

Facultad de Biología



“Efectos del incremento en la temperatura y disminución de la precipitación en el rendimiento y éxito invasor de la especie invasora *Carpobrotus edulis* L.”



Grado en Biología

Lucía Martín Cacheda

Curso 2016-2017

RESUMEN

Diferentes modelos de cambio global sugieren que muchos ecosistemas experimentarán un incremento de la temperatura y una reducción de la precipitación, que podrían beneficiar a algunas especies invasoras. Nuestros objetivos han consistido en analizar si estos cambios producen algún tipo de respuesta en la especie *C.edulis*, y si existen diferencias evolutivas entre poblaciones de *C.edulis* pertenecientes a la región invadida y las pertenecientes a la región nativa.

Para ello analizamos el rendimiento fotosintético de las distintas poblaciones mediante reflectancia espectral, así como su crecimiento en términos de biomasa. Las rápidas respuestas evolutivas observadas en nuestros análisis pueden ayudar a que esta especie prospere bajo escenarios de temperatura incrementada y precipitación reducida. Además, los resultados obtenidos apoyan la existencia de diferencias evolutivas entre los individuos de las dos regiones.

INTRODUCCIÓN

Uno de los grandes retos del siglo XXI es entender el impacto biológico causado por el cambio climático (de Faria *et al.*, 2015). Durante el Antropoceno la temperatura global de la superficie de la Tierra se ha incrementado en un promedio de 1,0-0,74°C, alcanzando en las áreas más septentrionales, como ocurre en la Península Ibérica, valores de 1,2-1,5°C (Karl *et al.*, 2006). Asimismo, el incremento de temperatura en los últimos 100 años ha sido aproximadamente de 0.6°C (Walther *et al.*, 2002). Según las proyecciones del IPCC se prevé que para finales del siglo XXI la temperatura global en superficie aumente entre 1,5-2°C (IPCC, 2014). Cada vez hay más evidencias de que el calentamiento global ha permitido a las plantas invasoras expandirse a regiones donde previamente no eran capaces de sobrevivir y reproducirse. Las especies invasoras, según la definición de Richardson *et al.*, (2000), son aquellas que han sido introducidas fuera de su área natural de distribución por la acción accidental o intencionada del hombre y que alcanzan una tasa de crecimiento exponencial ocupando grandes áreas. Con el calentamiento global, las especies invasoras originarias de regiones cálidas podrán establecer un mayor número de poblaciones y de mayor extensión,

expandiéndose hacia nuevos territorios (Walther *et al.*, 2009). Tanto el cambio climático como las invasiones biológicas son procesos clave que afectan de forma directa a los ecosistemas y a su biodiversidad (Schröter *et al.*, 2005). En un escenario de temperatura incrementada las especies nativas pueden verse peor adaptadas al medio ambiente local, mientras que las recién llegadas podrían estar mejor adaptadas y, por tanto, ser más competitivas bajo las nuevas condiciones (Walther *et al.*, 2009). El establecimiento y proliferación de especies invasoras puede modificar la estabilidad y funcionalidad de las comunidades locales y desplazar a las especies nativas, con la consiguiente pérdida de biodiversidad (Mack *et al.*, 2000). En casos extremos, las invasiones dirigidas por el clima podrían conducir a ecosistemas completamente transformados, donde las especies invasoras dominan la función o la riqueza, o ambas cosas (Mack *et al.*, 2000).

Varios estudios han demostrado que un buen número de especies invasoras se ven beneficiadas por los efectos derivados del cambio climático, como la disminución de precipitación, el aumento del nivel de CO₂ atmosférico o los cambios en los nutrientes del suelo (de Faria *et al.*, 2015; Nguyen *et al.*, 2016). Sorprendentemente, estudios recientes sugieren que las especies invasoras pueden mostrar rápidos cambios evolutivos tras cortos períodos bajo nuevas condiciones ambientales (Nguyen *et al.*, 2016; Roiloa *et al.*, 2016). Por ejemplo, Nguyen *et al.*, (2016) estudian las respuestas evolutivas de dos especies anuales invasoras de gramíneas a variaciones en la precipitación y el nitrógeno del suelo a lo largo de cinco años. Sus resultados muestran cambios evolutivos más rápidos en respuesta a la alteración en la disponibilidad de agua, pero no a los cambios en el nitrógeno disponible. En esta línea, la plasticidad fenotípica podría representar otra alternativa para las plantas invasoras en el proceso de adaptación a nuevos ambientes. La evolución de la plasticidad puede ser crítica para la persistencia de las poblaciones de plantas en escenarios complejos donde interactúan diferentes factores de cambio global (Matesanz *et al.*, 2010).

OBJETIVOS

El principal objetivo de este trabajo es averiguar cómo afectarán las condiciones climáticas predichas para nuestra región, con incremento en la temperatura y descenso en la precipitación, a las poblaciones de la invasora *Carpobrotus edulis*, en orden a predecir su impacto en nuestras comunidades en un futuro cercano. Con este fin, analizaremos características fisiológicas y de crecimiento en individuos de *C. edulis* procedentes de distintas poblaciones, unas de la región nativa (Sudáfrica) y otras de la región invadida (Península Ibérica). Esto nos permitirá abordar un segundo objetivo, averiguar si los individuos de la región invadida han empezado a diferir evolutivamente de los de la región nativa. Según lo dicho anteriormente, cabría esperar que los individuos de las poblaciones procedentes de la región invadida presentasen una diferenciación evolutiva con respecto a los de la región nativa, desarrollada durante el proceso de invasión.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie de estudio

Carpobrotus edulis (L.) N.E. Br. (comúnmente conocida como “uña de gato”), es una especie perenne y suculenta, perteneciente a la familia Aizoaceae. Nativa de la Región del Cabo, en Sudáfrica, se ha convertido en una planta con un fuerte carácter invasor, encontrándose ampliamente extendida en todos los sistemas costeros de las zonas de clima mediterráneo de todo el mundo (Vilà *et al.*, 2008).

C. edulis tiene hojas en forma de triángulo equilátero en sección transversal (aprox. a unos 3 cm del ápice) y sus flores son de color amarillo, volviéndose rosa pálido en la madurez (Wisura & Glen, 1993). Así mismo, es una planta clonal y estolonífera que muestra un crecimiento radial por la producción de numerosos módulos o rametos (Traveset *et al.*, 2008). Cabe destacar su metabolismo facultativo C3-CAM (Treichel & Bauer 1974, von Willert *et al.*, 1977). CAM es una vía fotosintética especializada de fijación de CO₂ que mejora el uso

eficiente de agua. Esta característica es importante para comprender como *C. edulis* responde a factores ambientales como luz, agua y temperatura.

Área de estudio y diseño experimental

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional de las “Illas Atlánticas”, en una zona localizada en el noroeste de la Isla de Sálvora (42°28′34″N-9°0′94″O). El clima del área es de tipo templado oceánico submediterráneo, con una precipitación media anual de 1244mm (Vilas *et al.*, 2015). El lugar de asentamiento del experimento coincide con una zona de dunas fijas con vegetación herbácea, dunas grises (EU. Hábitat 2130). En esta zona delimitamos una parcela de 252m² (21 m largo x 12 m ancho), cercada para evitar el acceso de grandes herbívoros (conejos, ciervos y caballos). Dentro de esta, delimitamos 32 subparcelas de 1.44 m² (1.2 x 1.2 m), separadas entre sí 1.5 m.

En el experimento se establecieron tres factores, cada uno de ellos con dos niveles: origen (área nativa *vs.* área invasora), temperatura (temperatura control *vs.* temperatura incrementada) y precipitación (precipitación control *vs.* precipitación reducida). Las 32 subparcelas fueron secuencialmente asignadas para representar uno de los siguientes tratamientos climáticos: clima no modificado, incremento de temperatura, disminución de precipitación, y temperatura incrementada con disminución de precipitación. Con este objetivo, instalamos en ocho subparcelas cámaras abiertas, como las que se usan habitualmente en experimentos sobre calentamiento global (Maestre *et al.*, 2013). Las cámaras se diseñaron con forma hexagonal, con lados inclinados de 40 cm x 50 cm x 70 cm, delimitando un área en el suelo de la subparcela de 1.27 m². Estas contaban con una abertura superior para permitir la entrada de aire y lluvia, además el borde inferior de las cámaras se elevó ~5 cm sobre el suelo para permitir una ventilación adecuada y evitar temperaturas excesivas. Las láminas usadas para construir las cámaras hexagonales eran de metacrilato, material que no altera las características del espectro de luz (transmite aprox. 92% de luz visible, tiene una reflexión de la radiación entrante del 4%, y transmite aprox. el 85% de la energía entrante (información proporcionada

por el fabricante; Suministros Hortícolas Bacelo, S. L., Tomiño, España)). Estas cámaras fueron diseñadas para incrementar la temperatura natural aproximadamente 2.5 °C, un escenario realista de cambio climático para nuestro territorio, de acuerdo con las predicciones del modelo regional PROMES (Castro *et al.*, 1993).

Para alcanzar la reducción de precipitación predicha para nuestro territorio debido al incremento en la intensidad y frecuencia de sequías, establecimos colectores de precipitación en ocho subparcelas. Estos colectores, basados en el diseño de Yahdjian & Sala (2002) y Maestre *et al.*, (2013), consistieron en tres canalones de metacrilato en forma de V con una inclinación de 30° (sin filtro UV), sostenidos por una estructura metálica con una altura media de 1 m. La proyección vertical de los colectores cubría un área de 2.55 m² (1,5 m x 1,7 m), lo que representaba aproximadamente un 37% de la superficie de la subparcela, reduciendo en el mismo porcentaje la cantidad total de lluvia que llega a la superficie del suelo. El agua recogida por los colectores fue canalizada a través de mangueras flexibles de silicona a bidones plásticos de almacenamiento para cuantificaciones periódicas. Para examinar el efecto combinado de temperatura incrementada y disminución de precipitación, instalamos en cada una de las ocho subparcelas una cámara de temperatura debajo de un colector de precipitación. Finalmente, las ocho subparcelas restantes se dejaron para representar los efectos de las condiciones climáticas actuales. Para asegurar que las plantas crecían en el mismo área en todos los tratamientos, delimitamos un área hexagonal de 1.27 m² en el centro de las subparcelas asignadas al clima no modificado y a los tratamientos de disminución de precipitación.

El material vegetal experimental se obtuvo de ocho poblaciones, cuatro del área nativa (Región del Cabo, Sudáfrica) y cuatro del área invadida (Península Ibérica, Sur de Europa). Las localizaciones de las poblaciones de la Península Ibérica fueron: Viveiro (43° 39'N, 7° 34'W), Caminha (41° 51'N, 8° 51'W), Castelo do Neiva (41° 37'N, 8° 48'W) y Quiaios (40° 13'N, 8° 53'W). Las localizaciones de las poblaciones traídas de Sudáfrica fueron: Fish Hoek (34° 07'S, 18° 25'E), Cape of Good Hope (34° 20'S, 18° 27'E), Kleinmond (34° 20'S, 19° 02'E) y Hawston (34° 23'S, 19° 07'E). Las plantas se mantuvieron en un invernadero climatizado durante un mes en la Universidad de Santiago de Compostela (agosto de 2015) antes del

comienzo del experimento, para asegurar que éstas produjeran raíz suficiente para su establecimiento efectivo en el área de estudio.

En septiembre de 2015, tras retirar la vegetación natural de las 32 subparcelas, establecimos tres rametos apicales de *C.edulis* en cada uno de los cuatro cuadrantes en los que se dividió cada subparcela, N=128 individuos. Asignamos aleatoriamente a cada subparcela dos rametos de una población del área nativa y dos de una población del área invadida. Debido a la mortalidad y diferente nivel de daño por predación, causado por roedores y *Pulvinariella mesembryanthemi*, el número de rametos considerados en el análisis se redujo a aquellos 48 que se mantuvieron sanos hasta el final del experimento. Se monitorizaron temperatura y humedad relativa de atmósfera y suelo, usando sensores conectados a un registrador de datos continuo.

Medidas

1. *Reflectancia espectral:*

La reflectancia espectral es una técnica rápida y no invasiva que mide la luz reflejada por la hoja, y que permite deducir propiedades funcionales importantes como la composición pigmentaria, la fenología y el estrés general o la eficiencia fotosintética (Gamon & Surfus, 1999; Filella *et al.*, 2004). Se registraron ocho medidas a lo largo del año, lo que nos permitió integrar el efecto del tiempo en nuestros tratamientos. Las medidas se tomaron en el centro de hojas bien desarrolladas del segundo rameto más apical, usando un espectroradiómetro portátil (UniSpec Spectral Analysis system, PP Systems, Haverhill, Massachusetts, USA). Los espectros de reflectancia foliar se registraron en el rango comprendido entre 306 y 1135 nm. Con los datos obtenidos se calcularon distintos índices, en todos ellos Rx representa la reflectancia a x nm: el **índice de reflectancia fotoquímica (PRI₅₃₁)**, se calcula como $(R_{531} - R_{570}) / (R_{570} + R_{531})$ (Gamon *et al.*, 1992; Peñuelas *et al.*, 1995), directamente correlacionado con la eficiencia en el uso de la radiación (RUE; mol CO₂ mol⁻¹ fotones) y la tasa fotosintética, e indirectamente con la disipación del exceso de radiación en forma de calor (Gamon *et al.*, 1992; Peñuelas *et al.*, 1995). El **índice normalizado de vegetación (NDVI₉₀₀)**, calculado como: $NDVI_{900} = (R_{900} - R_{680}) / (R_{900} + R_{680})$, se ha relacionado con el verdor o vigor general de la vegetación debido a

su correlación con el contenido clorofílico de la hoja, el nitrógeno foliar, y el contenido de fósforo y potasio (Gamon *et al.*, 1995; Peñuelas & Inoue, 1999). El **índice hídrico (WI₉₀₀)**, calculado como $WI_{900} = R900/R970$, está correlacionado con el contenido relativo de agua (Peñuelas & Inoue, 1999). El **índice de contenido clorofílico (CHL₅₅₀)** calculado como $R750/R550$, se ha relacionado con el contenido de clorofila de la hoja (Lichtenthaler *et al.*, 1996). El **índice pigmentario independiente de la estructura (SIPI)**, se obtiene a partir de la expresión $SIPI = (R800 - R445) / (R800 - R680)$, proporciona una estimación de la ratio carotenoides/clorofila a (Peñuelas & Fillela, 1998). Finalmente, el **índice de clorosis (YI)** calculado como $Y = -10(R580 - 2R624 + R668) / 442$, aporta información sobre el grado de clorosis en plantas sometidas a estrés (Adams *et al.*, 1999).

2. Parámetros de crecimiento: Determinación de biomásas

Para la evaluación de los efectos de los distintos tratamientos sobre el crecimiento de las plantas, se determinó la biomasa total y su distribución a parte aérea y subterránea. Tras secar el material vegetal (hasta alcanzar un peso constante) en una estufa a 60°C, se procedió al pesado en una balanza de 0,0001 g de precisión (Mettler AJ100, Mettler-Toledo, Greifensee, Switzerland). Además se calculó: la tasa relativa de crecimiento (RGR) con el peso total, definida como la ganancia de biomasa por unidad de biomasa y tiempo (Villar *et al.*, 2004), como $RGR = [\ln(\text{peso } t_2) - \ln(\text{peso } t_1)] / (t_2 - t_1)$, siendo t_1 el tiempo inicial y t_2 el tiempo final; y la biomasa proporcional destinada a raíces mediante el índice $RSR = \text{biomasa raíces} / \text{biomasa aérea}$.

Análisis estadístico

Previamente al análisis estadístico, se verificaron los requisitos de normalidad y homogeneidad. Para satisfacer los requerimientos exigidos por el análisis de varianza se utilizó la transformación logarítmica en base diez para los parámetros de biomasa RGR y RSR.

Para analizar los parámetros de biomasa RGR y RSR se llevó a cabo un análisis de varianza ANOVA con tres factores fijos; región, temperatura y precipitación. Para los parámetros de reflectancia (PR₅₃₁, NDVI₉₀₀, WI₉₀₀, CHL₅₅₀, SIPI y YI) se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas (MANOVAR) considerando región, temperatura y tiempo como

factores “entre-sujetos” y el efecto del tiempo como factor “intra-sujetos”. Los análisis se efectuaron mediante el paquete estadístico IBM SPSS Statistics v.19 y el nivel de significación establecido fue $P \leq 0.05$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN:

Biomasa

La proporción de biomasa radicular (RSR) disminuyó significativamente en los individuos de la región invadida en comparación a los de la nativa, o lo que es lo mismo, los ejemplares de la región invadida presentaron una mayor proporción de biomasa foliar (Fig.1.a y Tabla 1). Estas diferencias en los patrones de distribución de biomasa, sugieren la existencia de cambios evolutivos entre las poblaciones de la región nativa e invadida, lo que es consistente con nuestra hipótesis. Por otro lado, un incremento de la temperatura dio lugar a una mayor tasa relativa de crecimiento (RGR), independientemente de región de procedencia de las plantas (Fig.1.b y Tabla 1), lo que sugiere que esta especie podría verse beneficiada como consecuencia del calentamiento climático en marcha. En esta línea se han realizado varios estudios (de Faria *et al.*, 2015; Nguyen *et al.*, 2016) cuyos resultados mostraron que distintas especies invasoras se verían favorecidas por los efectos del cambio climático. Esta rápida adaptación de *C. edulis* al incremento de temperatura podría deberse a su metabolismo facultativo C3-CAM. En esta línea, el estudio de Fenollosa *et al.*, (2017) relaciona la capacidad de cambiar el metabolismo de C3 a CAM (método de resistencia a sequía) con una mayor persistencia de las plantas bajo ciertas condiciones ambientales desfavorables.

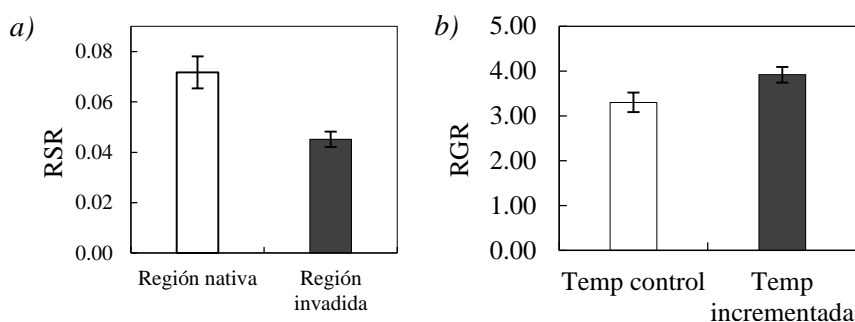


Fig. 1. Representación de los valores medios (\pm error estándar) de los índices de biomasa, (a) RSR (biomasa radicular/biomasa aérea), para las plantas de la región nativa e invadida, y (b) RGR (Tasa Relativa de Crecimiento), para las plantas bajo tratamiento de temperatura control y de temperatura incrementada.

	RGR				RSR			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P
R	1	4.27 x 10 ⁻²	0.042	0.839	1	4.11 x 10 ⁻¹	12.191	0.001
T	1	4.54	4.423	0.042	1	2.12 x 10 ⁻²	0.629	0.432
P	1	5.41 x 10 ⁻¹	0.527	0.472	1	2.92 x 10 ⁻³	0.087	0.770
R x T	1	6.34 x 10 ⁻³	0.006	0.938	1	2.78 x 10 ⁻⁵	0.001	0.977
R x P	1	5.88 x 10 ⁻²	0.057	0.812	1	2.55 x 10 ⁻²	0.756	0.390
T x P	1	8.36 x 10 ⁻¹	0.814	0.372	1	2.39 x 10 ⁻³	0.071	0.792
R x T x P	1	1.94 x 10 ⁻¹	0.189	0.666	1	5.84 x 10 ⁻³	0.173	0.679
Error	47				47			

Tabla 1. Resultado del análisis ANOVA de tres vías para examinar los efectos de Región (R), Temperatura (T) y Precipitación (P) en RGR (Tasa Relativa de Crecimiento) y RSR (proporción de biomasa destinada a la formación de la raíz) de *C. edulis*. Diferencias significativas de $P < 0.05$ están en negrita (N=48).

Reflectancia espectral

Los índices PRI₅₃₁ y YI, variaron significativamente en función de la procedencia (Tablas 2 y 3). Los individuos de la región invadida mostraron valores significativamente mayores de PRI₅₃₁, lo que indica un uso más eficiente de la energía (Fig.2.a). En los meses de mayo y junio el PRI de los individuos de ambas regiones disminuye, sin embargo este descenso es más pronunciado en las plantas de la región nativa. En estos meses, la radiación comienza a incrementarse, por tanto una mayor disipación de la energía en forma de calor actuaría como mecanismo de fotoprotección para evitar un daño foto-oxidativo (Gamon & Surfus, 1999). En los mismos meses, la proporción de carotenoides de los individuos de la región nativa es significativamente mayor, tal y como expresan sus valores para el índice YI (Fig.2.b), lo que podría deberse al incremento de la radiación. Igualmente, Larcher (1995) describe como ante el estrés provocado por un aumento de la radiación las plantas aumentan el contenido de pigmentos protectores como carotenos (asociados con la capacidad de disipar energía en forma de calor). Los índices NDVI₉₀₀ y SIPI también han mostrado diferencias significativas para los

individuos de las diferentes regiones (Tablas 2 y 3). Las plantas de la región nativa presentaron valores mayores para el índice de reflectancia SIPI (Fig.3.b), lo que indica una mayor proporción de carotenos en comparación con la de clorofilas. Por otro lado, el NDVI₉₀₀ es más elevado en las plantas de la región nativa (Fig.3.a), lo que indicaría un mayor verdor, lo que contradeciría los resultados anteriores. Sin embargo, se ha demostrado que el NDVI no es un buen indicador del contenido clorofílico (Lichtenthaler *et al.*, 1996), por lo que se deberían usar con esta finalidad otros índices más precisos como el CHL. Además, el índice NDVI está relacionado con otros parámetros como el contenido de nitrógeno, fósforo y potasio (Gamon *et al.*, 1995; Peñuelas & Inoue, 1999), lo que podría introducir ruido en su respuesta. Estos resultados muestran diferencias en aspectos de la fisiología foliar de las poblaciones de la región nativa e invadida, sugiriendo la existencia de divergencia evolutiva en las poblaciones de ambas regiones, lo que apoya nuestra hipótesis. Resultados similares fueron recientemente publicados por Roiloa *et al.*, (2016), quienes encontraron que los genotipos del Noroeste Peninsular mostraban una evolución adaptativa en rasgos asociados a la reproducción clonal.

El incremento de la temperatura ha dado lugar a diferencias significativas para los índices PRI₅₃₁, NDVI₉₀₀, YI y CHL₅₅₀ a lo largo del tiempo (Tablas 2 y 3.). El PRI₅₃₁ es más elevado en los individuos bajo estrés de temperatura, indicando un uso más eficiente de la radiación. De nuevo encontramos una disminución del PRI para los meses de mayo y junio, con unos valores significativamente menores en las plantas bajo condiciones de temperatura control (Fig.4.a). En los mismos meses, el índice de clorosis (YI) es mayor en los individuos no sometidos a un incremento de temperatura (Fig.4.b). Estos resultados podrían explicarse por un fenómeno de protección cruzada. Por ejemplo, Larcher (1995), describe una mayor resistencia a la desecación en plantas sometidas a un estrés por temperatura. Esto apoyaría de nuevo la hipótesis de que ciertas plantas invasoras podrían verse beneficiadas ante el cambio climático (Walther *et al.*, 2009). En los meses de mayo, junio y julio se observa que el contenido clorofílico, como expresa el índice CHL₅₅₀, decae, esta tendencia se observa tanto en los individuos situados en condiciones control como en los que experimentan un estrés de temperatura (Fig.4.c). Este resultado no concuerda con el NDVI₉₀₀, ya que en estos meses este

índice presenta una tendencia contraria (Fig.4.d), lo que se podría explicar por los motivos mencionados anteriormente.

Por último, la interacción de los tratamientos de temperatura y precipitación provocó diferencias significativas en los índices NDVI₉₀₀, WI₉₀₀ y CHL₅₅₀ (Tablas 2 y 3). Un incremento en la temperatura produce un descenso en los valores de estos índices en plantas bajo condiciones de precipitación control, pero sorprendentemente el incremento de la temperatura no afecta a los valores de estos índices en plantas bajo condiciones de reducción de precipitación (Fig.5). Esta interacción de factores sugiere de nuevo la existencia de un fenómeno de protección cruzada, de manera que las plantas que se aclimatan a un factor de estrés, como la reducción de la precipitación muestran una resistencia mayor ante incrementos de la temperatura.

Probablemente, la rápida adaptación mostrada por los distintos genotipos de *C.edulis* al incremento de temperatura, así como a la reducción de precipitación, podría estar relacionada con la plasticidad fenotípica. En esta línea, Matesanz *et al.*, (2010) sugieren que esta característica podría resultar beneficiosa para las plantas invasoras a la hora de adaptarse a nuevos ambientes.

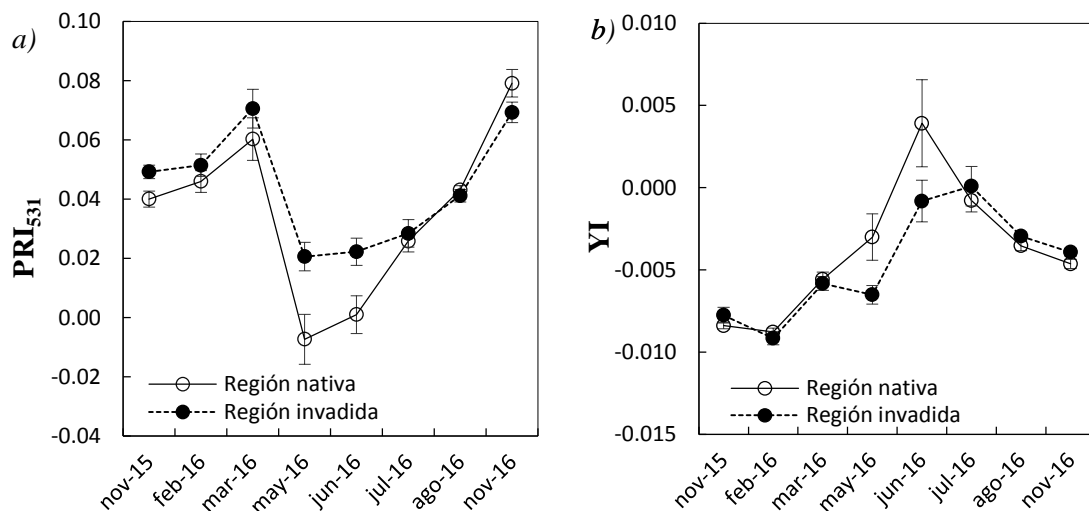


Figura 2. Representación de los valores medios (\pm error estándar) de los parámetros de reflectancia espectral; a) índice de reflectancia fotoquímica, PRI₅₃₁ y b) índice de senescencia, YI, para las plantas de la región nativa y de la región invadida, y para los distintos tiempos de medida.

Tabla 2. Análisis de varianza de medidas repetidas (MANOVA) para evaluar el efecto de Región (R), Temperatura (T), Precipitación (P) y Tiempo en *Carpobrotus edulis* (N=48) sobre los parámetros de reflectancia espectral (índice de reflectancia fotoquímica, PRI₅₃₁, índice normalizado de vegetación, NDVI₉₀₀ e índice hídrico WI₉₀₀). Diferencias significativas de P <0.05 se señalan en negrita.

Efecto entre sujeto	PRI ₅₃₁				NDVI ₉₀₀				WI ₉₀₀			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P	df	MS	F	P
R	1	6.26 x10 ⁻²	5.601	0.023	1	1.17x10 ⁻¹	27.706	≤0.001	1	2.53x10 ⁻³	1.837	0.183
T	1	4.28x10 ⁻³	3.834	0.057	1	2.83x10 ⁻²	6.706	0.013	1	1.25x10 ⁻³	0.906	0.347
P	1	4.07x 10 ⁻⁴	0.364	0.550	1	5.50x10 ⁻³	1.303	0.260	1	1.43x10 ⁻³	1.035	0.315
R x T	1	2x10 ⁻⁵	0.018	0.894	1	2.05x10 ⁻⁵	0.005	0.945	1	1.47x10 ⁻³	1.070	0.307
R x P	1	5.52x10 ⁻⁸	0.001	0.994	1	8.15x10 ⁻⁴	0.193	0.663	1	3.32x10 ⁻⁶	0.002	0.961
T x P	1	9.83x10 ⁻⁴	0.880	0.354	1	2.64x10 ⁻²	6.250	0.017	1	6.76x10 ⁻³	4.905	0.033
R x T x P	1	1.22x10 ⁻⁴	0.110	0.742	1	8.77x10 ⁻³	2.078	0.157	1	1.64x10 ⁻³	1.189	0.282
Error	40				40				40			
Efecto intra sujetos												
Tiempo	5.974	2.92x10 ⁻²	67.227	≤0.001	7.000	6.89x10 ⁻²	25.279	≤0.001	2.379	2.43x10 ⁻¹	42.066	≤0.001
Tiempo x R	5.974	2.09x10 ⁻³	4.826	≤0.001	7.000	4.85x10 ⁻³	1.779	0.091	2.379	3.63x10 ⁻³	0.628	0.563
Tiempo x T	5.974	4.22x10 ⁻³	9.726	≤0.001	7.000	6.38x10 ⁻³	2.340	0.025	2.379	2.08x10 ⁻³	0.361	0.735
Tiempo x P	5.974	7.40x10 ⁻⁴	1.704	0.121	7.000	1.51x10 ⁻³	0.553	0.794	2.379	1.14x10 ⁻²	1.967	0.137
Tiempo x R x T	5.974	9.42x10 ⁻⁴	2.172	0.047	7.000	9.42x10 ⁻⁴	0.346	0.932	2.379	2.25x10 ⁻³	0.390	0.714
Tiempo x R x P	5.974	5.18x10 ⁻⁴	1.195	0.310	7.000	4.06x10 ⁻³	1.487	0.171	2.379	4.19x10 ⁻³	0.725	0.510
Tiempo xT x P	5.974	3.73x10 ⁻⁴	0.859	0.526	7.000	1.59x10 ⁻³	0.582	0.771	2.379	2.84x10 ⁻³	0.491	0.646
Tiempo x R x T x P	5.974	3.70x10 ⁻⁴	0.853	0.530	7.000	7.85x10 ⁻⁴	0.288	0.958	2.379	2.67x10 ⁻³	0.462	0.665
Error		238.950				280.000				95.179		

Tabla 3. Análisis de varianza de medidas repetidas (MANOVA) para evaluar el efecto de Región (R), Temperatura (T), Precipitación (P) y Tiempo en *Carpobrotus edulis* (N=48) sobre los parámetros de reflectancia espectral (índice de contenido clorofílico CHL₅₅₀, índice pigmentario independiente de estructura, SIPI, índice de clorosis, YI). Diferencias significativas de P <0.05 se señalan en negrita.

Efecto entre sujeto	CHL ₅₅₀				SIPI				YI			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P	df	MS	F	P
Región	1	1.07x10 ⁻¹	2.030	0.162	1	8.69x10 ⁻¹	4.322	0.044	1	5.55x10 ⁻⁵	1.707	0.199
T	1	3.08x10 ⁻²	0.586	0.448	1	2.12x10 ⁻¹	1.054	0.311	1	3.12x10 ⁻⁴	9.601	0.004
P	1	1.62x10 ⁻²	0.308	0.582	1	1.23x10 ⁻²	0.061	0.806	1	3.67x10 ⁻⁵	1.128	0.295
R x T	1	5.30x10 ⁻²	1.009	0.321	1	2.95x10 ⁻¹	1.470	0.233	1	5.54x10 ⁻⁵	1.703	0.199
R x P	1	1.55x10 ⁻²	0.295	0.590	1	4.99x10 ⁻⁶	0.001	0.996	1	3.36x10 ⁻⁶	0.103	0.750
T x P	1	2.29x10 ⁻¹	4.352	0.043	1	2.91x10 ⁻¹	1.446	0.236	1	1.31x10 ⁻⁵	0.403	0.529
R x T x P	1	7.74x10 ⁻²	1.474	0.232	1	1.58x10 ⁻²	0.079	0.780	1	1.45x10 ⁻⁵	0.446	0.508
Error	40				40				40			
Efecto intra sujetos												
Tiempo	7.000	1.31	41.502	≤0.001	1.298	2.78x10	26.257	≤0.001	2.916	1.47x10 ⁻³	36.155	≤0.001
Tiempo x R	7.000	3.90x10 ⁻²	1.231	0.286	1.298	5.42x10 ⁻¹	0.512	0.524	2.916	1.33x10 ⁻⁴	3.269	0.025
Tiempo x T	7.000	1.18x10 ⁻¹	3.728	0.001	1.298	2.71x10 ⁻¹	0.255	0.677	2.916	3.07x10 ⁻⁴	7.564	≤0.001
Tiempo x P	7.000	2x10 ⁻²	0.633	0.728	1.298	1.75	1.653	0.206	2.916	1.61x10 ⁻⁵	0.397	0.749
Tiempo x R x T	7.000	2x10 ⁻²	0.632	0.729	1.298	4.62x10 ⁻¹	0.436	0.563	2.916	8.14x10 ⁻⁵	2.005	0.119
Tiempo x R x P	7.000	1.72x10 ⁻²	0.544	0.801	1.298	1.72x10 ⁻¹	0.163	0.754	2.916	4.99x10 ⁻⁶	0.123	0.943
Tiempo x T x P	7.000	4.04x10 ⁻²	1.275	0.262	1.298	5.40x10 ⁻¹	0.510	0.525	2.916	1.29x10 ⁻⁵	0.318	0.807
Tiempo x R x T x P	7.000	1.98x10 ⁻²	0.626	0.735	1.298	4.85x10 ⁻²	0.046	0.888	2.916	4.86x10 ⁻⁶	0.120	0.945
Error	280.000				51.92				116.62			
									1			

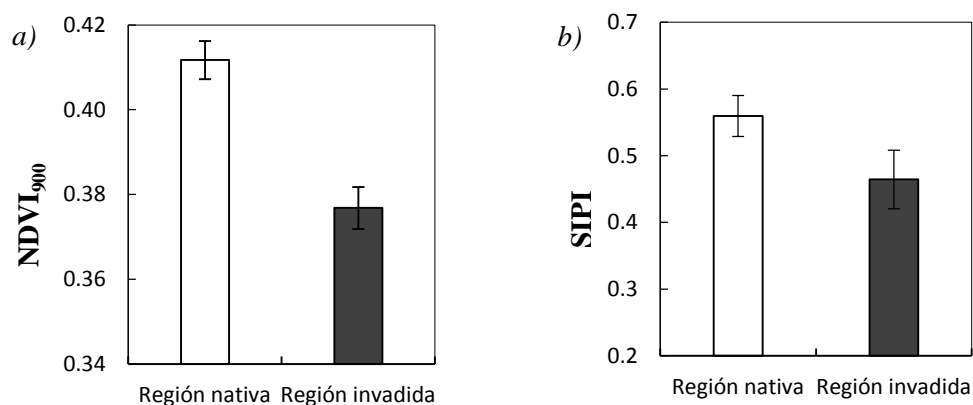


Figura 3. Representación de los valores medios (\pm error estándar) de los parámetros de reflectancia espectral; a) índice normalizado de vegetación, NDVI₉₀₀ y b) índice pigmentario independiente de estructura, SIPI, para las plantas de la región nativa e invadida

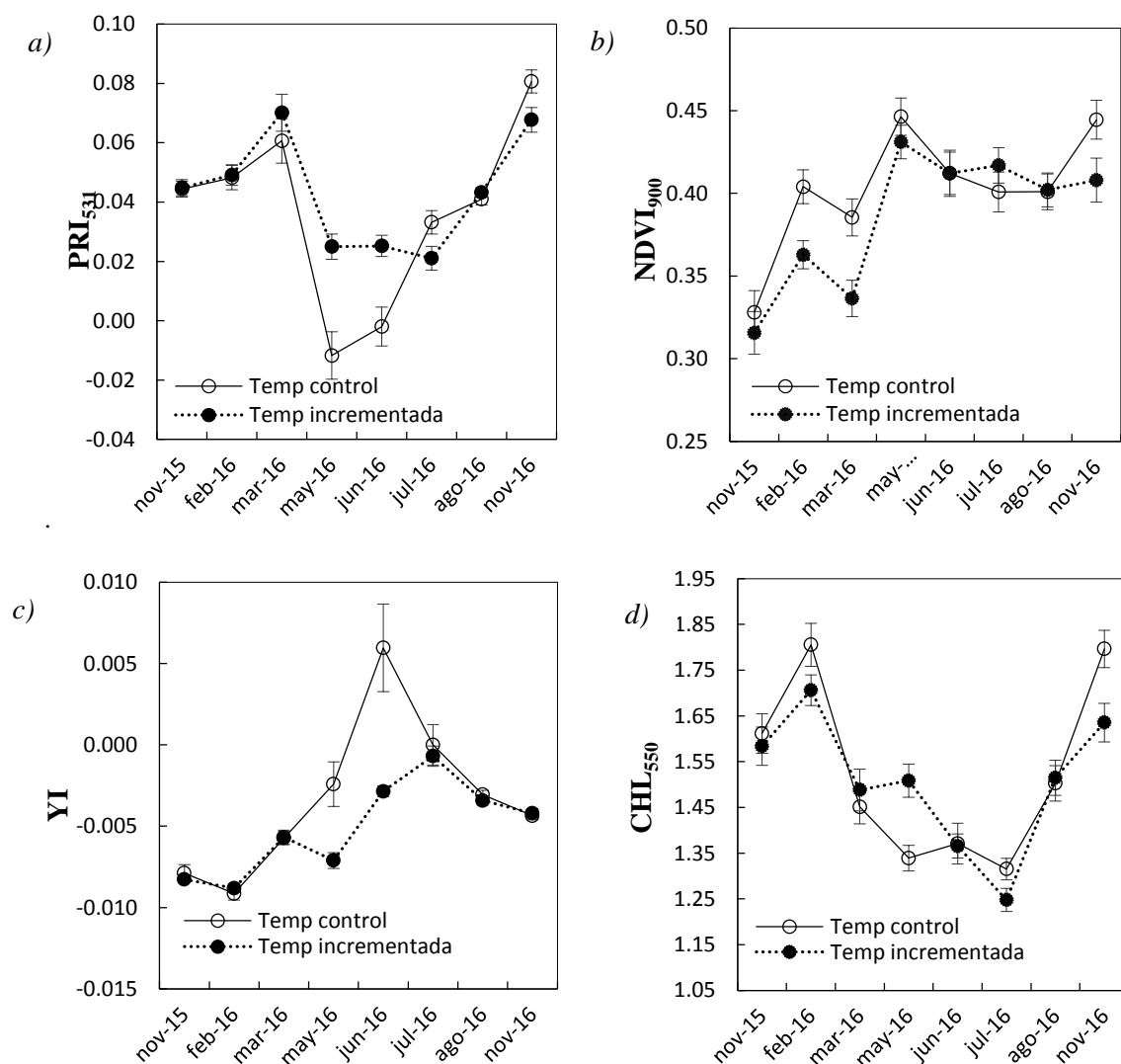


Figura 4. Representación de los valores medios (\pm error estándar) de los parámetros de reflectancia espectral; a) índice de reflectancia fotoquímica, PRI₅₃₁, b) índice normalizado de vegetación, NDVI₉₀₀, c) índice de senescenci, YI y d) índice de contenido clorofílico, CHL₅₅₀, para temperatura control y temperatura incrementada y para los distintos tiempos de medida.

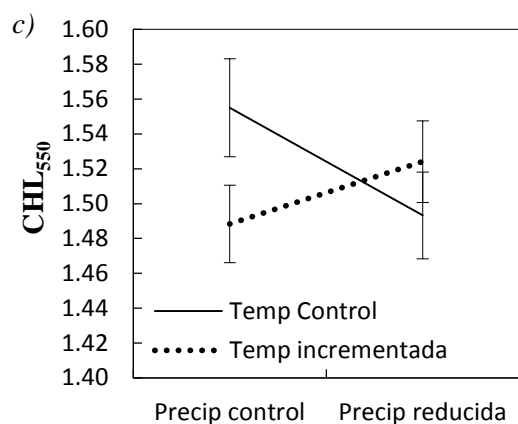
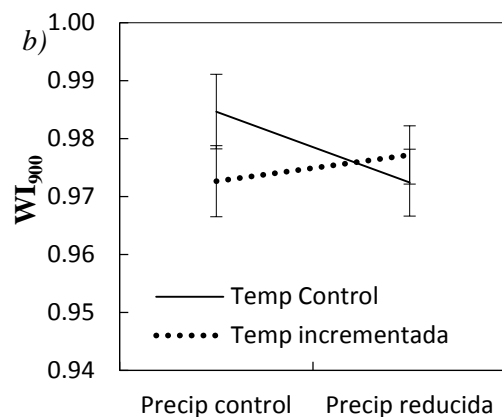
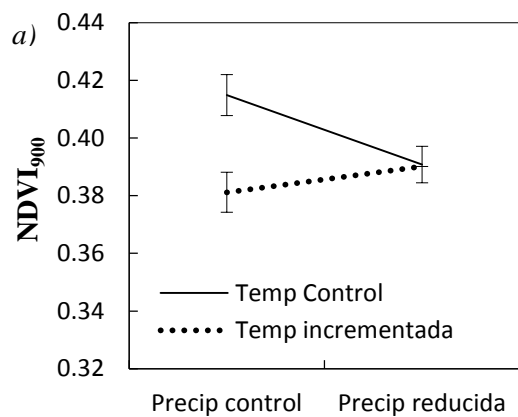


Figura 5. Representación de los valores medios (\pm error estándar) de los parámetros de reflectancia espectral; a) índice normalizado de vegetación, NDVI₉₀₀, b) índice hídrico, WI₉₀₀ y c) índice de contenido clorofílico, CHL₅₅₀, para los tratamientos combinados de precipitación y temperatura

CONCLUSIÓN:

Podemos concluir que los resultados presentados en nuestro estudio, indican que, efectivamente, existe una diferenciación evolutiva entre los genotipos de la región nativa y de la invadida ya que han presentado diferencias en los parámetros de biomasa y reflectancia en respuesta a las condiciones experimentales.

Además, un incremento de aproximadamente 2.5°C en la temperatura, así como una reducción del 37% en la precipitación, resultarían beneficiosos para la especie *Carpobrotus edulis*. La protección cruzada y la plasticidad fenotípica son dos características que le podrían proporcionar a esta especie una ventaja ante los efectos derivados de un futuro cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA:

- Adams, M.L., Philpot, W. D., & Norvell, W. A. (1999). Yellowness index: An application of spectral second derivatives to estimate chlorosis of leaves in stressed vegetation. *International Journal of Remote Sensing*, 20(18), 3663-3675.
- Castro, M., Fernandez, C. & Gaertner, M.A. (1993). Description of a mesoscale atmospheric numerical model. *Mathematics, Climate and Environment*, 27, 230-253.
- D'Antonio, C. M., & Mahall, B.E. (1991). Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and 2 native shrub species in California coastal scrub. *American Journal of Botany*, 78(7), 885-94.
- de Faria, A.P., Fernandes, G.W. & França, M.G.C. (2015). Physiological approaches to determine the impact of climate changes on invasive African grasses in the savanna ecoregion of Brazil. *Environmental Earth Sciences*, 74(4), 3077-3088.
- Fenollosa, E., Munné-Bosch, S. & Pintó-Marijuan, M. (2017). Contrasting phenotypic plasticity in the photoprotective strategies of the invasive species *Carpobrotus edulis* and the coexisting native species *Crithmum maritimum*. *Physiologia Plantarum*, 160(2), 185-200.
- Filella, I., Peñuelas, J., Llorens, L. & Estiarte, M. (2004). Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO₂ uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sensing of Environment*, 90(3), 308-318.
- Gamon, J.A., Field, C.B., Goulden, M.L., Griffin, K.L., Hartley, A.E., Joel, G., Peñuelas, J. & Valentini, R. (1995). Relationships Between NDVI, Canopy Structure, and Photosynthesis in Three Californian Vegetation Types. *Ecological Applications*, 5(1), 28-41.
- Gamon, J.A., Peñuelas, J. & Field C.B. (1992). A narrow wave band spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 41(1), 35-44.
- Gamon, J.A. & Surfus, J.S. (1999). Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist*, 143(1), 105-117.

- Karl, T.R., Hasso, S.J., Miller, Ch.D. & Murray, W.L. (2006). Temperature Trends in the Lower Atmosphere: Steps for Understanding and Reconciling Differences. A Report by the Climate Change Science Program and the Subcommittee on Global Change Research, Washington, DC.
- Larcher, W. (1995). Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. *Springer-Verlag*.
- Lichtenthaler, H.K., Gitelson, A. & Lang, M. (1996). Non-Destructive Determination of Chlorophyll Content of Leaves of a Green and an Aurea Mutant of Tobacco by Reflectance Measurements. *Journal of Plant Physiology*, 148(3-4), 483-493.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689-710.
- Maestre, F. T., Escolar, C., Guevara, M. L., Quero, J. L., Lázaro, R., Delgado-Baquerizo, M. & Gallardo, A. (2013). Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global change biology*, 19(12), 3835-3847.
- Matesanz, S., Gianoli, E. & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206(1), 35-55.
- Matías, L., Castro, J. & Zamora, R. (2011) Soil-nutrient availability under a global-change scenario in a Mediterranean mountain ecosystem. *Global Change Biology*, 17(4), 1646-57.
- Nguyen, M.A., Ortega, A.E., Nguyen, K.Q., Kimball, S., Goulden, M.L & Funk, J.L. (2016). Evolutionary responses of invasive grass species to variation in precipitation and soil nitrogen. *Journal of Ecology*, 104(4), 979-986.
- Pachauri, R. K., Meyer, L., Plattner, G. K. & Stocker, T. (2015). IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.

- Peñuelas, J. & Filella, I. (1998). Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plant Science*, 3(4), 151-156.
- Peñuelas, J., Filella, I. & Gamon, J.A. (1995). Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologist*, 131(3), 291-296.
- Peñuelas, J., & Inoue, Y. (1999). Reflectance indices indicative of changes in water and pigment content of peanut and wheat leaves. *Photosynthetica*, 36(3), 355-360.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, D.F. & West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107.
- Roiloa, S.R., Retuerto, R., Campoy, J. G., Novoa, A. & Barreiro, R. (2016). Division of Labor Brings Greater Benefits to Clones of *Carpobrotus edulis* in the Non-native Range: Evidence for Rapid Adaptive Evolution. *Frontiers in Plant Science*, 7, 349, doi: 10.3389/fpls.2016.00349.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I. C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., *et al.* (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310(5752), 1333-1337.
- Traveset, A., Moragues, E. & Valladares, F. (2008). Spreading of the invasive *Carpobrotus aff. acinaciformis* in Mediterranean ecosystems: The advantage of performing in different light environments. *Applied Vegetation Science*, 11(1), 45-54.
- Treichel, S., & Bauer, P. (1974). Different NaCl-dependence of circadian CO₂-gas-exchange of some halophil growing coastal plants. *Oecologia*, 17(1), 87-95.
- Vilà, M., Siamantziouras, A.S.D., Brundu, G., Camarda, I., Lambdon, P., Médail, F., Moragues, E., *et al.* (2008). Widespread resistance of Mediterranean island ecosystems to the establishment of three alien species. *Diversity and Distributions*, 14(5), 839-851.
- Vilas, P.A., Gamallo, B., Framil, J., Bouzas, J.A., Sanz, K., Lois, M., Toubes, P. M. & González, V. (2015). Guía de visita. Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia.O.A.Parques Nacionales.Madrid.

- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F., & Marañón, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 191-227.
- Von Willert, D.J., Thomas, D.A., Lobin, W. & Curdts, E. (1977). Ecophysiological investigations in the family Mesembryanthemaceae: occurrence of CAM and ion content. *Oecologia*, 29(1), 67-76.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., *et al.* (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., *et al.* (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 686-693.
- Wisura, W. & Glen, H.F. (1993). The South African species of *Carpobrotus* (Mesembryanthema-Aizoaceae). *Contributions from the Bolus Herbarium*, 15(7), 76-107.
- Yahdjian, L. & Sala, O.E. (2002) A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, 133, 95.