargo, debido a que se desconoce el potencial que éstas tienen para germinar, es posible que se esté subestimando a esta especie. Por otro lado, es posible que se trate de una variedad distinta la que se encuentra en Nueva Zelanda o tenga otros niveles de variación genética.

Si bien la clonalidad es un mecanismo común dentro de las especies de plantas invasoras, en una gran proporción de estas especies se encuentra acompañada de reproducción sexual. Esto se debe, de acuerdo con Lee (2002) y Mergeay *et al.* (2006), a que una alta diversidad genética, resultado de reproducción sexual, permite un mayor potencial evolutivo, lo que puede ser ventajoso en sitios altamente variables y parece ser más importante la constitución genética que la tolerancia ambiental. No obstante, la clonalidad es una característica importante y ventajosa en el proceso de invasión, especialmente durante las primeras fases de colonización en las que la cantidad de individuos es muy baja, lo que dificulta la reproducción sexual; además, contribuye a la ocupación espacial, aumentando el riesgo de propagación (Sakai *et al.*, 2001; Lui *et al.*, 2006). Por ejemplo, si consideramos el modelo de Heger y Trepl (2003), la clonalidad se encuentra dentro de las características favorables en 3 de las 4 fases del proceso invasivo (el

establecimiento espontáneo, el establecimiento permanente y la propagación), y hay varios ejemplos del éxito de especies clonales invasoras, como es el caso del lirio acuático (*Eichhornia crassipes*) en China, donde Weiguo *et al.* (2006) compararon seis poblaciones del sureste de este país, encontrando una variabilidad genética extremadamente baja. Esto lo atribuyen a que no se ha reportado producción de semillas en estas poblaciones, aún cuando presentan floración, además es posible que haya un efecto acumulado de varios procesos de cuello de botella debido a numerosas introducciones desde su rango nativo en el Amazonas hasta su introducción en China. Sin embargo, pese a la falta de diversidad genética, su éxito en sitios introducidos puede atribuirse a un rápido crecimiento, a la falta de enemigos naturales y a una gran amplitud ecológica (Weiguo *et al.*, 2006).

Por otro lado, se ha encontrado que en el Reino Unido la planta invasora *Fallopia japonica* tiene un crecimiento clonal masivo y una diversidad genética nula. Se reporta que estas poblaciones no tienen la capacidad de perpetuarse a través de semillas, y la base genética de estas poblaciones introducidas puede ser muy limitada, por lo cual es posible que todos los individuos sean *ramets* de un solo clon (Hollingsworth y Bailey 2000). Otro ejemplo más de ausencia de diversidad genética en poblaciones introducidas es el caso de tres especies acuáticas invasoras de Nueva Zelanda (*Elodea canadensis*, *Egeria densa* y *Lagarosiphon major*) (Lambertini *et al.*, 2010). En todos los casos se trata de especies dioicas, sin embargo, únicamente se han encontrado individuos de un solo sexo (plantas femeninas en el caso de *E. canadensis* y *L. major*, y plantas masculinas de *E. densa*). Se encontraron bajos niveles de diversidad genética en las tres especies, lo cual sugiere que pudo haber una única introducción o múltiples introducciones de genotipos similares. Sin embargo, aún cuando no es posible cuantificar qué tanto de la variación genética se debe al evento fundador, en este estudio encuentran evidencia de que pudieron haber ocurrido cambios evolutivos en el sitio de introducción, aún cuando no hay reproducción sexual o es poco frecuente. Este fenómeno lo atribuyen a mutaciones somáticas, las cuales potencialmente pueden ser una fuente de diversidad genética en especies clonales y sobre la cual puede actuar la selección natural (Lambertini *et al.*, 2010). Por otra parte, Hollingsworth y Bailey (2000) discuten los contras de la perpetuación de un organismo únicamente por procesos clonales ya que pueden acumularse de forma irreversible mutaciones deletéreas que no pueden ser eliminadas debido a la ausencia de meiosis. Sin embargo, la escala de tiempo en la que estos factores son importantes no es del todo clara, y por lo menos

a corto plazo las ventajas del rápido crecimiento de un genotipo exitoso pueden superar a los beneficios de la reproducción sexual.

Ellstrand y Roose (1987), quienes compilaron y analizaron la estructura genética de poblaciones de especies clonales en las que el reclutamiento vía reproducción sexual era raro, encontraron poblaciones multiclonales con una diversidad genética intermedia en la mayoría de los casos. Sin embargo, las poblaciones clonales de especies que han sido introducidas fuera de su área natural de distribución y que pasaron por un evento de cuello de botella, tienden a tener una diversidad genética menor, lo cual reduce su capacidad de evolucionar. Esto puede compensarse parcialmente si la especie tiene una alta plasticidad fenotípica y una gran amplitud ecológica (Sakai *et al.*, 2001). Sin embargo, la falta de reproducción sexual no necesariamente lleva a la disminución en la variación genética ya que el número de eventos de introducción y la constitución genética de los individuos introducidos son dos factores que pueden permitir que las especies clonales tengan una gran variación genética ancestral (Lambertini *et al.*, 2010).

En el caso de *K. delagoensis* se desconoce la diversidad genética tanto de poblaciones introducidas como en sus sitios de origen, si se trata de un solo *genet* propagándose en sitios introducidos, así como del número de introducción que han ocurrido y la procedencia de estos individuos. La baja obtención de semillas de las 70 inflorescencias registradas, nos indica que en el sitio de estudio las poblaciones se mantienen primordialmente por propagación vegetativa, por lo que se esperaría una baja diversidad genética, sin embargo, dado que no se han realizado estudios a largo plazo, es posible que varíe el éxito de la reproducción sexual en el tiempo, además, de acuerdo con Araki *et al.* (2007), sólo es necesario el reclutamiento de un bajo número de semillas por año para mantener una diversidad genética relativamente alta.

Si la población fuera únicamente clonal, la única fuente de variación genética posible son las mutaciones somáticas y sobre las cuales puede operar la selección natural. Sin embargo, se desconoce el potencial de germinación de las escasas semillas obtenidas por lo cual no pueden ser descartadas. Cabe destacar que la cantidad de semillas encontradas fue mucho menor a lo reportado por Herrera y Nassar (2009) en Venezuela, quienes obtuvieron un promedio de más de 16,000 semillas por planta de *K. daigremontiana*, que es la especie hermana de *K. delagoensis* y que de acuerdo con Garces *et al.* (2007) también tiene la mutación que impide la viabilidad de sus semillas.

La baja producción de semillas observada en este estudio puede deberse a una serie de factores. Por ejemplo, se han encontrado genes que limitan la reproducción sexual (Garcês *et al.* 2007) en *K. delagoensis* y *K. diagremontiana*. Además, aun no conocemos lo suficiente su biología floral, sus polinizadores ni su sistema de apareamiento. Es probable que los individuos en los que se llevó a cabo la búsqueda de semillas, sean un mismo clon que presenta una mutación importante, que está limitada por polinizadores o que es autoincompatible. Herrera y Nassar (2009) reportan a la especie hermana *K. diagremontiana* como autocompatible, capaz de autopolinizarse y sin polinizadores especializados. Si esto fuera cierto también para *K. delagoensis*, se descarta la posibilidad de que la ausencia de sus polinizadores naturales o la autoincompatibilidad sean la causa de la baja producción de semillas en las poblaciones estudiadas, incrementándose la probabilidad de que se trate de un problema genético. Es claro que se necesitan llevar a cabo estudios de biología reproductiva y genéticos, así como estudios del éxito reproductivo a largo plazo y en relación con las variaciones ambientales, los cuales ayuden a comprender qué ocurre en la población, y a encontrar los factores que limitan la reproducción sexual.

Se ha encontrado que para la especie hermana *K. diagremontiana*, la supervivencia de pseudobulbilos fue mayor que la supervivencia de semillas (Herrera y Nassar, 2009). En *K. delagoensis* podría suceder algo similar ya que la clonalidad es sumamente exitosa debido a la alta supervivencia de sus propágulos vegetativos. Los pseudobulbilos se desprenden de la planta parental con raíces de tamaños relativamente grandes y con una reserva importante de recursos lo que les permite tener altas probabilidades de supervivencia y eventualmente establecimiento.

Se encontró que tanto la luz como el agua son importantes en la supervivencia de los pseudobulbilos. *K. delagoensis* en su hábitat natural se encuentra en pastizales abiertos y pendientes rocosas (Eggl, 2003), condiciones diferentes a los que encontramos en el sitio de estudio que presenta un matorral xerófilo crasicale. Aunque no tenemos información sobre las condiciones ambientales de su sitio de origen, las condiciones climáticas en México claramente favorecen la propagación de esta especie. Un indicio del éxito del establecimiento de los propágulos es el patrón de distribución en forma de densos manchones que les da condiciones ambientales amortiguadas a los propágulos que se desprenden y que logran establecerse. Además, las especies de *Kalanchoe* tienen metabolismo CAM (Luttge, 1987) que les permite vivir bajo condiciones de estrés lumínico e hídrico (Luttge 1987; 2004) haciéndolas mejores

competidoras y confiriéndoles ventajas ecofisiológicas en ambientes altamente variables como los que encontramos en zonas áridas o en zonas con disturbio (Luttge, 2004).

En los resultados obtenidos sobre la asignación diferencial de biomasa, la relación raíz/tallo fue mayor en el caso de 100% de luz comparado con los otros tratamientos, esto indica que la planta invirtió más biomasa en la raíz pues de esta forma compensa la pérdida de agua producida por la alta evapotranspiración producida por la alta incidencia de luz. De acuerdo con Schulze *et al.* (1983), el óptimo de la proporción raíz/tallo se encuentra cuando se alcanza la mayor biomasa en tallo y hojas ya que éstos tienen un efecto positivo en la síntesis de carbohidratos, pero sin poner en estrés hídrico a la planta. Esto implica una relación o proporción raíz/tallo baja. Por tanto, las plantas que estaban expuestas a una mayor radiación solar se alejan más del óptimo de la proporción raíz/tallo, lo que indica un nivel de estrés hídrico mayor que los individuos bajo porcentajes menores de luz.

La relación raíz/tallo obtenida de los individuos colectados en campo fue mayor que las obtenidas de los diferentes tratamientos de luz. Esto puede parcialmente deberse a que los individuos de los tratamientos se encontraban bajo 100% de saturación de agua, mientras que en el campo la cantidad de agua disponible en el suelo es limitada, lo cual sugiere que los individuos colectados en campo invirtieron más biomasa en raíz para la exploración de suelo. Por otro lado, las plantas del campo eran de mayor tamaño y, de acuerdo con Shipley y Meziane (2002), se espera una mayor relación raíz/tallo al aumentar la edad (p. ej. suponiendo que plantas de mayor talla tienen más tiempo establecidas) porque las raíces viejas son menos eficientes en la absorción de agua y nutrientes. Se ha encontrado que en algunos casos las especies invasoras cuando compiten con las nativas, tienden a asignar más biomasa a la raíz que a partes aéreas, y se ha propuesto que esta asignación de recursos les permite capturar y utilizar los recursos en sitios con altos niveles de disturbio (Green y Galatowitsch, 2001). Sin embargo, Pattison *et al.* (1998) no encontraron diferencias significativas al comparar la relación raíz tallo de especies nativas de la selva de Hawaii, con la de especies invasoras bajo diferentes condiciones de luminosidad. Cabe señalar que los estudios de asignación de biomasa en especies invasoras son escasos.

Los tratamientos de 100 y 30% de luz acumularon la misma biomasa en peso fresco, sin embargo, el de 100% es menor en peso seco que el tratamiento de 30% de luz. Esto muestra que los organismos que estaban completamente expuestos a radiación solar almacenaron una mayor cantidad de agua en su parte aérea. Lo anterior es una característica común en el grupo de las plantas suculentas, que típicamente viven

en sitios áridos (Barbour, 1973; Smith *et al.*, 1997). Por otro lado, los individuos del tratamiento de 80% de luz acumularon una mayor biomasa tanto en peso fresco como en el seco comparado con los otros dos tratamientos. Esto podría deberse parcialmente a que los individuos obtenían la cantidad de PAR suficiente para llevar a cabo de forma eficiente la fotosíntesis, sin tener una tasa de evapotranspiración alta, evitando invertir más en la raíz; por otro lado, con sombras mayores se puede tener una disminución importante de PAR, reduciendo el crecimiento (Castellanos *et al.*, 1999), sin embargo para poder a prueba lo anterior son necesarios experimentos.

La luz es el factor determinante para la producción de pseudobulbilos, ya que únicamente se produjeron en el tratamiento de 100% de luz. Nuestros datos indican que en condiciones de alta luminosidad, la producción de pseudobulbilos se incrementa rápidamente, sugiriendo que bajo estas condiciones los recursos se asignan a la clonalidad más que a otros procesos.

De acuerdo con Alpert *et al.*, (2000), el estrés ambiental es un factor que afecta la susceptibilidad de un sitio a la invasión. Estos autores proponen que las especies que no son nativas no son capaces de tolerar los niveles máximos de estrés de un sitio, así que el estrés equilibra la competencia entre las especies invasoras y las nativas; por tanto, un bajo estrés favorece la invasión. Sin embargo, el estrés ambiental no parece ser una gran limitante en la invasión de *K. delagoensis* pues presenta un amplio rango ecológico, además de que, al igual que otras suculentas, presenta adaptaciones que le permite habitar sitios áridos, tolerando escasez de agua y una alta incidencia de luz, e incluso esta última condición parece ser el factor disparador de la clonalidad.

Lo anterior nos lleva a pensar que la luz tiene un gran efecto en el proceso de invasión de *K. delagoensis* una vez que ha sido introducida en el sitio recipiente. Por un lado, la luz es determinante en la supervivencia de los pseudobulbilos, ya que a mayor incidencia de luz hay una mayor mortalidad de pseudobulbilos; sin embargo, una vez que se han establecido las primeras plantas los pseudobulbilos producidos tendrán condiciones favorables para su establecimiento ya que los individuos de mayor tamaño les proporcionan sombra y condiciones amortiguadas. Por otro lado, la luz desencadena la producción de propágulos, y éste es el mecanismo principal a través del cual se propaga y mantiene en el tiempo en las poblaciones de Cadereyta estudiadas.

La supervivencia de pseudobulbilos en todos los intervalos de luz y agua utilizados en los experimentos indica que el intervalo ecológico de estos dos factores abióticos es amplio, pues abarca



desde zonas muy secas con mucha luz hasta zonas muy húmedas con poca luz, aunque el proceso clonal se verá favorecido en sitios con alta incidencia de luz. Otro rasgo importante para el proceso invasivo es la alta producción de propágulos en relativamente poco tiempo, ya que en sólo 4 semanas los pseudobulbilos son capaces de generar más pseudobulbilos. Lo anterior nos indica que debido a su capacidad clonal, en poco tiempo puede invadir áreas relativamente grandes y tener ventajas competitivas.

## CONCLUSIONES

La escasa producción de semillas nos indica que la población de *K. delagoensis* estudiada en Cadereyta, Querétaro, se mantiene principalmente por clonación, que es un mecanismo que se encuentra comúnmente dentro de las especies invasoras, ya que les confiere ventajas, especialmente en las primeras fases del proceso de invasión. Sin embargo, no es posible descartar por completo el reclutamiento de semillas producto de reproducción sexual.

Por otro lado, el bajo éxito en su reproducción sexual puede deberse a diversas causas, como la presencia de una mutación que impide la viabilidad de las semillas, la ausencia de polinizadores adecuados, o la autoincompatibilidad. Para comprender que es lo que ocurre es necesario estudiar otras poblaciones, una mayor cantidad de información ecológica de la especie, llevar a cabo estudios genéticos y demográficos, conocer a profundidad la biología reproductiva de esta especie, así como realizar estudios a largo plazo que relacione la variación ambiental con el éxito de la reproducción sexual y de la clonalidad en *K. delagoensis*.

Los propágulos clonales producidos en los márgenes de las hojas de *K. delagoensis* tienen una alta supervivencia, aún bajo condiciones de estrés hídrico y lumínico, lo cual nos indica que la clonalidad es sumamente exitosa en esta especie invasora. Se encontró que tanto la luz como el agua son factores determinantes en la supervivencia de los pseudobulbilos. Su éxito aún bajo condiciones de estrés hídrico y lumínico puede explicarse, por lo menos parcialmente, debido a su crecimiento en forma de densos manchones que crean microambientes capaces de brindar las condiciones propicias para el establecimiento de los pseudobulbilos, además de que presentan adaptaciones, tales como la succulencia y metabolismo CAM, que les permiten vivir bajo condiciones de estrés hídrico y lumínico.

Se obtuvo una mayor proporción raíz/tallo en individuos bajo 100% de luz, lo que nos indica que a mayor incidencia de luz las plantas responden invirtiendo más biomasa a la raíz para compensar la pérdida de agua en la parte aérea. Por su parte, la alta proporción raíz/tallo obtenida de los organismos colectados en campo puede deberse a varios factores: 1) los individuos y sus raíces son más viejos, lo que reduce la eficiencia de absorción de agua y nutrientes; 2) mayor inversión de biomasa en la raíz para la exploración de suelos; 3) las plantas invasoras tienden a enviar más biomasa a raíz, lo cual les permite capturar y utilizar más recursos.

Finalmente, nuestros resultados indican que la alta incidencia de luz es el factor disparador de la producción de propágulos clonales, así que cuando se encuentran bajo estas condiciones asignan más biomasa a la clonalidad que a otros procesos.

En conclusión, *K. delagoensis* posee características que la hacen susceptible a ser una especie invasora importante. Dentro de estas características está la alta supervivencia de propágulos clonales, una gran y rápida producción de pseudobulbilos cuando se encuentra bajo alta incidencia de luz, y una amplitud ecológica grande en cuanto a agua y luz, que le otorga ventajas competitivas sobre las especies nativas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agricultural Research Council. (2009). <http://www.arc.agric.za>. Fecha de actualización: 23 de agosto de 2009. Fecha de consulta: 15 de octubre de 2009.
- Alpert, P., Bone, E. y Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **3**: 52-66.
- Araki, K., Shimatani, K. y Ohara, M. (2007). Floral distribution, clonal structure, and their effects on pollination success in a self-incompatible *Convallaria keiskei* population in northern Japan. *Plant Ecology*. **189**: 175-186.
- Baker, H. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **5**: 1-24.
- Barbour, M. G. (1973). Desert Dogma Reexamined: Root/Shoot Productivity and Plant Spacing. *The American Midland Naturalist*. **89**: 41-57.
- Blossey, B. y Nötzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*. **83**: 887-889.
- Callaway, R.M. y Aschehoug, E.T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*. **290**: 521-223.
- Castellanos A. E., Tinoco-Ojanguren C. y Molina-Freaner, F. (1999). Microenvironmental heterogeneity and space utilization by desert vines within their hosttrees. *Annals of Botany*. **84**: 145-153.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A. y MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: a nul model for biological invasions. *Biological Invasions*. **8**: 1023-1037.
- Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. (2010). *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México: prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Crawley, M. (2004). *Statistical computing: An Introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley and Sons, UK.
- Department of Agriculture, Fisheries and Forestry. (2009). <http://www.daff.gov.au/ba/reviews/weeds>. Fecha de actualización: 12 de octubre de 2009. Fecha de consulta: 19 de octubre de 2009.
- Department of Sustainability, Enviroment, Water, Population and Communities. (2009). <http://environment.gov.au/biodiversity/trade-use>. Fecha de actualización: 30 de abril de 2009. Fecha de consulta: 10 de septiembre de 2009.
- Eggl U. (2003) *Illustrated handbook of succulent plants: Crassulaceae*. Springer Verlag, Berlin.
- Elmqvist, T. y Cox, P. A. (1996). The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos*. **77**:3-9.
- Garcês H. M. P., Champagne, C. E. M., Townsley, B. T., Park, S. Malhó, R. Pedroso, M. C., Harada, J. J. y Sinha, N. R. (2007). Evolution of asexual reproduction in leaves of the genus *Kalanchoe*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. (104)**39**:15578-15583.
- Gehrig, H., Gaubmann, O., Marx, H., Schwarzott, D. y Kluge, M. (2001). Molecular phylogeny of the genus *Kalanchoe* (Crassulaceae) inferred from the nucleotide sequences of the ITS-1 and ITS-2 regions. *Plant Science*. **160**: 827-835.
- Global Invasive Species Program. (2008). <http://www.gisp.org/>. Fecha de actualización: 7 de octubre de 2008, Fecha de consulta: 8 de noviembre de 2008
- Gordon, D. R., Onderdort, D. A., Fox, A. M., Stocker, R. K., y Gantz, C. (2008). Predicting Invasive Plants in Florida Using the Australian Weed Risk Assesment. *Invasive Plants Science and Management*. **1**: 178-195.

- Gordon, D. R., Mitterdorfer, B., Pheloung, P. C., Ansari, S., Buddenhagen, C., Chimera, C., Daehler, C.C., Dawson, W., Denslow, J. S., LaRosa, A., Nishida, T., Onderdonk, D. A., Panetta, F. D., Pysek, P., Randall, R. P., Richardson, D. M., Tshidada, N. J., Virtue, J. G. y Williams P. A. (2010). Guidance for addressing the Australian Weed Risk Assessment questions. *Plant Protection Quarterly*. **25**: 56-74.
- Green, E. K., y Galatowitsch, S. M. (2001). Differences in wetland plant community establishment with additions of nitrate N and invasive species (*Phalaris arundinacea* and *Typha x glauca*). *Canadian Journal of Botany*. **79**: 170-178.
- Guo, O. (2006). Intercontinental biotic invasions: what can we learn from native populations and habitats?. *Biological Invasions*. **8**: 1451-1459.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M. y Fox, G. A. (2002). *The ecology of plants*. Sinauer Associates Publishers. United States.
- Hannan-Jones, M A y J Playford. (2002). The biology of Australian Weeds 40. Bryophyllum Salisb. species. *Plant Protection Quarterly*. **17**. 42-57.
- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press. Gran Bretaña.
- Heger, T. y Trepl, L. (2003). Predicting biological invasions. *Biological invasions*. **5**: 313-321.
- Herrera, I y J. M. Nassar. (2009). Reproductive and recruitment traits as indicators of the invasive potential of *Kalanchoe daidreomontiana* (Crassulaceae) and *Stepelia gigantean* (Apocynaceae) in a Neotropical arid zone. *Journal of Arid Environments*. **73**: 978-986.
- Hierro, J., Maron, J. y Callaway, M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*. **93**:5-15
- Hollingsworth, M. L., y Bailey J. P. 2000. Evidence of massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed). *Botanical Journal of the Linnean Society* **133**: 463-472.
- IMTA, The Nature Conservancy, CONABIO, Aridoamerica, GECI (2007). *Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad. Prioridades en México*. Jiutepec Morelos, México.
- Invasive Species. (2009). <http://www.invasivespecies.gc.ca>. Fecha de actualización: 22 de mayo de 2009. Fecha de consulta: 19 de octubre de 2009.
- Jackson. J. B. C. (1985). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. Estados Unidos.
- Jardín Botánico Regional de Cadereyta. (2009). <http://www.concyteq.edu.mx/Jardin%20Botanico-paginaprincipal.htm>. Fecha de consulta: 31 de mayo de 2009.
- Johnson, M. A. (1934). The Origin of the Foliar Pseudo-Bulbils in *Kalanchoe daigremontiana*. *Torrey Botanical Society*. (61)7: 355-366.
- Kolar, C. S. y Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199-204.
- Lambertini, C., Riis, T., Olesen, B., Clayton, J.S., Sorrell, B. K., y Brix, H. (2010). Genetic diversity in three invasive clonal aquatic species in New Zealand. *BMC Genetics*. **11**: 1-18.
- Lee, C.E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*. **17**:386–391.
- Lee, J. A. y R. Harmer (1980). Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stress?. *Oikos*. **35**: 254-265.
- Lui, J., Dong, M., Li, Z. Y., Song, M. H., y R. Qing. (2006). Invasive alien plants in China: role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions*. **8**:1461-1470.

- Luttge, U. (1987). Carbon dioxide and water demand: Crassulacean Acid Metabolism (CAM), a versatile adaptation exemplifying the need for integration in ecophysiological work. *New Phytologist*. **106**: 593-629.
- Luttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*. **93**: 629-652.
- 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.
- Mandujano, M. C. (2007). La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. EN Eguiarte, L. E., Souza, V. y Aguirre, X. (compiladores) *Ecología molecular*. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 215-250.
- Mergeay, J., Verschoren, D. y L. De Meester. (2006). Invasion of an asexual American water flea clone throughout Africa and rapid displacement of native sibling species. *Proceedings of the Royal Society B*. **273**:2839-2844.
- Meyrán-García J. y López-Chavez L. (2003). *Las crasuláceas de México*. Sociedad Mexicana de Cactología. México. 52 págs.
- Monk, C. (1966). Ecological importance of root/shoot ratios. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **93**: 402-406.: 449-459.
- Pattison, R. R., Goldstein, G., y Ares, A. (1998). Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia*. **117**: 449-459.
- Perrings, C., Dehnen-Schmutz, K., Touza, J. y Williamson, M. (2005). How to manage biological invasion under globalization. *Trends in Ecology and Biology*. **20**: 212-215.
- Plant Conservation Alliance's Alien Plant Working Group. (2009). <http://www.nps.gov/plants/alien/fact.htm>. Fecha de actualización: 7 de julio de 2009. Fecha de consulta: 15 de octubre de 2009.
- Pysek, P. (1998). Is there a taxonomic pattern to plant invasions?. *Oikos* 82: 282-294.
- Pysek, P., Richardson, D. M., Rejmánek M., Webster, G. L., Williamson, M. y Kirschner J. (2004). Alien plants in checklists and floras: toward better communication between taxonomist and ecologist. *TAXON*. **53**: 131-142.
- Raven, P. H. (1992). *Biology of plants*. 5° ed. Worth Publisher. Estados Unidos. pp. 450-451.
- Reinthal, P. N. y Kling, G. W. (1997). Exotic species, trophic interactions, and ecosystem dynamics: a case history of Lake Victoria. En: Struder et al (eds). *Theory and application in fish feeding and ecology*, pp 295-313. University of South Carolina Press.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M. y Pýsek, P. (2005). Plant invasions and invasibility of plant communities. EN Van der Maarel, E. (ed) *Vegetation ecology*. Blackwell Publishing. Reino Unido. pp. 332-355.
- Richards, A. J. (1990). *Plant Breeding Systems*. Unwin Hyman. Estados Unidos.
- Richardson, D., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. y West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*. **6**: 93-107.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N. y S. G. Weller. (2001). Population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **32**:305-332.

- Sala, O. E. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- Sánchez, E., Chávez, R. J., Hernández, J. G. y M. M. Hernández. (2007). *Especies prioritarias para la conservación en la zona Árida Queretano Hidalguense*. Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Gobierno del Estado de Querétaro y CONCYTEQ. 100 pp.
- Schenk, H. J. y R. B. Jackson. (2002). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/ above-ground allometrics of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*. **90**: 480-494.
- Schulze, E. D., Schilling, K. y S. Nagarajah. (1983). Carbohydrate partitioning in relation to whole plant production and water use of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Oecologia*. **58**: 169-177.
- Shipley, B. y D. Meziane. (2002). The balance-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*. **16**: 326-331.
- Smith, S. D., Monson, R. K. y Anderson, J. E. (1997). *Physiological Ecology of North America desert plants*. Springer. Germinay. pp. 64-66.
- Stoudt, H. (1938). Gemmipary in *Kalanchoe ritundifolia* and other Crassulaceae. *American Journal of Botany*. (25)**2**:106-110.
- Villaseñor, J. L. y Espinosa-García, F. J. (2004). The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distribution*. **10**: 113-123.
- Vitousek, P. M., D'antonio, C., Loope, L. L., Rejmanek, M. y Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. **21**: 1-16.
- Von Willert, D.J., Eller, B.M., Werger, M.J.A., Brinckmann E. y Ihlenfeldt, H.D. (1992). *Life strategies of succulents in deserts*. Cambridge University Press. Great Britain. pp. 251-253.
- Weiguo, L., Bingrui, W., y Jianbo, W. (2006). Lack of genetic variation of an invasive clonal plants *Eichornia crassipes* in China revealed by RAPD and ISSR markers. *Aquatic Botany*. **84**: 176-180.
- Wells, M.J., Poynton, R.J., Balsinhas, A.A., Musil, C.F., Joffe, H., van Hoepen, E. y Abbott, S.K. (1986). The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa. *The Ecology and Management of biological Invasions in Southern Africa*. **6**: 93-107.
- Williamson, M. y Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*. **77**: 1661-1666.
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. Chapman y Hall, USA.
- Witkowski, E. T. F. (1991). Growth and competition between seedlings of *Protea repens* (L.) L. and the alien invasive *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. In relation to nutrient availability. *Functional Ecology*. **5**: 101-110.
- Working for Water. (2009). <http://www.dwaf.gov.za/wfw/>. Fecha de actualización: 21 de julio de 2009. Fecha de consulta: 19 de octubre de 2009.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, USA.

## APÉNDICE I

Preguntas del Sistema de Análisis de Riesgo Australiano (Gordon *et al.*, 2010).

Pregunta	Puntaje <i>No</i>	Puntaje <i>Si</i>	Respuesta para <i>K. delagoensis</i>
1.01 ¿La especie se encuentra altamente domesticada? Si la respuesta es “no” pasar a la pregunta 2.01	0	-3	No
1.02 ¿Se ha naturalizado la especie en el sitio?	-1	1	-
1.03 ¿Hay variedades o subespecies que sean malezas? Únicamente contestar si existen subespecies o variedades	-1	1	-
2.01 ¿La especie es adecuada para el clima del sitio de interés?	0	2	Intermedio (puntaje=1)
2.02 Calidad de los datos de clima en ambos sitios	0	2	Intermedio (puntaje=1)
2.03 Idoneidad de clima amplio (versatilidad ambiental)	0	1	Si
2.04 ¿Es nativa o naturalizada en sitios con largos periodos de sequía?	0	1	Si
2.05 ¿La especie tiene una historia de introducciones repetidas fuera de su área natural de distribución?	0	1	-
3.01 ¿Se ha naturalizada fuera de su rango nativo?	0	2	Si
3.02 ¿Es una maleza de jardín o sitios con disturbio?	0	2	Si
3.03 ¿Es una maleza en agricultura, horticultura o industria forestal?	0	4	-
3.04 ¿Es una maleza en ecosistemas naturales?	0	4	-
3.05 ¿Es una maleza congénita?	0	1	Si
4.01 ¿Produce espinas o estructuras capaces de adherirse a animales?	0	1	No
4.02 ¿Produce compuestos alelopáticos?	0	1	Si
4.03 ¿Es parasitaria? Contestar sí únicamente si su hospedero se encuentra en el sitio	0	1	No
4.04 ¿Posee sabor desagradable para animales herbívoros?	-1	1	-
4.05 ¿Es tóxico para animales?	0	1	Si
4.06 ¿Es hospedero de pestes y patógenos?	0	1	No
4.07 ¿Causa alergias o es tóxico de alguna forma para el hombre?	0	1	Si
4.08 ¿Propicia incendios en ecosistemas naturales?	0	1	No
4.09 ¿Es una planta tolerante a la sombra en alguna fase de su ciclo de vida?	0	1	Si
4.10 ¿Crece en suelos infértiles?	0	1	-



4.11 ¿Es trepadora?	0	1	No
4.12 ¿Formas densos manchones o matorrales?	0	1	Si
5.01 ¿Es acuática?	0	5	No
5.02 ¿Es un pasto?	0	1	No
5.03 ¿Es una planta leñosa fijadora de nitrógeno?	0	1	No
5.04 ¿Es geofita?	0	1	No
6.01 ¿Hay evidencia substancial de fracaso reproductivo en su hábitat nativo?	0	1	No
6.02 ¿Produce semillas viables?	-1	1	No
6.03 ¿Hibridiza de forma natural?	-1	1	No
6.04 ¿Es autocompatible?	-1	1	No
6.05 ¿Requiere polinizadores especializados?	0	-1	No
6.06 ¿Presenta propagación vegetativa?	-1	1	Si
7.01 ¿Los propágulos tienden a ser dispersados de forma no intencional?	-1	1	-
7.02 ¿Los propágulos se dispersan intencionalmente por el hombre?	-1	1	Si
7.03 ¿Los propágulos se dispersan como contaminantes de productos?	-1	1	-
7.04 ¿Los propágulos cuentan con adaptaciones para la dispersión por viento?	-1	1	No
7.05 ¿Los propágulos son capaces de flotar?	-1	1	No
7.06 ¿Los propágulos son dispersados por aves?	-1	1	No
7.07 ¿Los propágulos son dispersados por otro animales (externamente)?	-1	1	No
7.08 ¿Los propágulos son dispersados por otro animales (internamente)?	-1	1	No
8.01 ¿Presentan un producción prolífica de semillas?	-1	1	No
8.02 ¿Existe evidencia de que forme un banco de semillas que perdure más de un año?	-1	1	No
8.03 ¿Se puede controlar empleando herbicidas?	1	-1	-
8.04 ¿Es tolerante o se beneficia con la mutilación o fuego?	-1	1	-
8.05 ¿Hay enemigos naturales de la especie en el sitio de interés?	1	-1	No
<b>Puntaje final</b>			<b>7</b>