



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

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

*Estudando as invasións biolóxicas: un traballo experimental
con *Carpobrotus edulis**

*Understanding biological invasions: an experimental study with
*Carpobrotus edulis**



TRABAJO DE FIN DE GRADO

IRIA LOUZÁN CARREIRA

Tutor: Sergio Rodríguez Roiloa

GRADO EN BIOLOGÍA

CURSO 2015-2016

DR. SERGIO RODRÍGUEZ ROILoa, PROFERSOR AYUDANTE DOCTOR DEL DEPARTAMENTO DE BIOLÓGÍA ANIMAL, BIOLÓGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE A CORUÑA.

INFORMA:

Que la presente memoria de Trabajo de Fin de Grado (TFG) titulada “Estudiando las invasiones biológicas: un estudio experimental con *Carpobrotus edulis*” presentada por **Dña. IRIA LOUZÁN CARREIRA** ha sido realizada bajo mi dirección, y considerando que cumple con las condiciones exigidas autorizo su presentación ante el Tribunal correspondiente.

Y para que así conste, firmo la presente en A Coruña 10 de Febrero del 2016.

Fdo. Sergio Rodríguez Roiloa



Agradecimientos:

A mi profesor y tutor Sergio Rodríguez Roiloa, por la paciencia y las ganas de enseñar que transmites en cada una de las clases y tutorías. Por hacer de la carrera algo más bonito, por enseñarme a ser una bióloga y por todas las horas que me has dedicado tanto en el TFG como en las asignaturas; pero sobre todo, gracias por permitirme hacer el trabajo contigo.

A todos mis amigos y compañeros de la facultad, pero una mención especial a Rubén Portela por la ayuda recibida durante los meses de trabajo, siempre dispuesto a solucionar mis dudas y echar una mano en todo lo que podías.

Y sobre todo, gracias a mi familia porque sin ellos no sería posible. Gracias por apoyarme y animarme en los momentos más duros, por alegrarse de mis aprobados como si fuesen suyos, y gracias por darme la oportunidad de poder estudiar.

ÍNDICE

Resumen	9
1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS	
1.1 ¿Qué son las plantas invasoras?.....	10
1.2 Proceso invasor.....	11
1.3 Problemática de las especies invasoras.....	13
1.4 Distribución de las plantas invasoras: el caso de Galicia.....	14
2. CASO DE ESTUDIO	
<i>Carpobrotus edulis</i>	16
3. TRABAJO EXPERIMENTAL	
Resumen/Abstract.....	18
INTRODUCCIÓN.....	19
MATERIAL Y MÉTODOS.....	20
Material vegetal.....	20
Diseño experimental.....	21
Medidas.....	22
Tratamiento estadístico.....	23
RESULTADOS.....	23
RSR.....	23
Biomasa de raíz.....	24
Biomasa aérea.....	25
Biomasa total.....	25
DISCUSIÓN.....	27
BIBLIOGRAFÍA.....	29

Resumen

Las invasiones biológicas son consideradas como una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad a escala global, pudiendo afectar de manera negativa a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que invaden. Uno de los aspectos claves para estudiar las invasiones biológicas es explicar por qué algunas especies se convierten en invasoras agresivas, mientras que otras se quedan en exóticas sin producir impactos negativos. Así, la plasticidad fenotípica, entendida como el cambio en la expresión de un fenotipo en función del ambiente, ha sido señalada como una característica que podría estar favoreciendo la capacidad invasora de las especies. En este trabajo estudiamos esta capacidad de plasticidad fenotípica en una especie clonal invasora, *Carpobrotus edulis*. En concreto, se estudia si esta capacidad de plasticidad fenotípica difiere entre poblaciones del área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica). Comparando la capacidad de plasticidad entre poblaciones del área nativa y el área invadida podremos determinar la presencia de procesos de adaptación local que hayan seleccionado positivamente un atributo favorable durante el proceso de invasión. En este experimento se demuestra que, en condiciones de jardín común, individuos procedentes del área invadida desarrollan una mayor plasticidad radicular ante pulsos de nutrientes, mientras que los individuos del área nativa no muestran esta plasticidad. Este resultado apoyaría la teoría de la plasticidad fenotípica como un atributo que confiere un valor adaptativo importante y puede contribuir al éxito de las invasiones vegetales.

Abstract

Biological invasions are considered one of the greatest threats to the conservation of biodiversity on a global scale, and it may negatively affect the structure and functioning of the native ecosystems that are being invaded. One of the key aspects in the study of biological invasions consists in investigating and explaining why some species become invasive while others remain as exotic species, without any negative impact. Thus, phenotypic plasticity, defined as the change in the expression of a phenotype depending on the environment, has been identified as a feature that could be favouring the invasiveness of the species. In this work we study the ability to experiment phenotypic plasticity in a clonal invasive species: *Carpobrotus edulis*. Specifically, this study examines if this phenotypic plasticity differs between populations of a native area (Cape Region, South Africa) and populations of the invaded area (Iberian Peninsula). Through the comparison of plasticity among native and invaded populations, we can determine positive selection of favourable traits during the process of invasion due to the local adaptation. In this experiment we demonstrate that, in common garden conditions, plants from the invaded areas show higher root plasticity, as a response to nutrients availability, than plants from native areas. This result supports the idea that phenotypic plasticity could be considered a key adaptive trait contributing to invasiveness.

1. Invasiones biológicas

1.1 ¿Qué son las plantas invasoras?

En la flora de un determinado área es posible diferenciar las plantas que son autóctonas de las que son alóctonas o introducidas. Aquellas especies que son nativas o indígenas de un determinado territorio y que, por lo tanto, se encuentran en su área de distribución natural, constituyen la flora autóctona. En contraposición a ésta flora autóctona se encuentra la flora alóctona, integrada por las especies que no son nativas de una zona o región determinada y que proceden de otras áreas fitogeográficas. Por tanto, la flora alóctona estaría conformada por aquellas especies que, a causa de la intervención humana, intencionada o accidental, se desarrollan fuera de su área de distribución natural (Castaño *et al.*, 2007).

Dentro de la flora alóctona se encuentran las plantas exóticas y las exóticas invasoras. Según el Convenio de Diversidad Biológica, CBD (2009), una “especie exótica” serían las especies, subespecies o taxón inferior, introducidas fuera de su distribución natural, e incluye cualquier parte, gametos, semillas, huevos o propágulos de dichas especies que podrían sobrevivir y subsiguientemente reproducirse. Cuando la especie exótica es capaz de reproducirse y propagarse aumentando su extensión y afectando de alguna forma al ecosistema que está ocupando, pasa a denominarse invasora. (Fagúndez y Barrada, 2007). Es decir, la diferencia entre una planta exótica y una exótica invasora es que las plantas invasoras una vez establecidas inician crecimiento incontrolado de sus poblaciones que ocasionan importantes perjuicios a las especies y ecosistemas nativos, y suponen una amenaza para la diversidad local (Castaño *et al.*, 2007).

Durante las últimas décadas, en un mundo globalizado, el ser humano ha roto muchas barreras geográficas que han permitido la dispersión de numerosas especies. Algunas de estas especies se han convertido en invasoras causando graves impactos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas invadidos. Por lo tanto las invasiones biológicas constituyen una parte importante del llamado “cambio global” que sufre nuestro planeta, contribuyendo de forma considerable a la pérdida de biodiversidad y de los servicios de los ecosistemas (Alonso y Castro-Díez, 2015). En la actualidad, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) las invasiones biológicas representan la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel global, solo precedida por la destrucción de los hábitats. La rápida expansión de las especies exóticas representan una grave amenaza para la conservación

de los ecosistemas, y además lleva asociada importantes impactos económicos para la sociedad: pérdida de biodiversidad (alimentos, medicinas, turismo), daños en cultivos, daños en infraestructuras, costes asociados a la recuperación de hábitats invadidos, etc.

1.2 Proceso invasor

El proceso invasor debe ser considerado como un continuo en el que una especie exótica debe superar una serie de barreras que le permitan instalarse y proliferar en un hábitat nuevo (ver Fig. 1). Se estima que solo un 10% de las especies exóticas que llegan a un nuevo territorio superan todas las barreras y se convierten en especies invasoras.

Todo proceso de invasión biológica se inicia con una primera fase de introducción o transporte del organismo exótico (ver “fase de transporte”, Fig. 1). En este sentido, se define “introducción” como el movimiento, por acción humana de una especie fuera de su medio natural. Las introducciones pueden ser; intencionales: realizadas de forma consciente y con fines determinados, o no intencionales: producidas de forma involuntaria, pero siempre mediadas por agentes humanos (CBD, 2009). Esta primera etapa consiste en franquear la barrera geográfica entre la región de origen y la nueva localización. La especie recibe entonces la denominación de “accidental”. Si después consigue reproducirse en la zona de llegada, se convierte en especie “naturalizada” (Moutou y Pastoret, 2010).

Una especie se naturaliza cuando es capaz de establecerse y propagarse por sus propios medios sin necesidad de intervención humana (ver “fase de establecimiento”, Fig. 1). En esta fase de establecimiento, la especie exótica debe ser capaz de adaptarse a las nuevas condiciones abióticas y bióticas del nuevo hábitat que está ocupando. El paso de naturalizada a invasora conlleva a menudo un periodo de retardo, que puede ser más o menos larga según los casos. Durante la fase de retardo las poblaciones de la especie sufren un proceso de crecimiento paulatino hasta alcanzar un umbral de tamaño poblacional tal que su extinción debida a causas demográficas o ambientales resulta poco probable. Alcanzada esta situación, la especie se ha naturalizado y eventualmente puede volverse invasora.

Un pequeño porcentaje, aproximadamente un 10%, de aquellas especies que han sido capaces de establecerse con éxito tienen la habilidad de aprovechar los recursos del hábitat que ocupan e iniciar un proceso de rápida propagación (ver “fase de expansión”, Fig. 1). Llegados a este punto, la especie exótica sufre incrementos poblacionales acelerados que impactan negativamente sobre las especies nativas con las que comparte hábitat, pudiendo

provocar su desaparición (ver “fase de impacto”, Fig. 1), pasando en ese momento a ser catalogada como especie invasora.

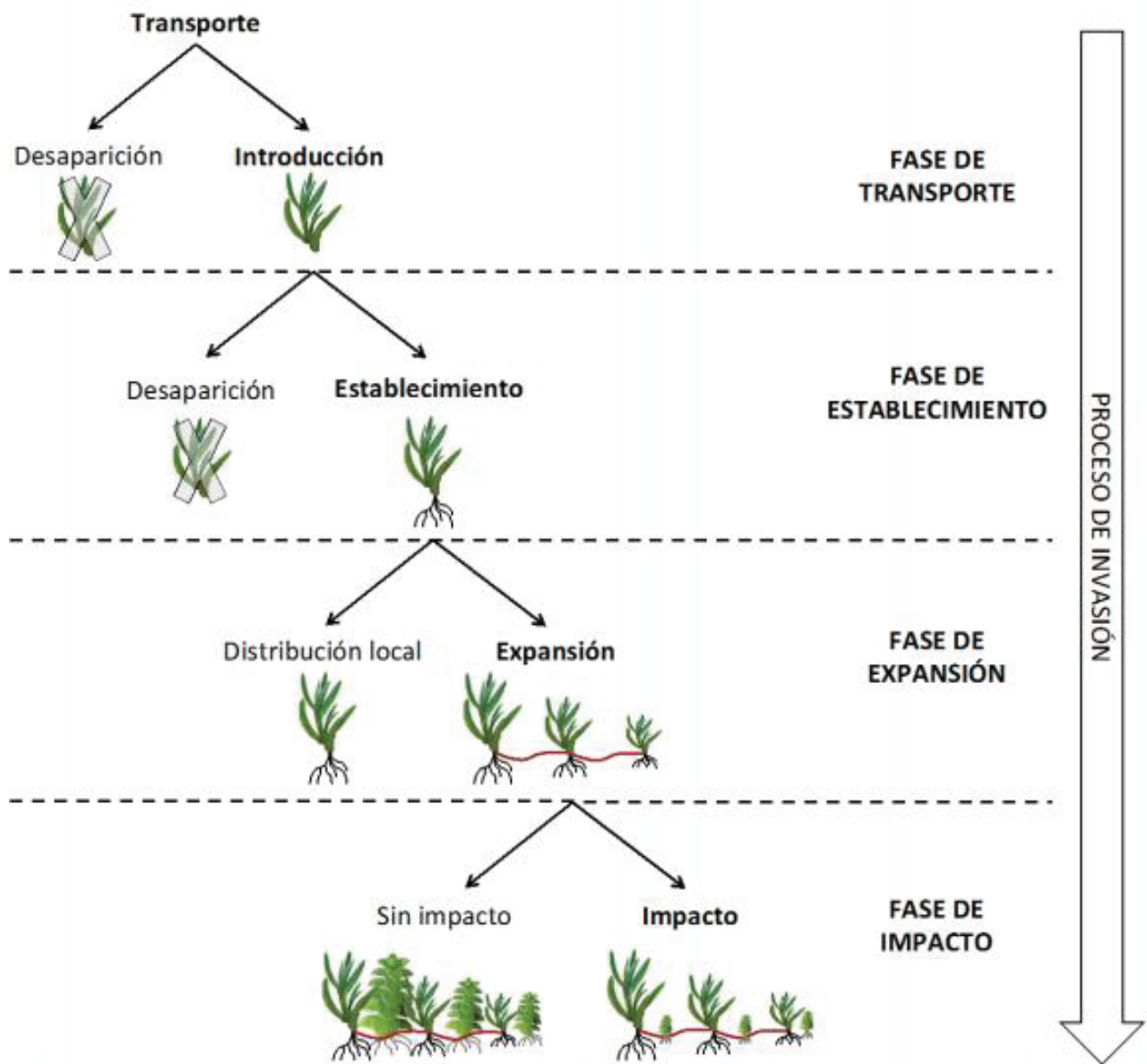


Figura 1. Esquema proceso invasor mostrando las diferentes fases de transporte, establecimiento, expansión e impacto (modificado de Roiloa *et al.* 2015)

1.3 Problemática de las especies invasoras

Existen numerosos impactos negativos de las especies de plantas exóticas invasoras, entre los que caben destacar (Fagúndez y Barrada, 2007):

-Impacto sobre los ecosistemas: la presencia de especies exóticas puede afectar a las condiciones ambientales, a la cadena trófica y a los ciclos de nutrientes. También son comunes los problemas asociados a la introducción de patógenos o especies asociadas a las invasoras que pueden afectar a otros elementos del ecosistema.

-Impacto sobre la flora autóctona: el efecto negativo sobre las plantas nativas se produce por problemas asociados a la competencia de recursos o cambios en las condiciones del hábitat.

-Daños socio-económicos: algunas especies son tóxicas o inutilizan o impiden actividades humanas; tienen efectos en los medios antrópicos y causan cuantiosos daños (por ejemplo en infraestructuras, limitan la disponibilidad de agua, aumento riesgo incendios...).

-Alergias: muchas de las plantas exóticas presentan características por las que se definen como flora alergógena.

-Toxicidad: la producción de sustancias tóxicas por parte de las plantas superiores responde a un mecanismo de defensa contra depredación. Pueden provocar efectos perjudiciales sobre el aparato digestivo y sistema renal (*Mirabilis jalapa*) o al sistema nervioso (*Datura stramonium*).

En general, las especies exóticas invasoras son una seria amenaza para la biodiversidad y pueden producir la extinción local de especies nativas, con la consiguiente pérdida de biodiversidad. Los efectos pueden ser tan profundos que llegan a alterar la estructura y el funcionamiento de ecosistemas enteros, poniendo en peligro su capacidad para prestar servicios ecosistémicos valiosos (como pueden ser la producción de alimentos, medicamentos, el turismo, etc.) (Comisión Europea, 2014).

Por ello, en noviembre de 2014, la Unión Europea publicó un nuevo Reglamento sobre especies exóticas invasoras, en línea con lo dispuesto en el objetivo 5 de la Estrategia de Biodiversidad de la UE para 2020 (Horizonte 20+20). Este Reglamento establece un marco de trabajo coordinado a escala de la UE para las actuaciones dirigidas a prevenir, minimizar y mitigar los efectos perjudiciales de las especies exóticas invasoras en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, y para limitar sus daños a la economía y a la salud humana (Comisión Europea, 2014).

1.4 Distribución de las plantas invasoras: el caso de Galicia

El grado de invasión por especies vegetales varía entre continentes. Es más alto en los continentes más recientemente descubiertos (América del Norte, América del Sur y Australia) que en el Viejo mundo; siendo en este último el grado de invasión más alto en Europa (Vilà *et al.*, 2008).

Según la Comisión Europea (2014) se calcula que, en Europa, existen más de 12000 especies exóticas de las cuales alrededor del 10-15% son invasoras y se encuentran representadas en todos los grandes grupos taxonómicos.

En el caso de Galicia, las áreas con mayor presencia son las zonas costeras de Pontevedra y el sur de Coruña, las Rías Bajas y la zona de Ferrol y A Coruña ciudad. Las áreas menos afectadas son las zonas de interior, las montañas de Lugo y Ourense (Fagúndez y Barrada, 2007).

Los hábitats naturales más sensibles son los sistemas dunares, principalmente aquellas con mayor presión antrópica, así como los márgenes de marismas y, en menor medida, acantilados y matorrales costeros. Los pantanos y ambientes con alta disponibilidad hídrica de origen antrópica también son muy sensibles a ser invadidos por especies como *Paspalum paspalodes* y *Bidens frondosa*.

Un buen número de especies, como las del género *Conyza*, están presentes en prácticamente toda la geografía gallega, donde existe un medio propicio para su desarrollo; pero otras como *Stenotaphrum secundatum*, *Carpobrotus edulis* o *Spartin patens* son, por el momento, obligatoriamente costeras en Galicia.

Los ambientes acuáticos dulces están, por lo general, libres de invasoras salvo por la presencia de *Azolla filiculoides* y *Elodea canadensis* (Miño), y *Egeria densa* (Umia).

En el caso de *Carpobrotus edulis*, aparece por toda la zona costera gallega en comunidades costeras y de acantilado afectando a un gran número de especies vegetales raras o amenazadas presentes en estas áreas. Destaca el caso de *Omphalodes littoralis* subsp. *gallaecica*, endémica de las dunas de la costa coruñesa desde Corrubedo hasta Ferrol. La rápida expansión de la invasora *C. edulis* impide la germinación y crecimiento de este valioso endemismo, así como de otras especies nativas de estos hábitats tan valiosos y sensibles (ver Fig. 2) (Fagúndez y Barrada, 2007).



Figura 2: *Carpobrotus edulis* colonizando un sistema dunar y provocando el desplazamiento de la nativa *Honckenya peploides* (Foto: S. Roiloa).

2. Caso de estudio: *Carpobrotus edulis*

Biología de la planta

Las plantas del género *Carpobrotus* son especies caméfitas, herbáceas perennes, pertenecientes a la familia de las *Aizoaceae*. Originaria de Sudáfrica, pero en la actualidad se encuentra presente en todas las zonas templadas del mundo (sur de Australia, Nueva Zelanda, Chile, California y sur de Europa), especialmente en ecosistemas costeros (Portela, 2015)

Carpobrotus edulis (L.) N.E.Br., (ver Fig. 3) también conocida como “Uña de gato” o “Herba do coitelo”, es una planta invasora introducida en la Península Ibérica desde la región del Cabo (Sudáfrica) para la jardinería por su capacidad de fijación y regeneración y por la vistosidad de sus flores. La primera presencia de *C. edulis* en la Península Ibérica data del 1900, y su primera localización es Galicia (Gonçalves, 1990).



Figura 3: Lámina de *C.edulis* (Gonçalves, 1990)

Tiene tallos subcilíndricos, enraizantes y ramificados de hasta varios metros. Las hojas opuestas, sésiles, de sección triangular, suculentas, alargadas de hasta 13 centímetros, muy crasas y de color verde con el final rojizo. Sus flores son grandes, solitarias y terminales; de color amarillo, rosadas o púrpuras, de hasta 8-10 centímetros de diámetro con un pedúnculo bracteolado de hasta 5 centímetros. Perianto con 5 tépalos verdes (3 externos y 2 internos) y

estaminodios petaloides lineares. El ovario ínfero presenta 10 estigmas ($2n=18$) y el androceo se compone de numerosos estambres con filamentos amarillentos. Tiene un fruto carnoso, indehisciente, con numerosas semillas comprimidas de hasta 2 milímetros y mucilaginosas. La propagación es vegetativa y muy intensa, lo que facilita su rápida expansión (Gonçalves, 1990; Fagúndez y Barrada, 2007; Roiloa et al. 2015).

Poseen un metabolismo CAM y presentan fecundación alógama (entre individuos diferentes) y entomófila, habiéndose observado polinizadores en los órdenes *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera* y *Thysanoptera* (Portela, 2015).

Aparece fundamentalmente en hábitats dunares y acantilados de toda la costa gallega (ver Fig. 4 y Fig. 5), además ocupa medios alterados o con un uso humano intenso (Fagúndez y Barrada, 2007).



Figura 4: *Carpobrotus edulis* invadiendo un acantilado (Foto: S. Roiloa)



Figura 5: Mapa de Galicia con presencia de *Carpobrotus edulis* (Fagúndez y Barrada, 2007)

3. Trabajo experimental

Efecto de la plasticidad en el proceso invasor de *Carpobrotus edulis*: variaciones en la capacidad de distribución de recursos entre poblaciones del área nativa e invadida.

Louzán-Carreira, Iria
Facultad de Ciencias, Universidade da Coruña
15071, A Coruña
Email: i.louzan@udc.es

RESUMEN

Las invasiones biológicas son consideradas como una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad a escala global, pudiendo afectar de manera negativa a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que invaden. Uno de los aspectos claves para estudiar las invasiones biológicas es explicar por qué algunas especies se convierten en invasoras agresivas, mientras que otras se quedan en exóticas sin producir impactos negativos. Así, la plasticidad fenotípica, entendida como el cambio en la expresión de un fenotipo en función del ambiente, ha sido señalada como una característica que podría estar favoreciendo la capacidad invasora de las especies. En este trabajo estudiamos esta capacidad de plasticidad fenotípica en una especie clonal invasora, *Carpobrotus edulis*. En concreto, se estudia si esta capacidad de plasticidad fenotípica difiere entre poblaciones del área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica). Comparando la capacidad de plasticidad entre poblaciones del área nativa y el área invadida podremos determinar la presencia de procesos de adaptación local que hayan seleccionado positivamente un atributo favorable durante el proceso de invasión. En este experimento se demuestra que, en condiciones de jardín común, individuos procedentes del área invadida desarrollan una mayor plasticidad radicular ante pulsos de nutrientes, mientras que los individuos del área nativa no muestran esta plasticidad. Este resultado apoyaría la teoría de la plasticidad fenotípica como un atributo que confiere un valor adaptativo importante y puede contribuir al éxito de las invasiones vegetales.

ABSTRACT

Biological invasions are considered one of the greatest threats to the conservation of biodiversity on a global scale, and it may negatively affect the structure and functioning of the native ecosystems that are being invaded. One of the key aspects in the study of biological invasions consists in investigating and explaining why some species become invasive while other remain as exotic species, without any negative impact. Thus, phenotypic plasticity, defined as the change in the expression of a phenotype depending on the environment, has been identified as a feature that could be favouring the invasiveness of the species. In this work we study the ability to experiment phenotypic plasticity in clonal invasive specie: *Carpobrotus edulis*. Specifically, this study examines if this phenotypic plasticity differs between populations of a native area (Cape Region, South Africa) and populations of the invaded area (Iberian Peninsula). Through the comparison of plasticity among native and invaded populations, we can determine positive selection of favourable traits during the process of invasion due to the local adaptation. In this experiment we demonstrate that, in common garden conditions, plants from the invaded areas show higher root plasticity, as a response to nutrients availability, than plants from native areas. This result supports the idea that phenotypic plasticity could be considered a key adaptive trait contributing to invasiveness.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son consideradas como una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad a escala global, pudiendo afectar de manera negativa a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que invaden. En hábitats sensibles, como lo son las dunas costeras, las interacciones competitivas entre las especies invasoras y nativas son muy importantes, resolviéndose generalmente con la desaparición de la flora autóctona, que muchas veces está conformada por especies endémicas y en peligro (Novoa y González, 2014). Es decir, el establecimiento y proliferación de especies invasoras puede modificar la estabilidad y funcionalidad de las comunidades locales, y desplazar las especies nativas, con la consiguiente pérdida de biodiversidad.

Uno de los aspectos claves para estudiar las invasiones biológicas es explicar por qué algunas especies se convierten en invasoras agresivas, mientras que otras se quedan en exóticas sin producir impactos significativos. Existen algunas características de estas plantas que pueden explicar este fenómeno. Así, por ejemplo, diferentes atributos asociados al crecimiento clonal favorecen la supervivencia y el crecimiento de especies con alta capacidad invasora (Roiloa *et al.* 2015). Esta relación positiva entre clonalidad y capacidad invasora se ve apoyada por el hecho de que muchas de las especies invasoras más agresivas muestran crecimiento clonal.

Otra característica que podría favorecer la capacidad invasora de las plantas es la plasticidad en la asignación de biomasa para la adquisición de recursos esenciales. Así, la plasticidad fenotípica, entendida como el cambio en la expresión de un fenotipo en función del ambiente, ha sido señalada como una característica que podría estar favoreciendo la capacidad invasora de las especies (Keser *et al.* 2014). La idea sería que aquellas especies más plásticas, es decir, aquellas especies con una mayor capacidad para mostrar un cambio plástico en la producción de los distintos órganos responsables de la adquisición de recursos esenciales en función de las condiciones del ambiente, tendrán una mayor capacidad de adaptarse a un nuevo ambiente, y por lo tanto de tener éxito en la invasión de un nuevo territorio (Keser *et al.* 2014).

En este trabajo estudiamos esta capacidad de plasticidad fenotípica en una especie clonal invasora, *Carpobrotus edulis*. En concreto, se estudia si esta capacidad de plasticidad fenotípica difiere entre poblaciones del área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica). Comparando la capacidad de plasticidad entre poblaciones del área nativa y el área invadida podremos determinar la presencia de procesos

de adaptación local. En este sentido, la existencia de diferencias en un determinado atributo entre poblaciones del área nativa y del área invadida que crecen en condiciones estándar (jardín común) serían indicativas de un proceso de selección positiva en el hábitat invadido. Este resultado apoyaría la hipótesis de evolución durante los procesos de invasión, que estable la presencia de cambios genéticos rápidos en el área invadida dirigidos por la selección natural (Stockwell et al., 2003).

Nuestro estudio plantea las siguientes hipótesis específicas: (i) la existencia de plasticidad en respuesta a distintas condiciones ambientales en la invasora *C. edulis*. En concreto, se persigue determinar si hay diferencias en la biomasa proporcional destinada a raíz entre dos niveles de nutrientes. Según la teoría clásica de distribución de recursos, las plantas deben destinar más biomasa a los órganos que adquieren el recurso limitante (Bloom *et al.*, 1985; McCarthy y Enquist, 2007), en este caso los nutrientes. Por lo tanto, se espera que las plantas que crecen con baja disponibilidad de nutrientes tengan una proporción significativamente mayor de raíces. (ii) La existencia de diferencias en plasticidad entre poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y poblaciones del área invadida (Península Ibérica). En concreto, se pretende testar si hay diferencias entre ambas poblaciones en la plasticidad asociada a la biomasa proporcional destinada a raíz ante la escasez de nutrientes. Considerando la plasticidad fenotípica como una cualidad determinante relacionada con la capacidad de invasión de determinadas especies (Keser *et al.* 2014), esperamos un proceso de selección positiva favoreciendo que las plantas de la Península Ibérica sean más plásticas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Material vegetal

Para el experimento se utilizaron 24 ejemplares de la especie *Carpobrotus edulis* de los cuales, 12 provienen de su área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y los otros 12 fueron recogidos en varias áreas invadidas (Península Ibérica, Galicia y Portugal) (ver Tabla 1 para localización de las poblaciones en el área nativa e invadida). Las plantas fueron recogidas en sistemas dunares, su hábitat natural, del área nativa y el área invadida en Enero de 2015, y permanecieron en condiciones estándar de adaptación en la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña durante 10 meses antes del inicio del experimento.

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

Tabla 1: Tabla que recoge los puntos de muestreo.

Diseño experimental

El experimento consistió en un diseño cruzado con dos factores: nivel de nutrientes y origen. El factor nutrientes incluyó dos niveles: alta disponibilidad y baja disponibilidad de nutrientes (etiquetados como N+: alta disponibilidad de nutrientes, y N-: baja disponibilidad de nutrientes respectivamente). El nivel de alta disponibilidad consistió en una mezcla en proporción 1:1 de turba comercial y arena. Por otra parte el nivel de baja disponibilidad de nutrientes consistió en arena. El factor origen consistió en dos niveles: área nativa, y área invadida (etiquetados como SA: Sudáfrica y PI: Península Ibérica). En el área nativa se incluyeron de manera aleatoria individuos recogidos en las cuatro poblaciones de la Región del Cabo (Sudáfrica) muestreadas. En el área invadida se incluyeron de manera aleatoria individuos procedentes de las cuatro poblaciones muestreadas en la Península Ibérica (Portugal y España) (ver Fig. 1). Cada tratamiento se replicó 6 veces (n = 6).



Figura 1: Esquema de la distribución de los diferentes ejemplares y tratamientos

Los individuos fueron seleccionados del stock de material vegetal según su similitud de tamaño, y fueron trasplantados, sin raíces, a macetas individuales con capacidad 1 litro (ver Fig. 2). El experimento comenzó el día 23 de Noviembre de 2015. Las plantas se situaron en un área experimental de la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña (UDC) (43º29'35.94"N 8º24'32.42"O) y se mantuvieron allí bajo condiciones naturales. El 11 de Enero de 2016, y con el objetivo de acelerar su crecimiento, las plantas fueron trasladadas a una

cámara de crecimiento del Área de Ecología de la Facultad de Ciencias (UDC). En la cámara de crecimiento las plantas fueron sometidos a ciclos de luz de 12 horas y mantenidas a temperatura constante de 21°C. Las plantas fueron regadas regularmente para evitar estrés hídrico. El experimento finalizó el 18 de enero de 2016.



Figura 2. Imágenes de *C. edulis* de la Península Ibérica y Sudáfrica creciendo en los dos niveles de nutrientes ensayados (foto izquierda: baja disponibilidad de nutrientes; foto derecha: alta disponibilidad de nutrientes (Foto: I. Louzán).

Medidas

Una vez finalizado el experimento las plantas fueron cosechadas individualmente, las raíces lavadas cuidadosamente para eliminar la turba y la arena, y cada individuo fue separado en parte aérea (incluyendo hojas y estolón) y parte subterránea (raíces) (ver Fig. 3). Las diferentes partes del individuo fueron entonces secadas en estufa a 80°C durante 24 horas para obtener los pesos secos de raíz y parte aérea. Las muestras se pesaron en una balanza de precisión de 3 cifras decimales El peso seco total final fue calculado como la suma de la biomasa de raíz + la biomasa aérea. La proporción de biomasa destinada a producir raíces fue calculada para cada individuo como la relación biomasa de raíz/biomasa aérea (RSR: root/shoot ratio).

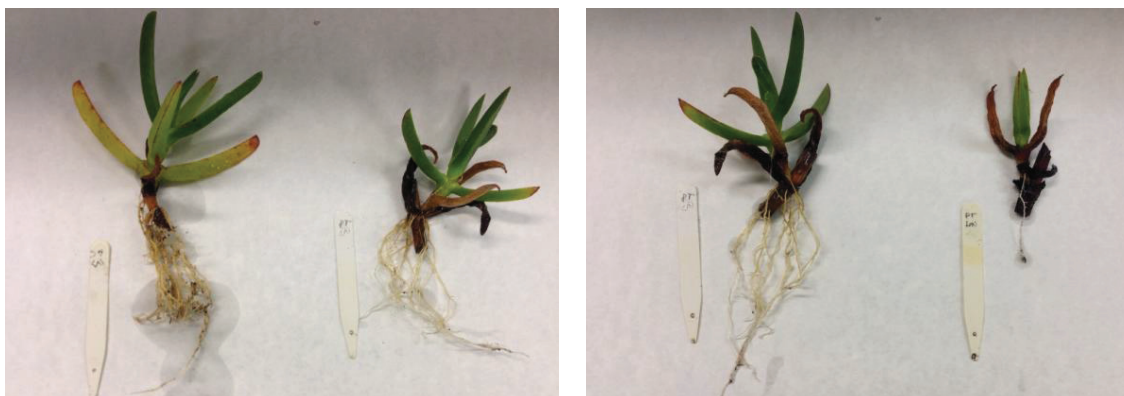


Figura 3: Detalle mostrando ejemplares de *C. edulis* Sudafricano y de la Península Ibérica tras la cosecha donde se puede observar el desarrollo radicular de las plantas (Foto: I. Louzán)

Tratamiento estadístico

En un primer momento se planteó un análisis multivariante utilizando como factores “origen” y “nutrientes”, y como variables la biomasa total, la biomasa de raíz, la biomasa aérea y RSR. Se comprobó la normalidad de los datos obtenidos mediante el test de Kolmogórov-Smirnov, y la homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene. En este último caso, la biomasa de raíz y RSR no cumplen los criterios; se realizaron múltiples transformaciones que tampoco dieron un resultado óptimo.

Finalmente se optó por analizar los datos mediante dos ANOVAs de una vía, con nutrientes como factor principal, y biomasa radicular, biomasa aérea, biomasa total y RSR como variables. Es decir, se ejecutaron de manera independiente dos ANOVAs de una vía para estudiar el efecto de la adición de nutrientes, una para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y otra para las poblaciones del área invadida (Península Ibérica). En este caso, todos los datos se ajustaron a los requisitos de normalidad (test de Kolmogórov-Smirnov) y homogeneidad de varianza (test de Levene) requeridos para la realización de test paramétricos, y no fueron necesarias ninguna transformación.

En el momento de la cosecha se registró un ejemplar del área nativa muerto en alta disponibilidad de nutrientes. Este individuo no presentaba raíces y no fue incluido en los análisis.

El nivel de significación aceptado fue un $p\text{-valor} < 0,05$. Los datos fueron analizados utilizando el programa estadístico IBM SPSS Statistic 19.0 (IBM Corporation, Armonk, NY, EE.UU.).

RESULTADOS

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

Tanto en el caso de los ejemplares procedentes del área nativa (Sudáfrica) como aquellos ejemplares de planta correspondientes a poblaciones del área invadida (Península Ibérica) observamos un incremento de la biomasa proporcional destinada a raíces en el tratamiento de baja disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, y de manera muy interesante, este efecto de la disponibilidad de nutrientes en la biomasa destinada a raíces únicamente fue estadísticamente significativo en la poblaciones del área invadida (Península Ibérica) (ver Tabla 2 y 3, Fig. 4).

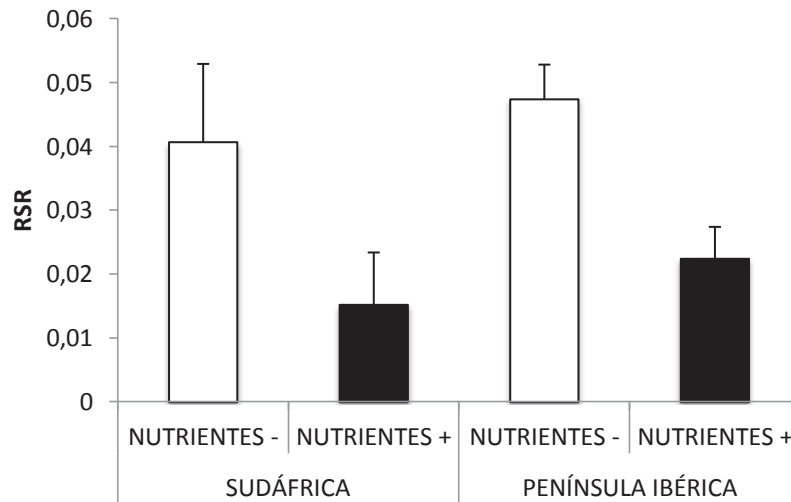


Figura 4. Media (+SE) de la proporción de biomasa destinada a raíz (RSR) en función del nivel de nutrientes para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica) (ver Tablas 2 y 3 para resultados del ANOVA).

Biomasa de raíz

La biomasa de raíz se ve significativamente afectada en los ejemplares del área invadida (Península Ibérica), habiendo aumentado dicha cantidad en los tratamientos con baja disponibilidad de nutrientes (Tabla 2, Fig. 5). En el caso de las plantas del área nativa (Sudáfrica) no se observan diferencias significativas en ninguno de los tratamientos de nutrientes (Tabla 1, Fig. 5).

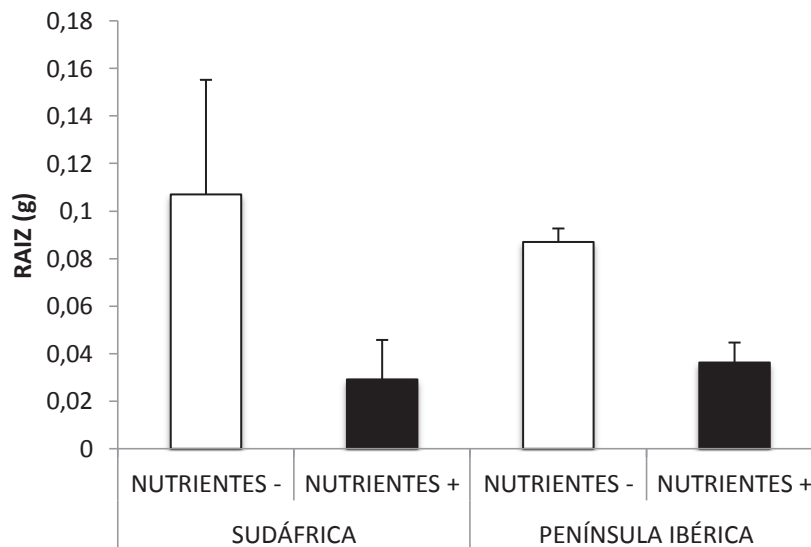


Figura 5. Media (+SE) de la e biomasa de raíz en función del nivel de nutrientes para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica) (ver Tablas 2 y 3 para resultados del ANOVA).

Biomasa aérea

La biomasa aérea no estuvo significativamente afectada por el tratamiento de nutrientes, ni en el caso de poblaciones del área nativa (Sudáfrica) ni en las poblaciones del área invadida (Península Ibérica) (ver Tablas 2 y 3, Fig. 6).

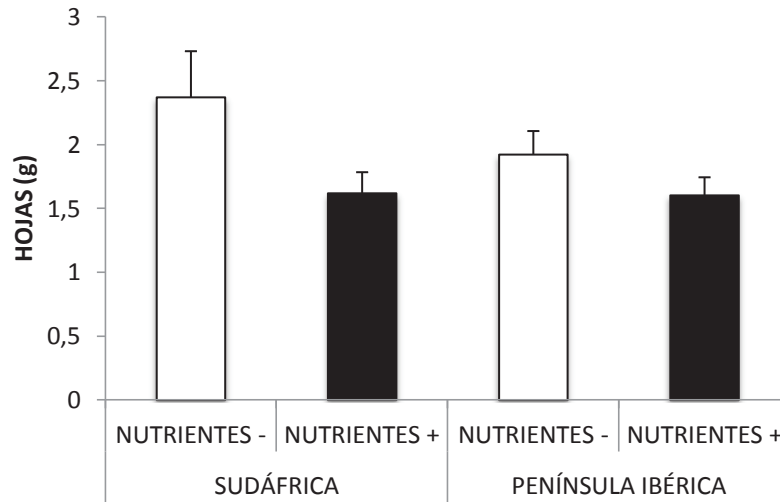


Figura 6. Media (+SE) de la e biomasa de parte aérea (hojas) en función del nivel de nutrientes para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica) (ver Tablas 2 y 3 para resultados del ANOVA).

Biomasa total

Nuestros resultados no detectaron un efecto significativo del tratamiento de nutrientes en la biomasa total, ni para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) ni para las poblaciones del área invadida (Península Ibérica) (ver Tablas 2 y 3, Fig. 7).

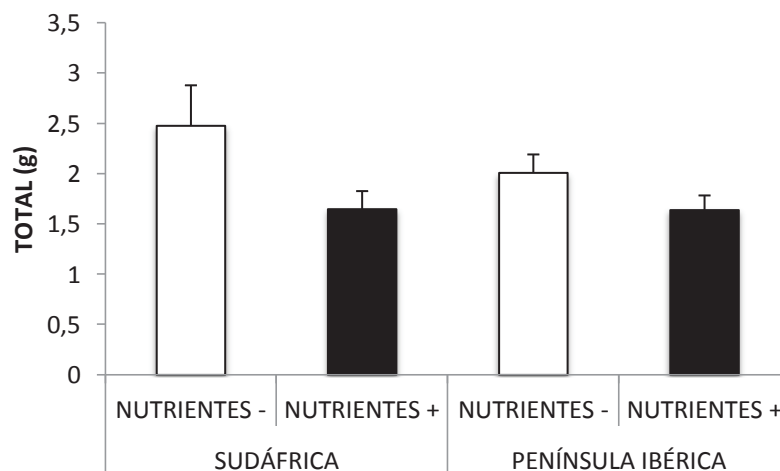


Figura 7. Media (+SE) de la e biomasa de total en función del nivel de nutrientes para las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) y del área invadida (Península Ibérica) (ver Tablas 2 y 3 para resultados del ANOVA).

Sudáfrica												
	RSR			Raíz			Aérea			Total		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
Nutrientes	1	2,723	0,133	1	1,976	0,193	1	3,106	0,112	1	3,058	0,114
Error	9			9			9			9		

Tabla 2: Resultados del ANOVA para las poblaciones de origen Sudafricano para los efectos de los nutrientes sobre la proporción de biomasa de raíz (RSR), biomasa de raíz, biomasa aérea y biomasa total. No hay diferencias significativas (p -valor<0,05).

Península Ibérica												
	RSR			Raíz			Aérea			Total		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
Nutrientes	1	11,436	0,007	1	24,994	0,001	1	1,89	0,119	1	2,5	0,145
Error	10			10			10			10		

Tabla 3: Resultados del ANOVA para las poblaciones de origen Peninsular para los efectos de los nutrientes sobre la proporción de biomasa de raíz (RSR), biomasa de raíz, biomasa aérea y biomasa total. Las diferencias significativas están resaltadas (p -valor<0,05).

DISCUSIÓN

Los resultados apoyaron parcialmente nuestra primera hipótesis de una respuesta plástica al déficit de nutrientes. Así comprobamos que las plantas procedentes del área invadida (Península Ibérica) sí fueron capaces de incrementar significativamente la proporción de biomasa que destinaban a raíces en respuesta a la baja disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, las poblaciones del área nativa (Sudáfrica) no mostraron ninguna plasticidad al pulso de nutrientes. Los resultados mostraron diferencias significativas en los parámetros RSR y biomasa de raíz de las plantas del área invadida sometidas a los tratamientos de baja y alta disponibilidad de nutrientes; por lo que se confirma que existen cambios en la asignación de biomasa y una respuesta direccional que lleva al incremento de las raíces en los medios pobres en nutrientes como se esperaba. La teoría clásica de distribución de recursos predice que las plantas asignarán una mayor proporción de biomasa a producir aquellos órganos responsables de adquirir el recurso más limitante. Esta respuesta plástica aumenta la capacidad de las plantas para hacer frente a cambios en la disponibilidad de recursos del ambiente. Así, plantas que crecen en sitios con baja disponibilidad de nutrientes, deben asignar una mayor fracción de nueva biomasa a las raíces (Bloom *et al.*, 1985; Poorter y Nagel, 2000; McCarthy y Enquist, 2007). Esta distribución de biomasa se puede expresar como el RSR (biomasa proporcional destinada a raíz con relación a la parte aérea) y se calcula como la proporción entre la masa aérea seca de la planta y la masa seca de las raíces. Esta distribución de biomasa a la raíz puede ser muy plástica dependiendo de los factores ambientales (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Nuestra segunda hipótesis planteaba una mayor plasticidad en la adquisición del recurso limitante en aquellas poblaciones procedentes del área invadida (Península Ibérica). Los resultados apoyan esta hipótesis. Así, en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, encontramos un incremento significativo en la proporción de biomasa radicular en el caso de los *C. edulis* de la Península Ibérica (área invadida) pero no en los procedentes del área nativa (Sudáfrica). Este resultado apoyaría nuestra hipótesis según la cual la plasticidad fenotípica es una característica con un valor adaptativo que se ha seleccionado positivamente durante el proceso de invasión (Keser *et al.*, 2014). La plasticidad fenotípica representa un mecanismo efectivo para la adquisición de recursos y, por lo tanto, puede representar una ventaja competitiva para aquellos individuos más plásticos. Parece razonable suponer que la presencia de una selección positiva de la plasticidad durante el proceso de invasión, podría favorecer la expansión de las especies exóticas convirtiéndolas en invasoras. La llegada de un individuo a un nuevo hábitat supone la superación de una serie de filtros que permitan su

establecimiento, reproducción y finalmente expansión, que le convierten en una especie invasora. Durante este proceso, la selección positiva de atributos favorables, como sería la plasticidad fenotípica, reportaría un claro beneficio a la especies exótica.

En conclusión, en este experimento se demuestra que, en condiciones de jardín común, individuos procedentes del área invadida desarrollan una mayor plasticidad radicular ante pulsos de nutrientes, mientras que los individuos del área nativa no muestran esta plasticidad. Este resultado apoyaría la teoría de la plasticidad fenotípica como un atributo que confiere un valor adaptativo importante y puede contribuir al éxito de las invasiones vegetales.

In conclusion, in this experiment we demonstrate that, in common garden conditions, plants from the invaded areas showed higher root plasticity, as response to nutrients availability, than plants from native areas. This result supports the idea that phenotypic plasticity could be considered a key adaptive trait contributing to invasiveness.

Bibliografía

- Alonso, A., Castro-Díez, P. (2015). Las invasiones biológicas y su impacto en los ecosistemas. *Ecosistemas* **24** (1): 1-3. doi: 10.7818/ECOS.2015.24-1.01
- Bloom, A.J., Chapin, F.S. III y Mooney, H.A. (1985). Resource limitation in plants- an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 363-392
- González-Costales, J. A. (2007). *Plantas alóctonas invasoras en el Principado de Asturias*. Consejería de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio e Infraestructuras y Obra Social "la Caixa".
- Gonçalves, M.L. (1990). *C.edulis* L. En Castroviejo, S., Laínz, M., López González, G., Montserrat, P., Muñoz Garmendia, F., Paiva, J. y Villar, L. (eds.). *Flora ibérica* **2**: 84-86. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- CDB. (2009). *COP 6, Decision VI/23: Alien species that threaten ecosystems, habitats or species*. Consultado el 25 de octubre de 2015, en <https://www.cbd.int/decision/cop/?id=7197>
- Comisión Europea (2014). *ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS: la respuesta de la Unión Europea*. Luxemburgo: Oficina de Publicaciones de la Unión Europea. doi: 10.2779/32006
- Fagúndez, J. y Barrada, M. (2007). *Plantas Invasoras de Galicia: Biología, Distribución e Métodos de Control*. Santiago de Compostela: Xunta de Galicia, Dirección Xeral de Conservación da Natureza.
- Keser, H.L., Dawson, W., Song, Y.B., Yu, F.H., Fischer, M., Dong, M. y Kleunen, M. (2014). Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecologia* **174**: 1055-1064. doi: 10.1007/s00442-013-2829-y
- McCarthy, M.C. y Enquist, B.J. (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology* **21**: 713-720
- Moutou, F., y Pastoret, P. (2010). Definir una especie invasora. *Scientific and Technical Review of the Office International des Epizooties* **29** (1): 47-56.
- Novoa, A. y González, L. (2014). Impacts of *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br. on the germination, establishment and survival of native plants: A clue for assessing its competitive strength. *PLoS ONE* **9** (9): e107557. doi: 10.1371/journal.pone.0107557
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. y Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234
- Poorter, H. y Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**: 595-607. doi: 10.1071/PP99173_CO

Portela, R. (2015). Efecto de la integración fisiológica en el proceso de invasión de un sistema dunar por las especies clonales *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis*. Trabajo de fin de máster, Universidad de A Coruña, España.

Roiloa, S.R., Campoy, J.G. y Retuerto, R. (2015). Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas* **24** (1): 76-83. doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.12

Stockwell, C.A., Hendry, A.P. y Kinnison, M.T. (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* **18** (2): 94-101.

Vilà M, Valladares F, Traveset A, Santamaría L, Castro P (eds.)(2008). *Invasiones Biológicas*. CSIC, Madrid, España. ISBN: 978-84-00-08663-3.