



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

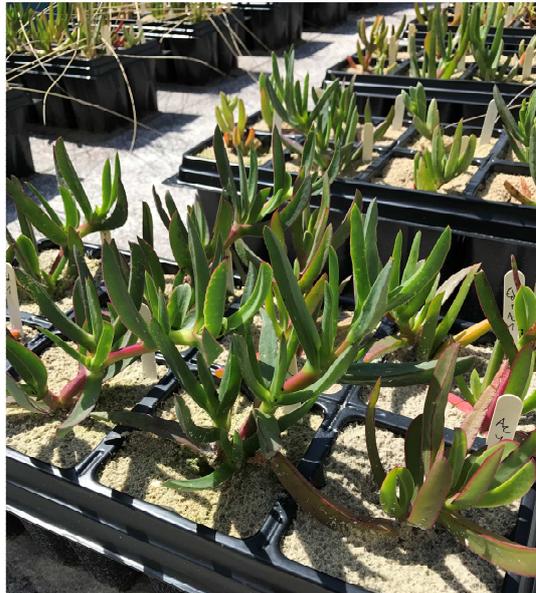
Grado en Biología

Memoria do Traballo de Fin de Grao

Importancia de la plasticidad fenotípica en las invasiones vegetales: un experimento con dos especies exóticas de *Carpobrotus*

Importancia da plasticidade fenotípica nas invasións vexetais: un experimento con dúas especies exóticas de *Carpobrotus*

Importance of phenotypic plasticity in plant invasions: an experiment with two alien *Carpobrotus* species



Sandra Barreiro Astray

Junio, 2017

Tutor(es) Académico: Sergio Rodríguez Roiloa y Rodolfo Barreiro Lozano

DR. RODOLFO BARREIRO LOZANO, CATEDRÁTICO DE ECOLOGÍA, Y DR. SERGIO RODRÍGUEZ ROILoa, PROFESOR AYUDANTE DOCTOR, DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDADE DA CORUÑA

INFORMAN:

Que la presente memoria de Trabajo de Fin de Grado (TFG) titulada **“Importancia de la plasticidad fenotípica en las invasiones vegetales: un experimento con dos especies exóticas de *Carpobrotus*”** presentada por **Dña. SANDRA BARREIRO ASTRAY** ha sido realizada bajo nuestra dirección, y considerando que cumple con las condiciones exigidas autorizamos su presentación ante el Tribunal correspondiente.

Y para que así conste, firmamos la presente en A Coruña, a 16 de junio de 2017.

Fdo. Rodolfo Barreiro Lozano

Fdo. Sergio Rodríguez Roiloa

AGRADECIMIENTOS

A mis profesores y tutores Sergio Rodríguez Roiloa y Rodolfo Barreiro Lozano, sin los cuales no hubiera sido posible la realización de este trabajo. Por su ayuda, paciencia, y todos los conocimientos que me han transmitido. También a Rubén Portela Carballeira, por ofrecerme su ayuda en todo momento en el trabajo de campo y laboratorio.

A mis amigos y compañeros de la facultad, por todo el apoyo brindado y su presencia tanto en los buenos como en los malos momentos.

Y sobre todo, a mi familia, porque sin ellos esto no hubiese sido posible. Gracias por confiar en mí y apoyarme en todo momento.

ÍNDICE

RESUMEN	IV
RESUMO.....	IV
ABSTRACT	IV
PALABRAS CLAVE.....	V
INTRODUCCIÓN	1
Proceso invasor	1
Impacto de las especies invasoras	2
Invasiones biológicas en Galicia	3
Características de las plantas invasoras.....	4
OBJETIVOS	5
MATERIAL Y MÉTODOS	6
Especies de estudio	6
Materia vegetal	8
Diseño experimental	8
Medidas	10
Tratamiento estadístico.....	10
RESULTADOS	11
DISCUSIÓN	14
CONCLUSIONES.....	16
CONCLUSIÓN.....	16
CONCLUSIONS	16
BIBLIOGRAFÍA	17

RESUMEN

Las invasiones biológicas son una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a escala global. Las características que podrían aumentar la capacidad invasora de las especies serían aquellas que pueden conferirles ventajas competitivas frente a las especies nativas. La plasticidad fenotípica, capacidad de un genotipo de expresar diferentes fenotipos en función del ambiente, parece ser un rasgo capaz de promover el potencial invasor en plantas. En este experimento utilizamos individuos de *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis*, especies exóticas invasoras en sistemas costeros de la Península Ibérica, para comprobar si la plasticidad fenotípica ante disponibilidad de nutrientes varía entre ellas, y podría indicar diferencias en su potencial invasor. Los resultados muestran que existen diferencias en la respuesta a la disponibilidad de nutrientes del suelo, con *C. edulis* mostrando una mayor capacidad para beneficiarse del pulso de nutrientes. Sin embargo, este resultado no es consecuencia de un cambio plástico en la asignación de recursos a la biomasa radicular, como cabría esperar según la teoría clásica de distribución de recursos.

RESUMO

As invasións biolóxicas son unha das principais causas de perda de biodiversidade a escala global. As características que poderían aumentar a capacidade invasora das especies serían aquelas que poden conferirles vantaxes competitivas fronte ás especies nativas. A plasticidade fenotípica, capacidade dun xenotipo de expresar diferentes fenotipos en función do ambiente, parece ser un rasgo capaz de promover o potencial invasor en plantas. Neste experimento empregamos individuos de *Carpobrotus edulis* e *Carpobrotus acinaciformis*, especies exóticas invasoras en sistemas costeiros da Península Ibérica, para comprobar se a plasticidade fenotípica ante a dispoñibilidade de nutrientes varían entre elas, e podería indicar diferenzas no seu potencial invasor. Os resultados amosan que existen diferenzas na resposta á dispoñibilidade de nutrientes do solo, con *C. edulis* mostrando unha maior capacidade para beneficiarse do pulso de nutrientes. Non obstante, este resultado non é consecuencia dun cambio plástico na asignación de recursos á biomasa radicular, como se esperaríase según a teoría clásica de distribución de recursos.

ABSTRACT

Biological invasions are one of the main causes for biodiversity loss at global scale. Traits favouring species invasiveness would be those that will enhance competitive ability of invaders in comparison with native species. Phenotypic plasticity, the ability of a genotype to express different phenotypes depending on the environment, appears to be a trait capable of promoting plant invasiveness. In this experiment, we used individuals of *Carpobrotus edulis* and

Carpobrotus acinaciformis, which are invasive alien species of coastal systems at the Iberian Peninsula, to detect changes in phenotypic plasticity to nutrient availability, and elucidate if these differences could conduct to differences in invasiveness. The results show that there are differences in the response to soil nutrient availability, with *C. edulis* showing a greater capacity to get advantage from a nutrient pulse. However, this result is not a consequence of plastic changes in biomass allocation to roots, as would be expected according to the classical theory of biomass allocation.

PALABRAS CLAVE

Carpobrotus acinaciformis, *Carpobrotus edulis*, disponibilidad de nutrientes, invasiones biológicas, plasticidad fenotípica.

INTRODUCCIÓN

La invasiones biológicas ocurren cuando los organismos son introducidos, por acción voluntaria o involuntaria del hombre, en áreas nuevas fuera de su área natural de distribución, donde se establecen y expanden provocando un impacto negativo en los ecosistemas (Vilà et al., 2008). Son consideradas una causa importante de pérdida de diversidad, y son capaces de cambiar ecosistemas enteros afectando a su estructura, composición y funcionamiento (Simberloff, M., et al., 2005).

Los cambios en la actividad humana, especialmente en las últimas décadas, son uno de los principales motivos de la aceleración del proceso de invasiones biológicas. Así, el incremento en la inmigración de plantas, animales y microorganismos está relacionada directamente con el auge de las comunicaciones y la globalización e intensificación del comercio (Lobato, 2011, N. Mack et al., 2000). De esta forma, una especie que antiguamente necesitaría miles de años para alcanzar una nueva zona, hoy en día tardaría solo veinticuatro horas (Vilà et al., 2008).

Para entender en qué consisten las invasiones biológicas y como tiene lugar el proceso invasor es necesario tener claro qué es una especie invasora, qué términos se usan para referirse a ellas y cuáles antes o después de que llegan a serlo. El proceso de invasión comienza con una especie **exótica**, es decir, una especie procedente de otra región. Esta, al escapar del control humano, puede establecerse y reproducirse sin su ayuda, aunque la mayoría suelen fracasar, en cuyo caso se denominaría especie **adventicia**. Las que son capaces de crear poblaciones estables, de forma que no necesitan de la recurrencia de inmigraciones desde su hábitat de nativo, se consideran especies **naturalizadas** (Vilà et al., 2008). El paso de una especie naturalizada no invasora a **invasora** se produce si esta es capaz de expandirse rápidamente lejos de su foco de introducción, sin embargo desde un punto de vista antropocéntrico, representaría el punto a partir del cual la especie comienza a tener consecuencias ecológicas y económicas detectables (Richardson et al., 2000).

PROCESO INVASOR

El proceso de invasión está conformado por cuatro fases: transporte, establecimiento, expansión e impacto (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 (García, 2016).

La **fase de transporte** consiste en la recolección de las especies alóctonas de su hábitat nativo, transporte y posterior liberación en el nuevo ambiente. Las causas del transporte e introducción de especies foráneas pueden ser accidentales o intencionadas. Las primeras se producen de forma involuntaria, pero siempre con la participación del ser humano. Sin embargo, las segundas son las que tienen lugar de forma consciente y con fines determinados.

Cuando llegan al nuevo hábitat, los individuos deben establecer una población estable, completando así la segunda fase del proceso invasor (**fase**

de establecimiento). Si los individuos de esa especie son capaces de establecerse con éxito se encontrarán en la categoría de especie naturalizada.

Finalmente, la población que se ha establecido sin ayuda humana, debe crecer de forma acelerada y expandirse fuera de su área geográfica (**fase de expansión**) para poder considerarse invasora. Es en este momento en el que será capaz de influir negativamente en la diversidad (**fase de impacto**), completando así el proceso invasor.

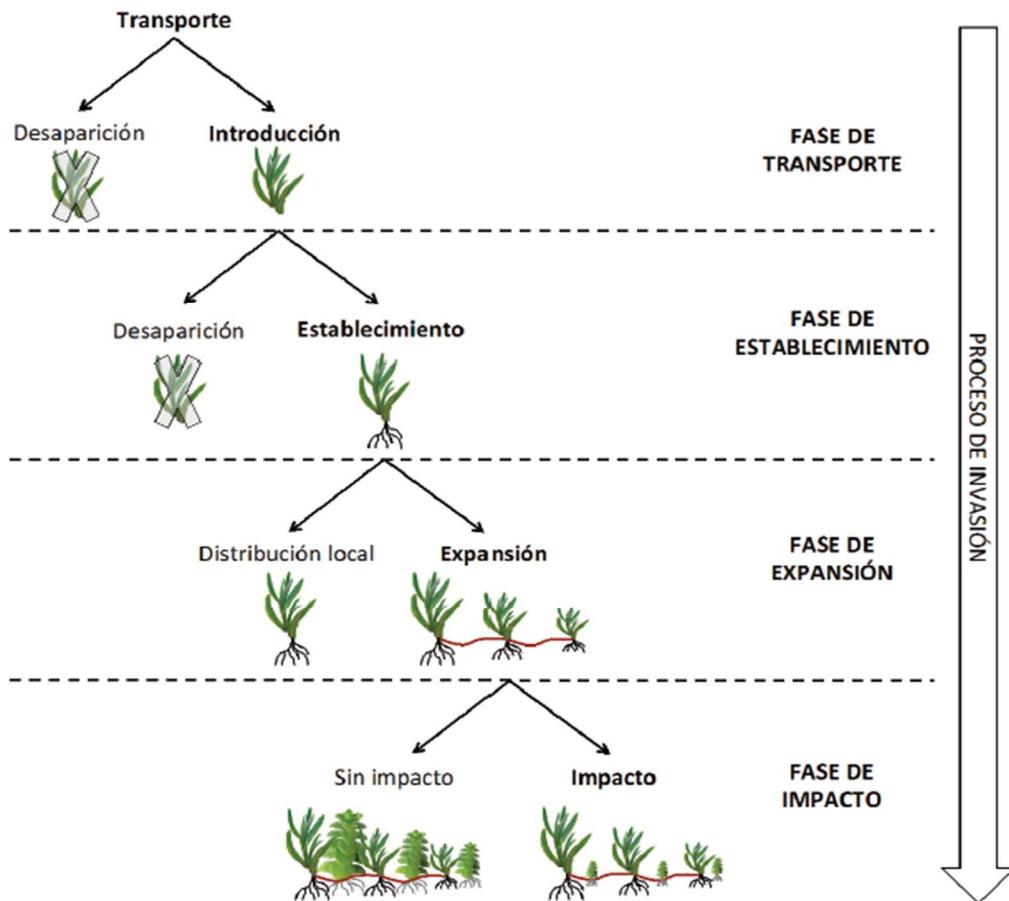


Figura 1. Modelo simplificado del proceso de invasión con las fases de introducción, establecimiento, expansión e impacto (modificado de Roiloa et al., 2015).

IMPACTO DE LAS ESPECIES INVASORAS

Las invasiones biológicas juegan un papel importante en el cambio global debido a su implicación en la pérdida de biodiversidad y de los servicios de los ecosistemas (Alonso y Castro- Díez, 2015). Son capaces de alterar ecosistemas provocando cambios químicos y físicos e incluso alterando la hidrología (Lobato, 2011). Los cambios que conlleva su presencia afectan a todo el medio: flora, fauna y suelo (Fagúndez y Barrada, 2007).

A menudo se describen las invasiones biológicas como una lucha entre nativos y forasteros (Lobato, 2011). Según la IUCN de 2004 las especies exóticas invasoras ponen en peligro el 5,4% de las especies autóctonas, de tal forma que estas últimas sufrirán cambios en su abundancia e integridad (Vilà et al., 2008). Si una especie introducida ocupa el mismo nicho que la autóctona, pero de forma más eficaz, será capaz de desplazarla mediante un proceso de exclusión competitiva. En plantas, el efecto negativo reside principalmente en la competencia por recursos, y normalmente las especies alóctonas presentan una tolerancia mayor a la limitación de recursos. El impacto sobre la flora autóctona tiene lugar también cuando las plantas invasoras emplean otros métodos. Algunas desplazan a las nativas por alelopatía (producción de compuestos tóxicos), mientras que otras afectan de manera indirecta a la fertilidad de las plantas nativas atrayendo a los polinizadores más intensamente (Vilà et al., 2008).

El fenómeno invasor tiene también importantes efectos socioeconómicos difíciles de calcular, ya que los cuantificables son solo una mínima parte de los indirectos (Lobato, 2011). La mayoría están relacionados con la agricultura, siendo el más evidente la aparición de malas hierbas en los campos de cultivo. Sin embargo, los daños antrópicos van desde problemas por toxicidad en el ganado hasta daños arqueológicos (Fagúndez y Barrada, 2007).

Los impactos sociales también son abundantes. Muchas plantas invasoras, como *Acacia dealbata*, forman parte de lo que se conoce como “fauna alergógena”, y son las responsables de la aparición de reacciones alérgicas en humanos (Fagúndez y Barrada, 2007). Además, sumadas a las alergias ya conocidas de las especies nativas, suponen un importante problema en salud humana.

INVASIONES BIOLÓGICAS EN GALICIA

A pesar de que las invasiones biológicas suponen hoy en día una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad, en Galicia la preocupación por las bio-invasiones es relativamente reciente (Fagúndez y Barrada, 2007).

En Galicia, las áreas geográficas más afectadas por la presencia de especies de plantas invasoras son aquellas con más presión antrópica (Fagúndez y Barrada, 2007). Por tanto, serán abundantes estos individuos en zonas costeras y aquellas que estén próximas a grandes ciudades, mientras que su presencia será más reducida en zonas de interior como las montañas de Lugo y Ourense.

Su distribución geográfica está claramente relacionada con la ecología de estos individuos. De entre los hábitats con una mayor presión de especies invasoras se encuentran los sistemas dunares, principalmente playas con bastante presión humana y márgenes de marismas. En contraposición, están los ambientes acuáticos de agua dulce que, exceptuando las especies *Azolla filiculoides*, *Egeria densa* y *Elodea canadensis*, podría decirse que están libres de invasoras (Fagúndez y Barrada, 2007).

CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS INVASORAS

Las características que proporcionan a las plantas su capacidad invasora están encaminadas, principalmente, a conferirles ventajas competitivas frente a las especies nativas (Vilà et al., 2008).

Una de las características más beneficiosas en la fase adulta, es la capacidad de **propagación clonal** (Vilà et al., 2008). En este sentido, la capacidad de integración fisiológica permite a las plantas con crecimiento clonal comportarse como un sistema cooperativo, lo que les permite amortiguar el estrés que supone colonizar un nuevo ambiente, pudiendo así incrementar su éxito invasor (Roiloa et al., 2015).

Otro rasgo vegetativo asociado a las plantas invasoras es la **capacidad de crecer rápidamente**. Esto se consigue, principalmente, mediante dos adaptaciones: una elevada superficie foliar específica y una elevada tasa fotosintética.

En lo relativo a las **adaptaciones reproductivas**, las plantas invasoras suelen ser con menor frecuencia dioicas (individuos de un solo sexo) y con más frecuencia hermafroditas (ambos sexos en un mismo individuo) que las nativas. Esto, a su vez, tiene relación con la elevada frecuencia de aparición de los procesos de autopolinización, que sirven para asegurar la presencia de descendencia, así como la viabilidad de la misma, a partir de un reducido número de individuos. Es común la alteración de la fructificación y la floración, consiguiendo que sea diferente de la de las plantas nativas para aumentar el éxito reproductivo. Asimismo, a través de la dispersión a larga distancia consiguen acelerar y facilitar la localización de nuevas zonas capaces de ser colonizadas (Vilà et al., 2008).

La **plasticidad fenotípica** consiste en la capacidad de un genotipo de expresar diferentes fenotipos en función del ambiente (Richards et al., 2006). Por norma general, los rasgos involucrados en la adquisición de recursos suelen mostrar patrones de plasticidad, como el aumento proporcional de la biomasa de las raíces en suelos con bajo contenido en nutrientes o el aumento proporcional de la superficie foliar en ambientes donde la intensidad luminosa es limitante (Sultan, 2000), como apunta la teoría clásica de distribución de recursos en plantas (Bloom et al., 1985). Estas respuestas plásticas permiten a las plantas amortiguar los cambios en la disponibilidad de recursos. Así, por ejemplo, la plasticidad en la producción de raíces favoreció el crecimiento y expansión de la especie clonal *Glechoma hederacea* en un experimento de invernadero (Roiloa y Hutchings, 2012). La plasticidad fenotípica se postula como un rasgo capaz de promover la capacidad invasora en plantas, tanto en clonales como en las que no lo son (Keser et al., 2014). Esta característica proporciona a los individuos la capacidad de vivir en nuevos lugares sin tener que experimentar adaptaciones genéticas mediante selección natural, lo cual implicaría un importante tiempo de retraso evolutivo. Es decir, la plasticidad podrían facilitar la rápida distribución de los taxones introducidos y, por tanto, es capaz de contribuir a su invasividad, aumentándola (Sultan, 2000). De esta forma, las especies que muestran respuestas muy plásticas a los cambios en factores ambientales podrán superar, relativamente rápido, todos los límites y barreras que supone la adaptación a las condiciones del nuevo ambiente donde se han introducido (Vilà et al., 2008).

OBJETIVOS

El objetivo del presente trabajo es contribuir al estudio del papel que la plasticidad fenotípica tiene en los procesos de invasiones biológicas. En particular se pretende determinar si la plasticidad fenotípica ante diferentes niveles de nutrientes difiere entre dos especies muy próximas pero que tienen diferente potencial invasor: *Carpobrotus edulis* y *Carpobrotus acinaciformis*. *C. edulis*, por su presencia más extendida en la cuenca del Mediterráneo, ha sido considerada por algunos autores como un invasor más agresivo que *C. acinaciformis* (Suehs et al., 2004). Ambas especies son congéneres, y por lo tanto con una biología muy próxima. Esta similitud hace que las posibles diferencias que se encuentren entre las dos, en este caso en la plasticidad fenotípica en el nivel de nutrientes, puedan explicar sus diferencias en capacidad invasora.

En concreto se plantea la siguiente hipótesis: si la plasticidad fenotípica juega un papel importante en el proceso invasor de *Carpobrotus*, cabría esperar que *C. edulis*, especie señalada como un invasor más agresivo, tenga una mayor capacidad para la plasticidad que su congénere *C. acinaciformis*, considerada por algunos autores como un invasor menos agresivo debido a su menor presencia.

MATERIAL Y MÉTODOS

ESPECIES DE ESTUDIO

Carpobrotus edulis (L.) N. E. Br. es una especie de la familia Aizoaceae conocida comúnmente como “uña de gato” o “hierba del cuchillo” (ver Fig. 2). Se trata de una planta herbácea con hojas suculentas, de sección triangular y alargadas. Cuenta con flores amarillas y un fruto carnoso indehiscente con numerosas semillas (Fagúndez y Barrada, 2007).

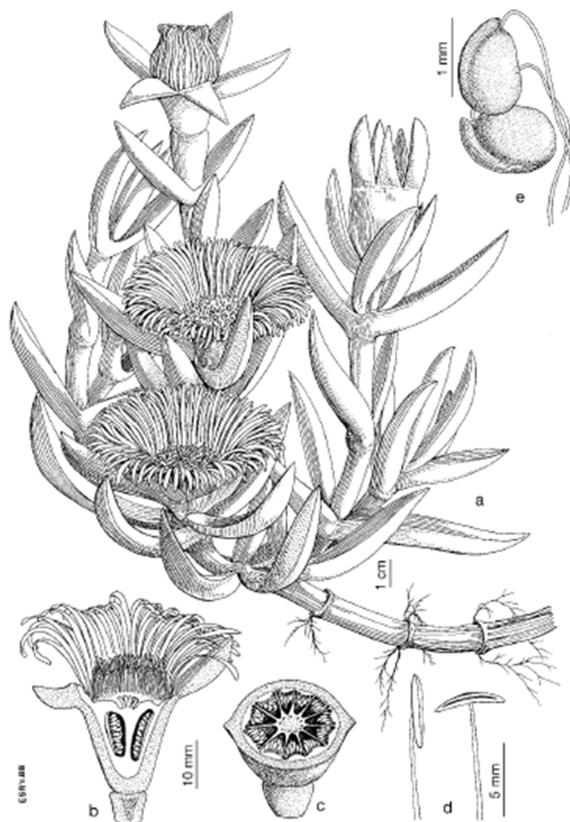


Figura 2. Reproducción de lámina de *Carpobrotus edulis* (L.) N. E. Br. (Castroviejo, 1990)

Es nativa de Sudáfrica, concretamente la región del Cabo, y hoy en día está catalogada como especie invasora en todos los biomas Mediterráneos del planeta: California, Chile, sur de Australia y sur de Europa (ver Fig. 3). En la Península Ibérica fue introducida debido a su uso en jardinería como ornamental, y por su capacidad de estabilización y fijación del terreno (Novoa, 2012).

En Galicia aparece en comunidades costeras y de acantilado, afectando a numerosas especies vegetales raras o amenazadas presentes en dichos hábitats (Fagúndez y Barrada, 2007).



Figura 3. Distribución de *Carpobrotus edulis* (L.) N. E. Br. desde Sudáfrica (modificado de Novoa, 2012)

Carpobrotus acinaciformis (L.) L. Bolus es también una especie de la familia Aizoaceae (ver Imagen 1) procedente de SudrÁfrica y muy emparentada con *C. edulis*. Al igual que *C. edulis* se trata de una planta perenne con tallos postrados y muy ramificados que enraÍzan con facilidad, lo que supone una gran facilidad de propagaci3n vegetativa (CARACI/EEI/FL019). Presenta hojas suculentas, opuestas y comprimidas lateralmente. Sin embargo, la gran diferencia entre ellas es que las hojas de *C. acinaciformis* tienen secci3n transversal en forma de triángulo is3sceles en su mitad apical, mientras que las de *C. edulis* tienen forma de triángulo equilátero (Suehs et al., 2004). Otra diferencia fundamental es el color de la flor, siempre pÚrpura en este caso.

De manera similar que *C. edulis* podemos especular que los individuos de *C. acinaciformis* fueron introducidos con fines ornamentales y de estabilizaci3n de taludes. Al tratarse de un competidor muy eficaz por su capacidad de ocupar rÁpidamente el espacio, ha sido capaz de colonizar numerosos arenales, sistemas dunares y acantilados costeros de la Península Ibérica.



Imagen 1. *Carpobrotus acinaciformis* (L.) L. Bolus invadiendo un hábitat costero en Portugal (Foto: S.R. Roiloa).

MATERIA VEGETAL

El material vegetal de *C. edulis* y *C. acinaciformis* empleado en el experimento fue recogido en un sistema dunar costero en las inmediaciones de la ciudad de Vigo (42°12'57"N, 8°46'27"O). Para cada una de las especies se recolectaron un total de diez individuos. Con el fin de garantizar que todos los rametos tuvieran el mismo estadio de desarrollo se escogió siempre el tercer rameto desde el ápice de cada fragmento clonal. Además, para incrementar en la medida de lo posible la diversidad de genotipos incluidos en el experimento, cada individuo de los utilizados fue recolectado en diferentes manchas separadas al menos 10m entre ellas.

Este material vegetal recolectado fue inmediatamente transportado a una parcela experimental situada en la Facultad de Ciencias de la Universidade de A Coruña. Los individuos fueron trasplantados individualmente a macetas de 2L de capacidad. Tras el trasplante no se observó ningún síntoma de estrés en las plantas, por lo que se descarta cualquier efecto en los tratamientos derivado de un trauma inicial durante el proceso de trasplante.

DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental consistió en dos factores cruzados: “especies” y “nivel de nutrientes” (ver Fig. 4). El factor “especies” incluía dos niveles

correspondientes a las dos especies de *Carpobrotus* utilizadas en el estudio: *C. edulis* y *C. acinaciformis*. En cuanto al nivel de nutrientes incluía dos niveles: “baja cantidad de nutrientes” y “elevada cantidad de nutrientes”. El nivel de baja disponibilidad de nutrientes consistió en que las plantas crecían con arena (procedente de un sistema dunar tipo donde *Carpobrotus sp.* crece de forma natural). Por otra parte, el tratamiento de elevada disponibilidad de nutrientes consistió en añadir a la arena 6g de un fertilizante granular de lenta liberación. La marca de fertilizante empleada fue Osmocote Bloom, con la siguiente composición de nutrientes: N-NO₃ = 212 mg/L; N-NH₄ = 268 mg/L; P₂O₃ = 280 mg/L; K₂O = 720 mg/L; Fe = 14 mg/L; Mn = 2 mg/L; Cu = 1,8 mg/L; Mo = 0.8 mg/L; Zn = 0,4 mg/L.

La asignación de los tratamientos a los diferentes individuos fue al azar, y la disposición de los individuos en la parcela experimental fue aleatoria para evitar posibles efectos de condiciones heterogéneas dentro del área de estudio. El experimento comenzó el día 20 de Marzo de 2017 y tuvo una duración de dos meses, durante los cuales las plantas crecieron en condiciones naturales de luz y temperatura. Las plantas fueron regadas periódicamente para evitar estrés hídrico.

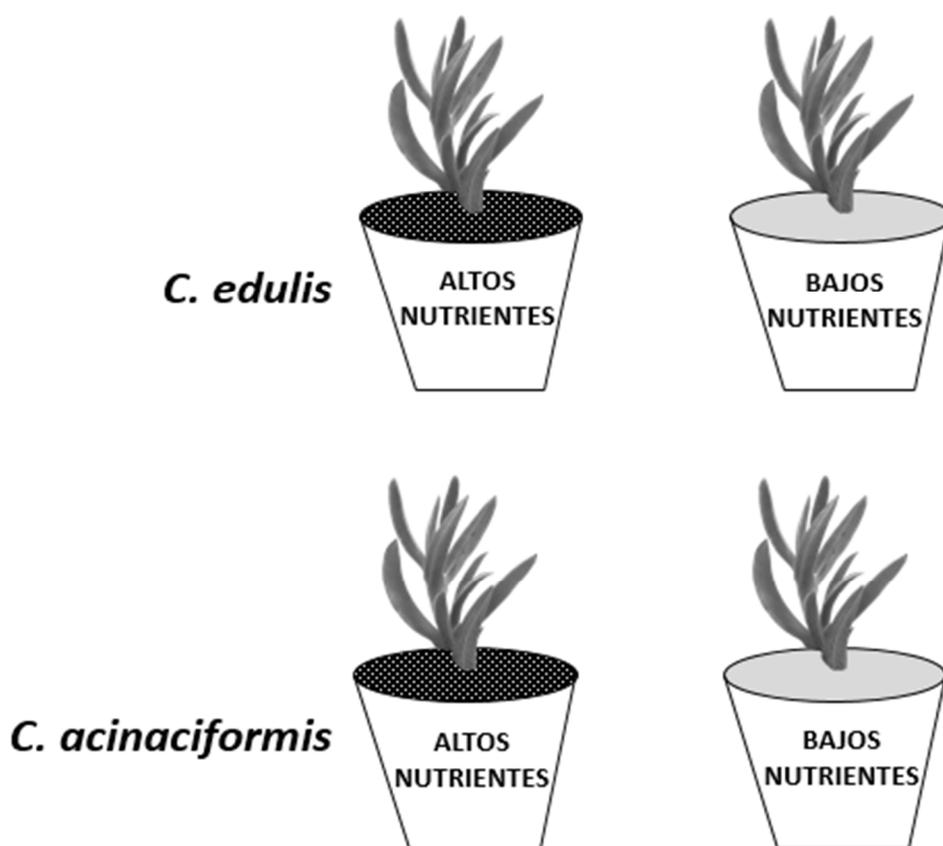


Figura 4. Esquema del diseño experimental con los niveles del factor nutrientes y especies representadas.

MEDIDAS

Una vez finalizado el experimento todas las plantas fueron cosechadas individualmente, lavadas con cuidado para eliminar la arena y separadas en raíz y parte aérea. Las distintas partes del individuo fueron secadas en una estufa a 70°C durante 48h, para poder obtener el peso seco de cada una de ellas. Las muestras fueron pesadas en una balanza de precisión de tres cifras decimales. La biomasa total, es decir, la suma de la biomasa de la raíz y de la biomasa aérea, y la biomasa proporcional destinada a la raíz, que es la relación entre la biomasa de la raíz y la aérea (RSR: root / shoot ratio), fueron calculadas para cada individuo.

TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

Previamente al análisis estadístico se comprobó que los datos cumplieran los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianza necesarios para poder aplicar test paramétricos, para lo cual se emplearon los test de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. En el caso de la biomasa de raíz los datos no cumplían el requisito de normalidad, por lo que se realizó una transformación logarítmica con la cual se consiguió que se ajustaran a una distribución normal.

La biomasa aérea, la biomasa de raíz, la biomasa total y la biomasa proporcional destinada a la raíz (RSR) fueron analizadas mediante un test ANOVA de dos vías, con “especies” y “nutrientes” como factores principales. Paralelamente, y con el objetivo de detectar posibles diferencias en función de la disponibilidad de nutrientes, se realizaron dos ANOVAs de una vía, con “nutrientes” como factor. Estos análisis se realizaron separadamente para las dos especies de estudio. Previamente a la realización del ANOVA para la especie *C. acinaciformis* se transformaron logarítmicamente las variables “biomasa total” y “RSR”, al no cumplir los requisitos imprescindibles de normalidad y homogeneidad de varianzas necesarios para la realización del test. En el caso de *C. edulis* los datos de todas las variables seguían una distribución normal y presentaban varianzas homogéneas, por lo que no fueron necesarias transformaciones de los datos.

El nivel de significación aceptado fue de $P < 0.05$ y el paquete estadístico utilizado fue el SPSS Statistics 19.0 (IBM, Armonk, New York, USA).

RESULTADOS

Los resultados del ANOVA de dos vías mostraron que no existe un efecto significativo del factor “especie” en las variables estudiadas (ver Tabla 1, Fig. 5). Es decir, el valor medio de la biomasa aérea, biomasa de raíz, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz no difiere significativamente entre *C. edulis* y *C. acinaciformis*.

Aisimismo, este ANOVA de dos vías tampoco se observó un efecto significativo de la interacción “especie x nutrientes” (ver Tabla 1, Fig. 5), lo que indica que no existe diferencias significativas para las variables estudiadas en la respuesta a la disponibilidad de nutrientes en función de la especie considerada.

Los resultados del ANOVA de dos vías si detectaron un efecto significativo del tratamiento “nutrientes” en todas las variables estudiadas (ver Tabla 1, Fig. 5). En este sentido, la alta disponibilidad de nutrientes provocó un incremento significativo de todas las variables estudiadas: biomasa aérea, biomasa de raíz, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (RSR), en comparación con los valores encontrados en el tratamiento de baja disponibilidad de nutrientes (ver Tabla 1, Fig.5).

	g.l.	Biomasa aérea		Biomasa de raíz		Biomasa total		RSR	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Especies	1	0.05	0.947	0.197	0.663	0.012	0.914	0.102	0.754
Nutrientes	1	8.784	0.009	26.488	<0.001	19.758	<0.001	17.234	0.001
Especies x Nutrientes	1	1.948	0.182	0.885	0.361	1.398	0.254	0.018	0.894
Error	16								

Tabla 1. Resultados del ANOVA de dos vías con “Especie” y “Nutrientes” como factores principales para la biomasa aérea, biomasa de raíz, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (RSR). Los resultados significativos para una confianza del 95% aparecen resaltados en negrita. Ver Fig.5 para los valores medios.

Por otra parte, los test de ANOVA de una vía realizados separadamente para las dos especies de estudio arrojaron los siguientes resultados. En el caso de *C. edulis* el test mostró que todas las variables de estudio se incrementaban significativamente cuando la disponibilidad de nutrientes en el suelo era elevada (ver Tabla 2, Fig. 5). Sin embargo, en el caso de *C. acinaciformis* solo se vieron significativamente incrementadas por la alta disponibilidad de nutrientes la biomasa de raíz y la proporción de biomasa destinada a la raíz (RSR), mientras que la biomasa aérea y la biomasa total no se vieron significativamente afectadas por el tratamiento de nutrientes, aunque los valores medios, al igual que en el caso de *C. edulis*, fueron mayores en el tratamiento de alta disponibilidad de nutrientes (Ver Tabla 3, Fig. 5).

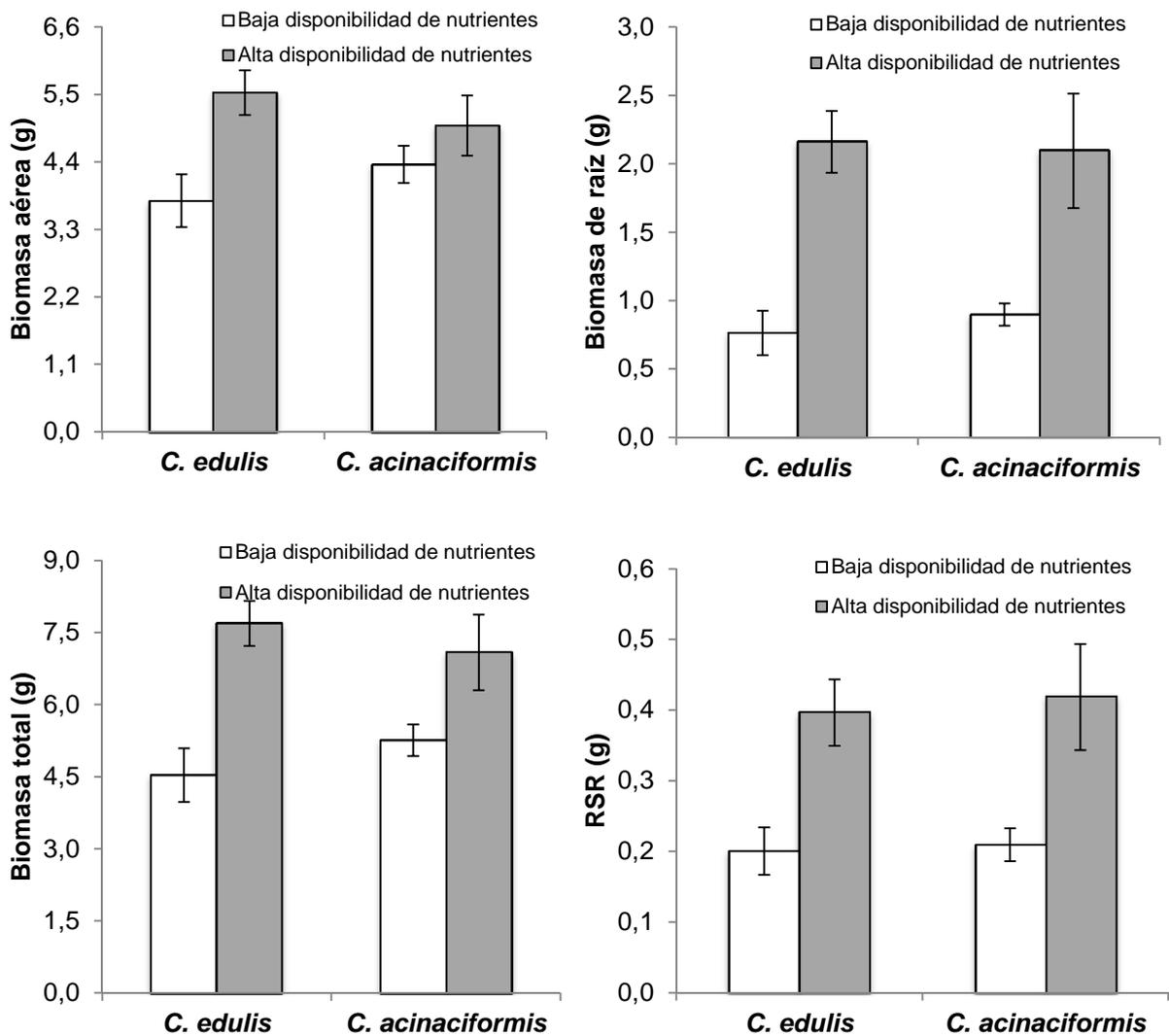


Figura 5. Representación gráfica de los valores medios (\pm SE) para biomasa aérea, biomasa de raíz, biomasa total y biomasa proporcional destinada a la raíz (RSR) para las dos especies estudiadas en función del tratamiento de nutrientes utilizado.

	g.l.	Biomasa aérea		Biomasa de raíz		Biomasa total		RSR	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Nutrientes	1	9.776	0.014	25.305	0.001	18.874	0.002	11.449	0.01
Error	8								

Tabla 2. Resultados del ANOVA para los individuos de *C. edulis* para testar los efectos del nivel de nutrientes sobre la biomasa aérea, biomasa de raíz, biomasa total y proporción de biomasa destinada a la raíz (RSR). Los resultados significativos para una confianza del 95% aparecen resaltados en negrita. Ver Fig. 5 para los valores medios.

	g.l.	Biomasa aérea		Biomasa de raíz		Biomasa total		RSR	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Nutrientes	1	1.196	0.306	7.892	0.023	4.918	0.057	8.926	0.017
Error	8								

Tabla 3. Resultados del ANOVA para los individuos de *C. acinaciformis* para testar los efectos del nivel de nutrientes sobre la biomasa aérea, biomasa de raíz, biomasa total y proporción de biomasa destinada a la raíz (RSR). Los resultados significativos para una confianza del 95% aparecen resaltados en negrita. Ver Fig. 5 para los valores medios.

DISCUSIÓN

El principal objetivo de este estudio era determinar la existencia de diferencias en la respuesta a la disponibilidad de nutrientes en las dos especies de *Carpobrotus* estudiadas. Los resultados mostraron que no existen diferencias significativas entre *C. edulis* y *C. acinaciformis* para ninguna de las variables estudiadas. En contra de nuestra principal hipótesis, no se encontraron diferencias entre las especies de estudio en la biomasa proporcional destinada a raíces (determinada mediante la relación biomasa de raíz / biomasa aérea, RSR) en función de la disponibilidad de nutrientes del medio. Por tanto, la plasticidad en esta característica (biomasa proporcional destinada a raíz) y para este recurso (disponibilidad de nutrientes) no parece ser significativa a la hora de explicar posibles diferencias en el potencial invasor entre *C. edulis* y *C. acinaciformis*. Aunque estudios previos han señalado a la plasticidad fenotípica como un mecanismo que podría estar favoreciendo los procesos de invasión para algunas especies (Keser et al., 2014), en nuestro caso de estudio, la plasticidad en respuesta a la presencia de distintos niveles de nutrientes no podría explicar diferencias en el éxito invasor de las especies estudiadas.

Tanto en *C. edulis* como en *C. acinaciformis*, la mayor disponibilidad de nutrientes se tradujo en un incremento de la biomasa proporcional destinada a raíces. Este resultado no se ajusta a lo propuesto por la teoría clásica de distribución de recursos, que defiende la existencia de un incremento de energía destinada a producir aquellas estructuras responsables de adquirir los recursos más escasos (Bloom et al., 1985). Es decir, según esta teoría se espera, en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, una mayor biomasa proporcional destinada a raíces (un mayor valor de RSR), de forma que las plantas están destinando más biomasa al órgano que les permite obtener el recurso más limitante. Una explicación plausible para este resultado, aparentemente contradictorio, podría ser la duración del experimento, y el hecho de que los individuos fueron trasplantados sin raíces. En un primer momento, inmediatamente después del trasplante cabría esperar una fase de producción de raíces, con una mayor producción total en el tratamiento de disponibilidad de nutrientes. Una vez que las plantas se han establecido, podríamos empezar a detectar un incremento de las biomásas aéreas en los individuos expuestos a una alta disponibilidad de nutrientes. Con el tiempo necesario, este incremento en la biomasa aérea llevaría a una reducción paulatina de la biomasa proporcional destinada a raíces en el tratamiento de alta disponibilidad de nutrientes. En nuestro trabajo, parece que el tiempo de duración del experimento no fue el suficiente para que pudiera emerger el patrón de distribución de recursos esperado según la teoría clásica de distribución de recursos (Bloom et al., 1985).

Ambas especies, como era de esperar, incrementaron su biomasa en respuesta a la adición de nutrientes, confirmando el efecto positivo de este tratamiento. Sin embargo, cuando se analiza el efecto de la adición de nutrientes separadamente para *C. edulis* y *C. acinaciformis*, se obtienen respuestas diferentes. Así, en el caso de *C. edulis* la adición de nutrientes incrementó significativamente su biomasa aérea y total, mientras que en el caso de *C. acinaciformis* la presencia de nutrientes incrementó las biomásas aérea y total, pero no de forma significativa. Es decir, aún cuando los nutrientes favorecieron

el crecimiento de ambas especies, nuestros resultados parecen indicar que ese beneficio fue más acentuado en *C. edulis* que en *C. acinaciformis*. Las diferencias fueron especialmente claras en la biomasa aérea, lo que podría conducir a una mayor capacidad de expansión sobre la superficie invadida de *C. edulis*. Este resultado podría apoyar la propuesta de Suehs et al., 2004 de que , debido a su mayor presencia, *C. edulis* puede ser considerado un invasor más agresivo que *C. acinaciformis*. Sin embargo, estas afirmaciones deben ser tomadas con cautela. La aparente mayor presencia e *C. edulis* podría ser debida a diferencias en la historia de invasión con respecto a *C. acinaciformis* (una introducción anterior o un mayor número de introducciones, por ejemplo).

CONCLUSIONES

En conclusión, este trabajo muestra que ambas especies de *Carpobrotus* estudiadas se beneficiaron de una mayor disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, los resultados muestran que existen diferencias en la respuesta a la disponibilidad de nutrientes del suelo en función de la especie, con *C. edulis* mostrando una mayor capacidad para beneficiarse del pulso de nutrientes, especialmente en la producción de biomasa aérea. Es decir, el incremento de nutrientes favorecería especialmente la expansión de superficie invadida por *C. edulis*. Sin embargo, estas diferencias entre ambas especies en el uso de los nutrientes del suelo no parecen ser explicadas por un cambio plástico en la asignación de recursos a la biomasa radicular, como cabría esperar según la teoría clásica de distribución de recursos.

CONCLUSIÓNS

En conclusión, este traballo amosa que ambas especies de *Carpobrotus* estudadas se beneficiaron dunha maior dispoñibilidade de nutrientes. Non obstante, os resultados mostran que existen diferenzas na resposta á dispoñibilidade de nutrientes non solo en función da especie, con *C. edulis* mostrando unha maior capacidade para beneficiarse do pulso de nutrientes, especialmente na produción de biomasa aérea. É dicir, o incremento de nutrientes favorecería especialmente a expansión de superficie invadida por *C. edulis*. Non obstante, estas diferenzas entre ambas especies no uso dos nutrientes do solo non parecen ser explicadas por un cambio plástico na asignación de recursos á biomasa radicular, como se esperaría según a teoría clásica de distribución de recursos.

CONCLUSIONS

In conclusion, this study shows that both species of *Carpobrotus* obtained a benefit from an increase in the availability of nutrients. However, results showed differences between species in response to soil nutrient availability, with *C. edulis* showing a greater capacity to taking benefits from nutrient pulse, especially in the production of above biomass. This is, the increase of nutrients availability would report a benefit for the expansion of *C. edulis* colonizing the invaded area. However, these differences between species in the use of soil nutrients apparently are not explained by a plastic change in biomass allocation to roots, as would be expected according to the classical theory of biomass allocation

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, A., y Castro- Díez, P. (2015). Las invasiones biológicas y su impacto en los ecosistemas. *Ecosistemas*, 24 (1), 1–3.
- Bloom, A. J., Chapin, F. S., y Mooney, H. A. (1985). Resource Limitation in Plants-An Economic Analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16 (1), 363–392.
- CARACI/EEI/FL019 (2013). *Carpobrotus acinaciformis* (L.) L. Bolus. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.
- Castroviejo, S., Aedo, C., Cirujano, S., Laínz, M., Montserrat, P., Morales, R., Muñoz Garmendia, F., Navarro, C., Paiva, J. & Soriano, C. (eds.). (1990). *Flora ibérica Vol. II*. Real Jardín Botánico, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 952 pp.
- 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, 209 pp.
- García Cardesín, E. (2016). Estudiando las invasiones biológicas: un trabajo experimental con *Carpobrotus edulis*. Universidade de A Coruña.
- 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, 174, 1055–1064.
- Lobato, I. (2011). *Invasiones Biológicas: diagnosis y solución*. ArtGerust, Torrejón de la Calzada, Madrid, 171 pp.
- Mack, R., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., y Bazzaz, F. (2000). Invasiones biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias globales y Control. Traducción al español de *Issues in Ecology*. Ecological Society of America, 19 pp.
- Novoa Pérez, A. (2012). *Carpobrotus edulis* (L.) N. E. Br.: una amenaza para la conservación de los ecosistemas duranes costeros. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo, España.
- Portela, R. (2015). Importancia de la integración clonal en los procesos de invasiones biológicas: un trabajo experimental con *Carpobrotus* sp. Trabajo Fin de Máster, Universidad de A Coruña, España.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., y Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9 (8), 981–993.
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, J., y Mar, N. (2000). Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions. *Diversity and Distributions*, 6 (2), 93–107.
- Roiloa, S., y Hutchings, M. (2012). The effects of rooting frequency and position of rooted ramets on plasticity and yield in a clonal species: An experimental

- study with *Glechoma hederacea*. *Ecological Research*, 27 (1), 145–152.
- Roiloa, S., Campoy, J. y Retuerto, R. (2015). Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas*, 24 (1), 76–83.
- Simberloff, D., Parker, I., y Windle, P. (2005). Introduced Species Policy, Management, and Future Research Needs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 (1), 12–20.
- Suehs, C. M., Affre, L., y Médail, F. (2004). Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: II. Reproductive strategies. *Heredity*, 92 (6), 550–556.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5 (12), 537–542.
- Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., y Castro, P. (2008). *Invasiones biológicas Invasiones biológicas*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 215 pp.