

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**



GRADO EN
BIOLOGÍA

CURSO 2014/2015

TRABAJO FIN DE GRADO
JUAN A. ARIAS LÓPEZ

Tutor: Sergio Rodríguez Roiloa

DR. SERGIO RODRÍGUEZ ROILLOA, PROFESOR AYUDANTE DOCTOR DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD DE A CORUÑA

INFORMA:

Que la presente memoria de Trabajo de Fin de Grado (TFG) titulada “**Efecto de la plasticidad fenotípica en el proceso invasor de *Carpobrotus sp.***” presentada por **D. JUAN A. ARIAS LÓPEZ** ha sido realizada bajo mi dirección, y considerando que cumple con las condiciones exigidas autorizo su presentación ante el Tribunal correspondiente.

Y para que así conste, firmo la presente en A Coruña, a 21 de julio de 2015.

Fdo. Sergio Rodríguez Roilola



ÍNDICE DE CONTENIDOS:

RESUMEN:	1
1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS:	3
A. Definiciones:	3
B. Proceso invasor:.....	5
C. Impactos:	7
D. Invasiones biológicas en Galicia:.....	8
2. CASO DE ESTUDIO: <i>Carpobrotus Sp.</i>	9
A. BIOLOGÍA Y CARÁCTER INVASOR:.....	9
B. TRABAJO EXPERIMENTAL:	10
I. Introducción:.....	10
II. Material y métodos:	11
III. Resultados:	14
IV. Discusión:.....	18
3. BIBLIOGRAFÍA:	20

RESUMEN:

Las invasiones biológicas suponen una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad a nivel global. Durante los últimos años han sido muchos los trabajos que se han dirigido a intentar conocer los atributos que provocan que una planta se convierta en un invasor agresivo. La plasticidad fenotípica, capacidad de los individuos de ajustar sus respuestas morfológicas y fisiológicas para adaptarse al ambiente, podría ser un atributo clave para entender los procesos de invasión. En este experimento utilizamos individuos de *Carpobrotus edulis*, una invasora muy agresiva, y *Carpobrotus acinaciformis*, especie exótica considerada menos agresiva, para comparar su plasticidad en términos de distribución de recursos ante la presencia de distintos niveles de nutrientes. Nuestro trabajo muestra que existen diferencias significativas en la cantidad de raíz producida por *C. edulis* y *C. acinaciformis* en función del contenido de nutrientes del suelo, con *C. edulis* mostrando una mayor plasticidad para este carácter. Este resultado parece apoyar la idea de que la plasticidad fenotípica podría contribuir al éxito de algunas especie invasoras.

RESUMO:

As invasións biolóxicas supoñen unha das maiores ameazas para a conservación da biodiversidade a nivel global. Durante os últimos anos, moitos traballos tentaron descubrir os atributos que fan que unha planta se converta nun invasor agresivo. A plasticidade fenotípica, capacidade dos individuos da axustar as súas respostas morfolóxicas e fisiolóxicas para adaptarse ó ambiente, podería ser un atributo clave para comprender os procesos de invasión. Neste experimento utilizamos individuos de *Carpobrotus edulis*, unha invasora moi agresiva, e *Carpobrotus acinaciformis*, especie exótica considerada coma menos agresiva, para

comparar a súa plasticidade atendendo á distribución de recursos da planta en función da presenza de distintos niveis de nutrientes. O noso traballo mostra que existen diferencias significativas na cantidade de raíz producida por *C.edulis* e *C.acinaciformis* en función do contido de nutrientes do solo, mostrando *C.edulis* unha maior plasticidade para este carácter. Iste resultado parece apoiar a idea de que a plasticidade fenotípica podería contribuir ó éxito dalgunhas especies invasoras.

ABSTRACT:

Biological invasions are one of the biggest threats to global biodiversity conservation. In recent years there has been many essays focused on discovering which characteristics make a plant become an aggressive invader. Phenotypic plasticity -ability of an individual to adjust their morphological and physiological responses in order to adapt to the environment- could be a key attribute in order to understand invasion processes.

In this experiment we use individuals of *C.edulis* (very aggressive invader) and *C.acinaciformis* (exotic species, less aggressive invader) in order to compare their plasticity in terms of resources distribution in presence of different soil nutrient concentrations. Our essay shows significant differences in root mass produced by *C.edulis* and *C.acinaciformis* depending on the content in soil nutrients, *C.edulis* showed a higher plasticity for this character. This result seems to support the idea that phenotypic plasticity could contribute to the success of some invasive species.

1. LAS INVASIONES BIOLÓGICAS:

Durante las últimas décadas, el ser humano ha roto múltiples barreras geográficas que delimitaban la distribución de las especies. Esto ha permitido que algunas se hayan desplazado e instalado fuera de sus fronteras naturales. Algunas de estas especies se han convertido en invasoras, causando graves impactos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas invadidos (Alonso y Castro-Díez, 2015).

Algunas de estas especies causan grandes pérdidas económicas por medio de la inutilización de infraestructuras, otras suponen un riesgo para la salud pública al transmitir enfermedades, causar alergias o producir biotoxinas (Mazza et al., 2007). Solo en los Estados Unidos se calcula que las especies exóticas suponen un desembolso anual de 120.000 millones de Dólares (Pimentel, 2005).

Las invasiones biológicas suponen una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad, problema que se ha visto aumentado con la mejoría de las comunicaciones entre zonas alejadas del globo (Fagúndez y Barrada, 2007) de modo que una especie que necesitaría 5000 años para alcanzar una nueva región Biogeográfica de forma natural, en la actualidad solamente tardaría un día (Vilà et al., 2008).

A. DEFINICIONES:

Antes de abordar el tema de las invasiones biológicas debemos entender una serie de conceptos clave que son utilizados con frecuencia en este campo:

- Para empezar, hablamos de **especie nativa** (o especie autóctona) cuando una especie es propia de un ecosistema determinado. Su existencia en este se ha dado de manera natural, sin intervención humana, llegando a estar completamente integrada. Todos los organismos -salvo los domésticos- tienen una distribución geográfica dentro de la que son especies nativas.

- Si por causas antrópicas una especie se establece fuera de la región de la que es autóctona, esta especie pasará a denominarse **especie introducida** o **especie exótica** en este nuevo ambiente. Que una especie sea exótica solamente implica que no es propia de esa región, pero no tiene que ser obligatoriamente perjudicial para el ecosistema en que ha sido introducida.
- Una especie introducida puede no llegar a tener una explosión demográfica y formar poblaciones pequeñas y poco viables a nivel local. En estos casos suelen depender de un aporte constante de nuevos individuos y la población tiene escasa probabilidad de persistir; en este caso hablaríamos de una **especie subespontánea** o una **especie adventicia** (Abalde, 2014).
- Si el éxito adaptativo de esta especie introducida es mayor puede llegar a convertirse en una **especie naturalizada**. Estas especies logran formar poblaciones perennes, que se reproducen en la naturaleza y son capaces de perpetuarse sin ulterior intervención humana (Moutou y Pastoret, 2010). No se trata de especies necesariamente invasoras.
- Ciertas especies introducidas sufren un estallido demográfico, normalmente debido a inexistencia en el nuevo ecosistema de sus predadores, competidores o parásitos naturales (Smith y Smith, 2003) y pasan a llamarse **especies invasoras**.

Estas especies alcanzan el estadio final del proceso de invasión y tienen capacidad de diseminarse a zonas lejanas del punto de introducción. En el caso de especies vegetales se las considerará invasoras si: se establece a 100 metros del foco de invasión en menos de 50 años (si se reproduce por semillas) o a más de 6 metros en 3 años si tienen reproducción por rizomas o estolones (Vilà et al., 2008).

Las regiones afectadas por una especie invasora van a sufrir efectos perjudiciales sobre su diversidad ecológica local, el funcionamiento de sus ecosistemas, ciertos parámetros socioeconómicos y sobre la salud pública (Moutou y Pastoret, 2010). Buen ejemplo de esto es el caso de las *Islas Hawaii (EE.UU)* en que la introducción de especies es la causa de que el 95% de sus especies estén extintas o en peligro (Smith y Smith, 2003).

B. PROCESO INVASOR:

El proceso de invasión biológica consiste en una secuencia de acontecimientos gracias a los que una especie foránea afronta -pero no necesariamente supera- una serie de dificultades que se oponen a su instalación y proliferación en una nueva región (Moutou y Pastoret, 2010).

Las diferentes etapas son la **fase de transporte**, la **fase de establecimiento**, la **fase de propagación** y -finalmente- la etapa que más impacto tiene sobre la sociedad y que es también la más subjetiva: la **fase de impacto** (Ver *Figura 1*).

En la primera, la especie en cuestión supera las barreras que la mantenían aislada de una nueva región de la que no es nativa gracias a la acción humana voluntaria o involuntaria. Una vez esta especie es transportada pasa a llamarse **especie accidental**.

En un segundo paso, de sobrevivir al primer contacto con este nuevo ambiente, esta especie podría encontrar condiciones favorables para su asentamiento y comenzar a reproducirse en este nuevo ambiente, convirtiéndose en una **especie naturalizada**.

La mayoría de las especies asilvestradas permanecen en un territorio pequeño, siendo su distribución muy localizada. No obstante, en torno a un 10% de estas especies muestran capacidades de **propagación** muy superiores a las de las especies nativas. Esto conlleva una modificación del ecosistema y pasan a denominarse **especies invasoras** (Castro-Díez, P. et al. 2004).

La **fase de impacto** consiste en que una especie que ha llegado a ser invasora provoque algún tipo de pérdida a los ojos de la percepción humana. Se trata de una etapa más subjetiva, en que a menudo son las pérdidas económicas y no las ecosistémicas las que se tienen en cuenta.

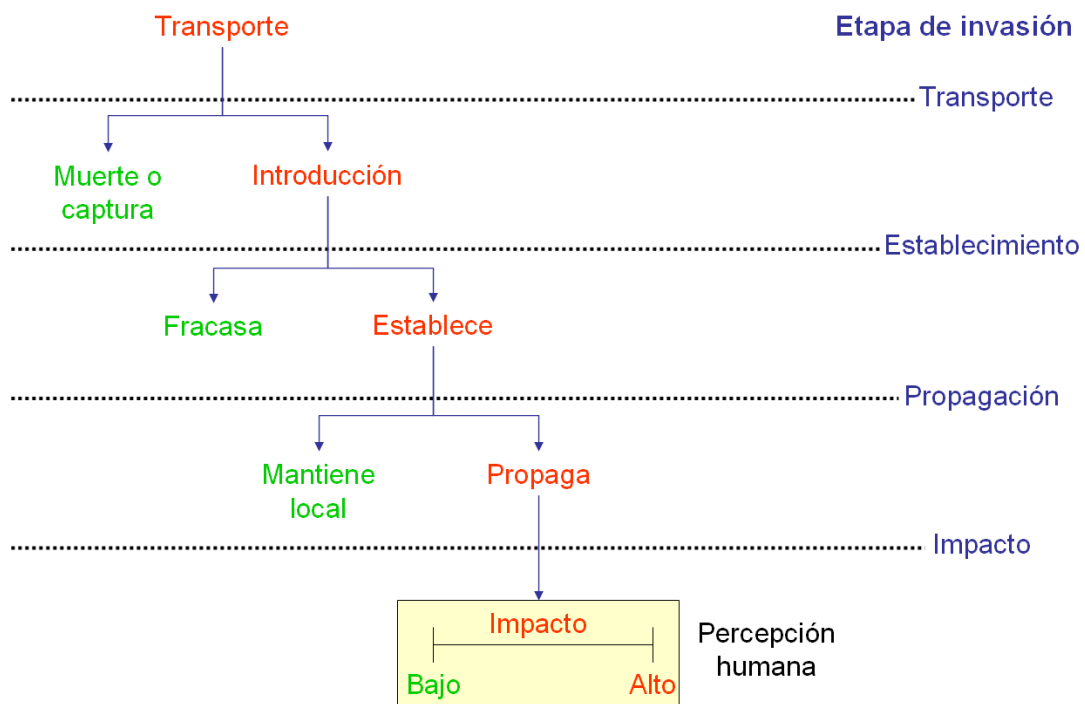


Figura 1: Esquema de las etapas por las que pasa un hipotético proceso completo de invasión Biológica, incluyendo la posibilidad de que la especie se estanque en una de las etapas (Modificado de Lockwook et al., 2004).

Existe una gran variedad de especies, sin embargo solamente unas pocas tienen las características apropiadas para convertirse en invasoras en una región nueva. Esto es debido a que las especies suelen tener una alta especificidad geográfica, lo que les otorga una capacidad invasiva baja. La razón de esta especificidad se entiende por la existencia de filtros evolutivos (Lambers et al., 2008).

Para que una especie exótica (como puede ser una planta introducida) se convierta en invasora debe superar un **filtro histórico** -dado que cada especie tiene un rango de distribución que responde a su historia evolutiva- un **filtro fisiológico**

que superará dependiendo de si tiene o no los rasgos fisiológicos necesarios para sobrevivir y además un **filtro biótico**, ya que puede haber interacciones entre especies que modifiquen la capacidad de invasión de una especie (Abalde, 2014).

C. IMPACTOS:

Las especies invasoras van a conllevar un impacto tanto de tipo **económico** como **ambiental** con una gran variedad de efectos perjudiciales derivados de la alteración del estado original del ecosistema.

En primer lugar vamos a centrarnos en las alteraciones que pueden ejercer sobre las condiciones ambientales. Las especies invasoras van a provocar un **desplazamiento de especies nativas** al ocupar con mayor eficiencia el nicho ecológico de una especie autóctona (es el caso del cangrejo rojo Americano que ha desplazado al cangrejo autóctono de los ríos de la Península Ibérica); además, a menudo son causantes de **hibridación y contaminación genética** ya que ciertas especies naturalizadas pueden intercambiar material genético con las nativas, provocando su pérdida de identidad (especialmente grave en especies endémicas o relictas). Otro efecto de las especies invasoras sobre las condiciones ambientales es la **alteración de las interacciones** normales entre especies de la comunidad (las nuevas especies interfieren en las relaciones establecidas en la comunidad y altera sus proporciones y su dinámica poblacional) y la **alteración de las condiciones del ecosistema nativo**.

Por otra parte también tienen impactos sobre medios antrópicos cada vez mayores y que conllevan un creciente gasto de remediación. Entre los daños socioeconómicos podemos contar como más importantes a la **aparición de nuevas malas hierbas** en los campos de cultivo, efectos negativos sobre el ganado por **toxicidad de las especies invasoras**, la **inutilización de infraestructuras** como puertos, edificios, muros, caminos...**reducción del acceso a ríos**, aumento del **riesgo de incendios** o daños sobre **patrimonio arqueológico** (Fagúndez y Barrada, 2007).

D. INVASIONES BIOLÓGICAS EN GALICIA:

El problema de las especies invasoras en Galicia no ha sido estudiado en profundidad por lo que su alcance, especies y superficies afectadas y coste económico total son -hasta el momento- poco conocidos. Las escasas obras de literatura científica sobre el tema son recientes, como el libro “*As bioinvasións na Galiza*” (Pérez y Bouzó, 2004). Es necesario señalar que durante los últimos años las administraciones han tomado mayor conciencia de la gravedad del problema y se han realizado esfuerzos dirigidos a resolver el problema de las invasiones biológicas en Galicia. Ya sea mediante programas de divulgación, control y proyectos de investigación que buscan conocer los mecanismos de las invasiones biológicas.

Se puede afirmar que un buen número de especies autóctonas de los ecosistemas Gallegos tienen como grave amenaza para su supervivencia la aparición de especies invasoras en su medio. Las áreas de Galicia con una mayor presencia de estas especies son las zonas costeras de A Coruña y Pontevedra, las Rías Baixas, Ferrolterra y Coruña como ciudad.

Más alarmante es el hecho de que las especies invasoras vegetales se encuentren claramente presentes en áreas de Galicia protegidas y que entran en la **Red Natura 2000**. Entre las zonas afectadas se encuentran los LIC's (Lugares de Importancia Comunitaria) del Baixo Miño, Costa da Vela o Cabo de Udra (Abalde, 2014) y el Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Dana et al., 2003).

Los hábitats con más incidencia de plantas invasoras en Galicia resultan ser sistemas dunares, de playa y márgenes de marismas (Fagúndez y Barrada, 2007). Algunas de las especies invasoras con más incidencia en Galicia son *Carpobrotus edulis* o *Cortaderia selloana*, entre otras.



Figura 2: *Cortaderia selloana*, planta invasora que aprovecha terrenos modificados por el hombre. (Toño Parga, 2014. Concello de Xove, Lugo).

2. CASO DE ESTUDIO: *Carpobrotus Sp.*

A. BIOLOGÍA Y CARÁCTER INVASOR:

Carpobrotus edulis (L.) N.E.Br. y *Carpobrotus acinaciformis* (L.) L. Bolus. son dos especies vegetales de la familia *Aizoaceae* introducidas en la Península Ibérica. La diferenciación taxonómica entre estas dos especies es poco clara, aunque se suele aceptar que existe una diferenciación en su carácter invasor (Dana et al., 2003), siendo *C.acinaciformis* en esencia una exótica naturalizada y con menor capacidad invasiva que *C.edulis* (Suehs et al., 2001).

Esta ambigüedad sobre sus características explica que el “*Catálogo Español de especies exóticas invasoras*” las considere como dos especies diferentes pero con nombres vulgares y características generales idénticas.

Carpobrotus sp. se denominan comúnmente como “*Uña de Gato*” o “*Herba do coitelo*”. Son especies clonales de porte herbáceo, perennes, con tallos enraizantes y ramificados, hojas suculentas y flores de colores vivos y variados (amarillas, rosas o purpúreas).

Su lugar de origen es la región del Cabo (Sudáfrica) y aunque no presentan una reproducción viable por semillas, tienen una propagación vegetativa muy intensa. Estas especies están en progresión, ocupando especialmente medios costeros o con un uso humano intenso.

Originalmente su introducción se realizó para uso en jardinería dada su capacidad de fijación y regeneración, además de por la vistosidad de sus flores. Actualmente se encuentran distribuidas por toda la zona costera Gallega, especialmente en comunidades de **duna** y de **acantilado**.



Figura 3: Reproducción de lámina de *Carpobrotus edulis*. “*Curtis’s Botanical Magazine*” (Londres, 1918).

B. TRABAJO EXPERIMENTAL:

“Efecto de la **plasticidad fenotípica** en el proceso invasor de *Carpobrotus sp.*”

I. INTRODUCCIÓN:

¿Qué explica el éxito de las plantas invasoras? Muchos científicos se han hecho esta pregunta y se ha intentado contestar con múltiples estudios con diferentes especies y en diferentes territorios **sin llegar a una explicación única** y universal. Pese a ello, sí que se ha llegado a detectar una serie de patrones que suelen repetirse en distintos lugares del planeta y con distintas especies, ya sean causas propias del ecosistema invadido o de la planta invasora.

Entre las características propias de los **ecosistemas invadidos** se sabe que los ambientes perturbados por acción humana o los isleños son muy propicios para una invasión biológica; por otro lado las **especies invasoras** suelen presentar una serie de características diferenciales: elevadas tasas de crecimiento y reproducción, facilidad para la hibridación, crecimiento clonal, flexibilidad o plasticidad fenotípica, entre otros (Castro-Díez et al. 2004; Roiloa et al. 2015) que podrían generales un beneficio durante el proceso invasor.

La **plasticidad fenotípica**, en cuanto a incremento de biomasa total o de las raíces para aprovechar distintos niveles de nutrientes podrían ser un factor determinante en el proceso invasor y marcar una diferencia entre especies que se han convertido en invasoras y otras que no lo han hecho (Keser et al. 2014).

En este experimento utilizaremos individuos de *Carpobrotus edulis*, una invasora muy agresiva, y *Carpobrotus acinaciformis*, especie exótica considerada menos agresiva (Suehs et al., 2001) para comparar su plasticidad en términos de distribución de recursos ante la presencia de distintos niveles de nutrientes. Específicamente el trabajo plantea las siguientes cuestiones:

- 1) ¿Existen diferencias en la plasticidad fenotípica ante diferentes niveles de nutrientes entre una especie invasora agresiva, *C. edulis*, y un invasor menos agresivo, *C. acinaciformis*? Basándonos en la idea de que la plasticidad puede ser un atributo importante para el éxito de una especie invasora, esperamos que la plasticidad (determinada como el cambio de biomasa proporcional asignada a las distintas estructuras de la planta) sea más evidente en *C. edulis* que en *C. acinaciformis*.

- 2) ¿El crecimiento final en biomasa es mayor en una especie invasora agresiva, *C. edulis*, que un invasor menos agresivo, *C. acinaciformis*? Basándonos en que una mayor plasticidad podría reportar una mayor capacidad para la adquisición de recursos a una especie invasora, predecimos un mayor crecimiento en *C. edulis* que en *C. acinaciformis*.

II. MATERIAL Y MÉTODOS:

- *Material vegetal:*

Para el experimento utilizamos un total de 28 individuos de *Carpobrotus sp.*, 14 pertenecientes a la especie invasora *C. edulis* y otros 14 pertenecientes a la especie exótica no invasora *C. acinaciformis*. El criterio seguido para diferenciar ambas especies es el propuesto por Suehs et al. (2004) basado en la morfología foliar, donde *C. edulis* presenta hojas de sección triangular equilátero, mientras que la sección de las hojas en *C. acinaciformis* se corresponde a un triángulo isósceles. En todos los casos se utilizó el individuo más apical del fragmento apical, garantizando así que todos los individuos utilizamos en el experimento fueran del mismo estado de desarrollo y con tamaños similares.

- *Diseño experimental:*

El diseño experimental comprende dos factores con dos niveles cada uno: “especie” (*C. edulis* y *C. acinaciformis*) y “nutrientes” (alta y baja disponibilidad de nutrientes). Los individuos fueron trasplantados, sin raíces, a macetas individuales de 1 litro. La mitad de las macetas se llenaron con arena de playa procedente de dunas donde habitualmente *Caporbrotus sp.* crece (tratamiento de baja disponibilidad de nutrientes) y la otra mitad con una mezcla 1:1 de arena de playa y turba comercial que contiene todos los nutrientes esenciales para el crecimiento de la planta (tratamiento de alta disponibilidad de nutrientes) (ver Fig. 4). Los individuos de *C. edulis* y de *C. acinaciformis* fueron equitativamente distribuidos en los tratamientos de alta y baja disponibilidad de nutrientes.

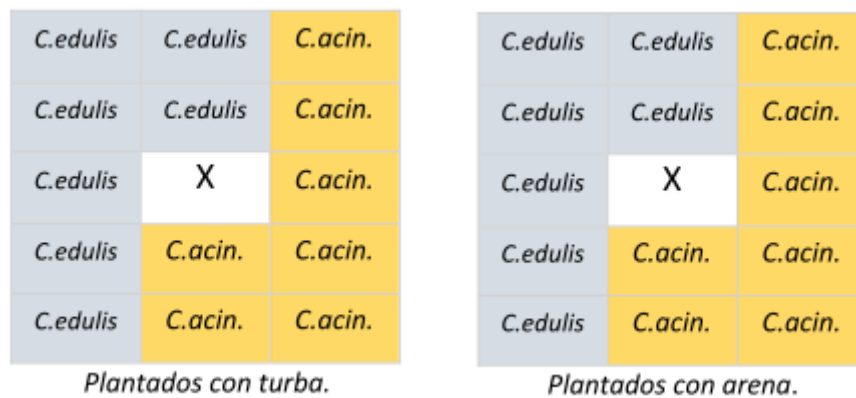


Figura 4: Esquema de la distribución de las dos especies y de los diferentes medios sobre los que fueron plantadas en el experimento.

El experimento comenzó a día 9 de Marzo de 2015. Este se mantuvo creciendo en la terraza de la Facultad de Ciencias de la Universidade da Coruña durante 3 meses sin nuevos aportes de nutrientes, bajo insolación y ciclos noche-día naturales. Las plantas recibieron el agua necesaria para mantener el sustrato húmedo en todo momento. No se registró ningún daño sobre los individuos como consecuencia del corte antes de su cultivo, ni tampoco individuos muertos al final del experimento.

- *Medidas:*

Al final del experimento, el 9 de Junio de 2015, fueron cosechados todos los individuos, se les lavó la raíz y se los introdujo en una estufa a 80°C durante una semana para poder obtener el peso seco de la planta.

Una vez secas todas las muestras se retiraron de la estufa, se volvieron a eliminar las partículas que pudieran quedar en la raíz y aumentasen artificialmente el peso de la planta y se pesaron separadamente la raíz y la parte aérea (incluyendo estolón y hojas).

Estos pesos secos se anotaron en una hoja de Excel diferenciando tanto especie como medio de cultivo. También se calculó la biomasa total de cada individuo (biomasa total = biomasa de raíz + biomasa de parte aérea) y la biomasa proporcional destinada a raíz (RMR, relación masa raíz) respecto a la del tallo (RMR = biomasa raíz / biomasa total).



Figura 5: Imagen del experimento y la disposición de las plantas en medio rico en nutrientes (izquierda) y pobre en nutrientes (derecha).

- *Tratamiento estadístico:*

Previamente, se verificó la normalidad de los datos obtenidos mediante el test estadístico Kolmogórov-Smirnov y también se verificó la homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene. En este segundo caso los datos no cumplían los requisitos para test paramétricos, así que los datos de biomasa total, biomasa de raíz y biomasa aérea fueron transformados a su logaritmo en base 10 (\log_{10}).

Las diferencias biomasa de raíz, biomasa aérea, biomasa total y RMR fueron analizadas mediante un test de varianza ANOVA de dos vías, con especie y nivel de nutrientes como factores principales.

El nivel de significación aceptado fue el de un *p-valor* < **0.05**; estos datos fueron analizados utilizando el programa estadístico **IBM SPSS Statistic 19.0** (IBM Corporation, Armonk, NY, EUU).

III. RESULTADOS:

- *Biomasa proporcional destinada a raíz (RMR):*

La **proporción de biomasa destinada a las raíces (RMR)** fue significativamente afectada por el efecto de los nutrientes. Así, se produjo un incremento significativo de la biomasa proporcional destinada a raíces en el tratamiento de baja disponibilidad de nutrientes. Este incremento se produjo tanto en *C. edulis* como en *C. acinaciformis* (Tabla 1 y Figura 6).

- *Biomasa de raíz:*

La **biomasa de la raíz** se ve significativamente afectada por el factor *nutrientes*, con un incremento de la cantidad de raíz en el tratamiento de baja disponibilidad de nutrientes. La interacción *nutrientes* por *especie* también afectó significativamente a la producción de biomasa subterránea. En este sentido encontramos que el incremento de biomasa radicular motivado por la

baja disponibilidad de nutrientes es especialmente evidente para *C. edulis*.
(Tabla 1 y Figura 7).

- *Biomasa aérea:*

La **biomasa aérea** no se vio significativamente afectado por los tratamientos o su interacción (Tabla 1 y Figuras 8).

- *Biomasa total:*

La **biomasa total** no se vio significativamente afectado por los tratamientos o su interacción (Tabla 1 y Figuras 9).

Efecto	RMR			Biomasa de raíz			Biomasa aérea			Biomasa total		
	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P	g.l.	F	P
Especie	1	0,396	0,535	1	0,090	0,767	1	0,001	0,972	1	0,000	0,099
Nutrientes	1	29,659	<0.001	1	24,679	<0.001	1	2,323	0,141	1	3,876	0,061
Especie x Nutr.	1	1,213	0,282	1	8,369	0,008	1	3,263	0,083	1	3,83	0,062
Error	24			24			24			24		

Tabla 1: Resultados del ANOVA de dos vías para el estudio de los efectos de la Especie, Nutrientes y la interacción Especie x Nutrientes sobre la proporción de biomasa de la raíz (RMR) la biomasa de raíz, parte aérea y biomasa total. Las diferencias significativas (p-valor<0.05) se resaltan en negrita.

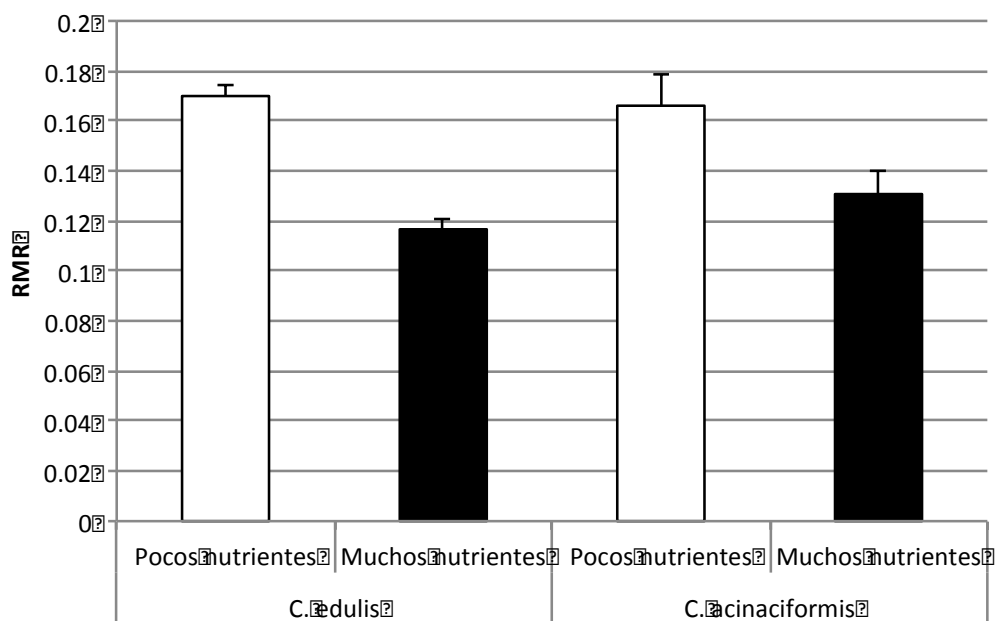


Figura 6: Media (+SE) de la proporción de biomasa dedicada a raíz (RMR) en función de la especie y, en función del nivel de nutriente (ver Tabla 1 para resultado del ANOVA).

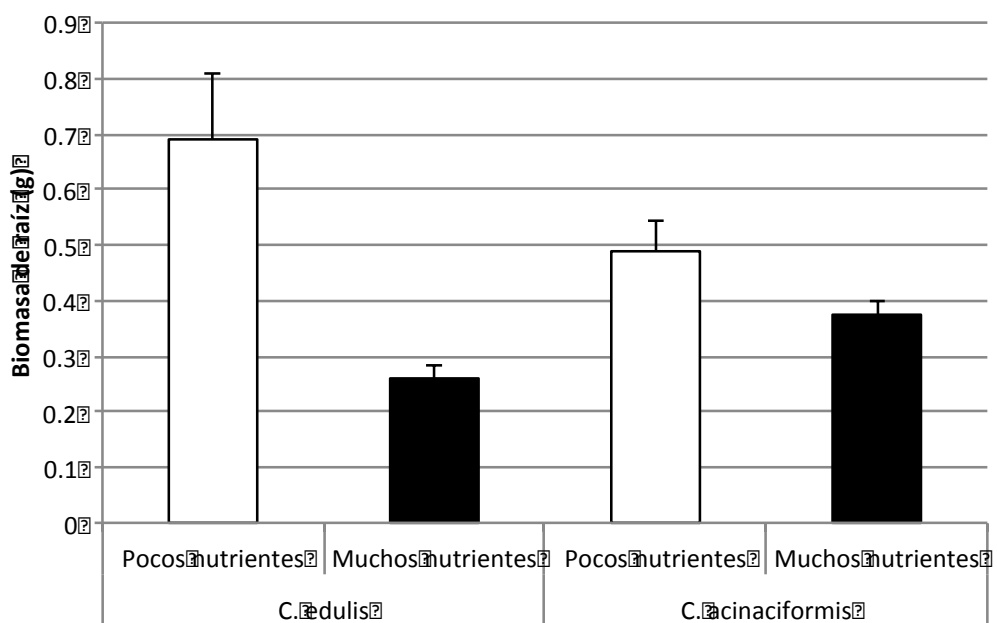


Figura 7: Media (+SE) de biomasa de la raíz para los tratamientos de especie y nutrientes (ver Tabla 1 para resultados de ANOVA).

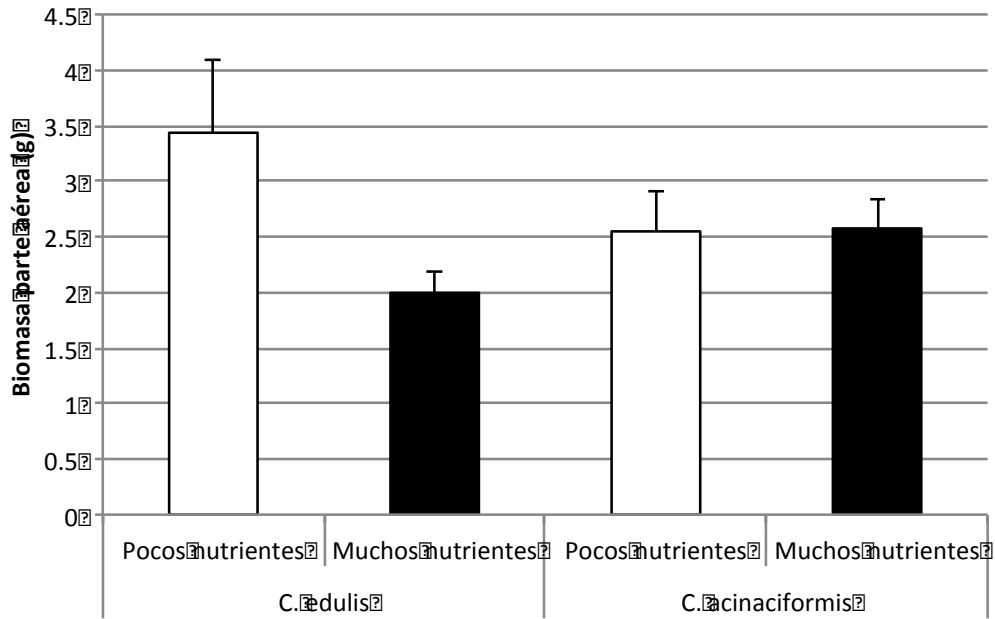


Figura 8: Media (+SE) de biomasa aérea para los tratamientos de especie y nutrientes (ver Tabla 1 para resultados de ANOVA).

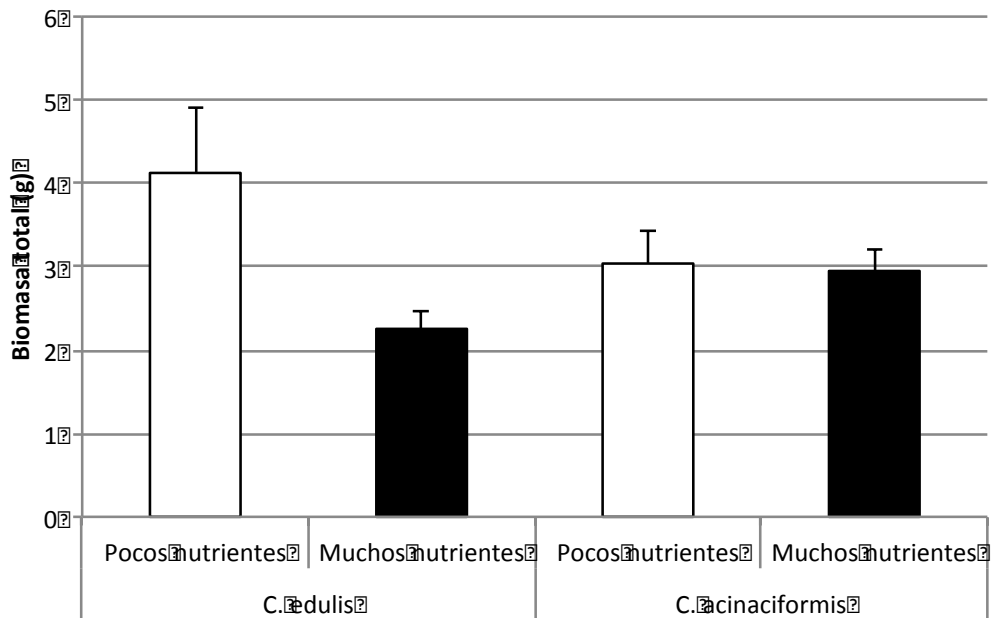


Figura 9: Media (+SE) de biomasa total para los tratamientos de especie y nutrientes (ver Tabla 1 para resultados de ANOVA).

IV. DISCUSIÓN:

Los resultados no apoyan directamente nuestra primera hipótesis de una diferenciación en el grado de plasticidad fenotípica basada en la biomasa proporcional destinada a raíces. Así, tanto *C. edulis* (invasor agresivo) como *C. acinaciformis* (invasor menos agresivo, según Suehs et al., 2001) responden de manera similar incrementando la proporción de biomasa destinada a raíces cuando crecen en medios pobres. Este incremento de biomasa proporcional a raíces en medios pobres es una **respuesta en línea con la teoría clásica de distribución de recursos en plantas**, la cual predice un aumento de inversión hacia aquellas estructuras responsables de adquirir los recursos más limitantes, como una estrategia para optimizar la adquisición de recursos (Bloom et al. 1985).

Sin embargo, aunque de manera no significativa, el incremento proporcional en biomasa radicular en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes fue más intensa en *C. edulis* que en *C. acinaciformis*. Esta tendencia se vio apoyada por los resultados obtenidos en biomasa de raíz, donde **de manera significativa** *C. edulis* produjo una mayor cantidad de raíz en medios pobres en comparación con el patrón exhibido por *C. acinaciformis*. Este resultado indica una mayor capacidad de respuesta ante las condiciones de nutrientes de *C. edulis* frente a *C. acinaciformis*, apoyando la idea de que una mayor plasticidad fenotípica podría estar explicando el mayor potencial invasor de algunas especies (Keser et al. 2014). En este caso, el **mayor potencial invasor** de *C. edulis* frente a *C. acinaciformis* (Suehs et al., 2001) podría ser explicado por la mayor plasticidad para la adquisición de recursos del suelo (Keser et al. 2014).

Los resultados no apoyan nuestra segunda hipótesis que predecía una mayor capacidad de crecimiento en el invasor *C. edulis* que en su congénere menos agresivo *C. acinaciformis*. Así, la **biomasa final no difirió significativamente** entre las dos especies estudiadas, indicando que la mayor plasticidad apuntada en *C. edulis* no se tradujo en un mayor beneficio en crecimiento. Este resultado indicaría que ambas especies tendría un **potencial invasor parecido**, contradiciendo la idea de una mayor capacidad invasora de *C. edulis* frente a *C. acinaciformis* (Suehs et al., 2001).

Sin embargo, los resultados obtenidos para la **biomasa aérea producida** podrían ser interpretados como un indicio apoyando esa mayor capacidad invasora de *C. edulis* sugerida por Suehs et al. (2001). Así, aunque de **manera no significativa**, nuestros resultado muestran un incremento de la biomasa destinada a parte aérea (producción de nuevos estolones, y por lo tanto expansión sobre el nuevo hábitat) en *C. edulis* en medios pobres en nutrientes (aquellos generalmente colonizados por *Carpobrotus sp.*), mientras que *C. acinaciformis* parece no cambiar su patrón de biomasa aérea independientemente del contenido de nutrientes del suelo.

En conclusión, nuestro trabajo muestra que **existen diferencias significativas** en la cantidad de raíz producida por *C. edulis* (invasor agresivo) y *C. acinaciformis* (invasor menos agresivo) en función del contenido de nutrientes del suelo, con *C. edulis* mostrando **una mayor plasticidad** para este carácter. Este resultado parece **apoyar la idea de que la plasticidad fenotípica podría contribuir al éxito de algunas especie invasoras.**

In conclusion, our essay shows **significant differences** in root biomass produced by *C.edulis* (aggressive invasive plant) and *C.acinaciformis* (less aggressive invasive plant) in function of **soil nutrient content**; *C.edulis* shows a higher plasticity for this character. This result seems to support the idea that **phenotypic plasticity could contribute to the success of some invasive species.**

3. BIBLIOGRAFÍA:

- Abalde, S. (2014). Estudiando las invasiones biológicas: Un trabajo experimental con "Carpobrotus edulis".
- Alonso, A., Castro-Díez, P. (2015). Las invasiones biológicas y su impacto en los ecosistemas. *Ecosistemas*, 24, 1-3.
- Bañares, Á., G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz, eds. 2010. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vasculare Amenazada de España*. Adenda 2010. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino)-Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas. Madrid, 170 pp.
- Bloom AJ, Chapin FS III, Mooney HA (1985) Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annu Rev Ecol Syst* 16:363–392
- Castro-Díez, P., Valladares, F., & Alonso, A. (2004). La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas*, 13, 1-9.
- Cronk, Q. C. B., & Fuller, J. L. (1995). *Plant invaders: The threat to natural ecosystems*. London: Chapman & Hall.
- Dana, E. D., Sobrino, E., & Sanz-Elorza, M. (2003). Plantas invasoras en España: Un nuevo problema en las estrategias de conservación. *Atlas De La Flora Vasculare Amenazada De España.*, 1009-1027.
- Fagúndez, J., & Barrada, M. (2007). *Plantas invasoras de Galicia. Biología, distribución e métodos de control*.

- Keser, H., Dawson, W., Song, Y., Yu, F., Fischer, M., Dong, M., et al. (2014). Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecologia*, 174(3), 1055-1064.
- Lambers, H., Chapin, F., & Pons, T. (2008). *Plant physiological ecology*. New York: Ed.Springer.
- Lockwood, L., Hoopes, F., & Marchetti, P. (2007). *Invasion ecology*. Malden Massachusetts: Blackwell.
- Mazza, G., Tricarico, E., & Genovesi, P. (2014). Biological invaders are threats to human health: An overview. *Ethology, Ecology & Evolution*, 26(2-3), 112-129.
- Moutou, F., & Pastoret, P. (2010). Definir una especie invasora. *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz*, 29 (1), 47-56.
- Pérez, X., & Bouzo, X. (2004). *As bioinvasións na Galiza*. Vigo: A Nosa Terra.
- Perrings, C., Mooney, A., & Williamson, M. H. (2010). *Bioinvasions and globalization: Ecology, economics, management, and policy*. Oxford: Oxford University Press.
- Pimentel, D. (2005). *Environmental consequences and economic costs of alien species*. Basel: Birkhäuser-Verlag.
- Roiloa, S.R., Hutchings, M. (2013). The effects of physiological integration on biomass partitioning in plant modules: An experimental study with the stoloniferous herb "Glechoma hederacea". *Plant Ecology*, 214(4), 521-530.
- Roiloa, S.R., Campoy, J.G. & Retuerto, R. (2015) Importancia de la integración clonal en las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 24: 76-83

- Smith, R., & Smith, T. (2003). *Elements of ecology*. (5th ed.). San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Soto, M., Bañobre, F.; et al. (2010). *Estudo da flora exótica invasora no campus central da UDC (Elviña-A Zapateira)*. Universidad de la Coruña. Oficina de Medio Ambiente (OMA-UDC).
- Suehs CM, Médail F, Affre L (2001). *Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats*. In: Brundu G, Brock J, Camarda I, Child L, Wade M (eds) *Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management*. Backhuys Publishers: Leiden. pp 145–158.
- Suehs, CM., Affre, L. y Médail, F. (2004) Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity* 92: 31-40
- Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., & Castro, P. (2008). *Invasiones biológicas*. Madrid: Cyan, Proyectos y Producciones Editoriales, SA.

