

## 2.29

# GESTIÓN DE LA INVASIÓN DE LA ESPECIE INVASORA *SPARTINA DENSIFLORA* EN LAS MARISMAS DEL GOLFO DE CÁDIZ. IMPLICACIONES DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE SUS RESPUESTAS ECOFISIOLÓGICAS

E. Mateos<sup>1</sup>, L. Andrades<sup>1</sup>, J. Cambrollé<sup>1</sup>, M. E. Figueroa<sup>1</sup>, C. Luque<sup>2</sup>,  
E. M. Castellanos<sup>2</sup>, A. Velez<sup>2</sup>, A. García<sup>2</sup>, A. Pérez<sup>2</sup> y S. Redondo<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla, Apartado 1095, 41080 - Sevilla, España, emana@us.es

<sup>2</sup> Departamento de Biología Ambiental y Salud Pública, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Huelva, 21071 - Huelva, España, carlos.luque@dbasp.uhu.es

**Palabras clave:** Invasiones biológicas, gestión, cambio climático.

## RESUMEN

Las marismas son ecosistemas frontera entre los medios terrestre y costero, que se distribuyen a lo largo de los estuarios de latitudes medias y altas de todo el mundo. Se trata de ecosistemas de gran importancia tanto ecológica como medioambiental y socio-económica. A pesar de la importancia de las marismas, son ecosistemas con graves problemas de conservación, derivados principalmente de la actividad humana.

Actualmente, la introducción de especies exóticas invasoras está adquiriendo gran peso en la problemática de la conservación de las marismas. La introducción de seres vivos fuera de su área de distribución natural supone, tras la destrucción de los hábitats, el segundo problema ambiental por orden de magnitud que afecta a la Biosfera a escala global.

*Spartina densiflora*, es una gramínea de origen sudamericano, que está invadiendo marismas del norte de América, del norte de África y el suroeste de Europa. En Europa, la presencia de esta especie se restringe al Golfo de Cádiz donde invade muchos estuarios con diferente grado e intensidad de invasión. La invasión de *S. densiflora* en el Golfo de Cádiz es uno de los problemas de conservación más graves a los que se enfrentan las marismas andaluzas, ya que los efectos deletéreos que se derivan de la invasión de esta especie sobre estos ecosistemas son muy variados: (1) la alteración de la red de drenaje; (2) se dan pérdidas de hábitats debido a su forma de crecimiento; (3) esta pérdida de hábitats incide directamente en la pérdida de riqueza

específica y diversidad genotípica. (4) Interfiere en los procesos de sucesión primaria y secundaria; (5) se da la disminución de la tasa de descomposición, de la productividad y de la producción y (6) se ha descrito en especies del género *Spartina* la intervención en procesos de hibridación con especies nativas, que suponen un grave riesgo ecológico para el ecosistema al generarse híbridos fértiles, de gran capacidad competitiva.

En vista de toda la problemática que subyace a la invasión de *S. densiflora* en los complejos marismenños del Golfo de Cádiz es necesario elaborar un plan de gestión dirigido a luchar eficazmente contra la invasión de esta especie en las marismas andaluzas. Para la elaboración de cualquier programa de gestión de una especie invasora, se marcan diferentes objetivos. Uno de ellos es profundizar en el conocimiento de la biología, ecología y fisiología de la especie objeto de los diferentes programas de gestión.

Uno de los aspectos fundamentales a dilucidar es como el Cambio Climático puede afectar a la invasión de esta especie y en que medida las nuevas condiciones ambientales que se darán podrán alterar los patrones de invasión y tolerancia de esta especie. Para lo cual se ha propuesto un trabajo en el que se ha analizado el efecto del incremento del CO<sub>2</sub> atmosférico sobre el crecimiento y la fisiología de esta especie invasora. Nuestros resultados mostraron como el incremento del CO<sub>2</sub> tendrá un efecto positivo sobre el desarrollo de esta especie lo que supondrá un favorecimiento del potencial invasor de *S. densiflora* en las marismas del Golfo de Cádiz. Esta información es de gran utilidad para los gestores de los Espacios Naturales Protegidos la cual se tendrá que tener en cuenta en los futuros planes de gestión de las especies exóticas invasoras a la hora de la priorización en la asignación de recursos para el control o erradicación de dichas especies.

## 1. INTRODUCCIÓN

Las marismas son ecosistemas frontera entre los medios terrestre y costero, que se distribuyen a lo largo de los estuarios de latitudes medias y altas de todo el mundo. Presentan una elevada complejidad estructural y funcional derivada de la presencia de una red dendrítica de canales, a través de la cual, se produce el paso de la marea con una periodicidad semidiurna, en nuestra latitud. El efecto de la marea genera una serie de gradientes ambientales muy acentuados perpendiculares a la línea de la marea (de salinidad, de horas de inundación, de potenciales rédox, etc), que son responsables de la zonación característica de las comunidades vegetales en bandas paralelas al límite de la marea.

Las marismas son ecosistemas de gran importancia tanto ecológica como medioambiental y socio-económica (Zharikow *et al.*, 2005). Se trata de zonas con gran valor ecológico, ya que son hábitat de numerosas especies de plantas y animales muy singulares, muchas de ellas en peligro de extinción, además sirve de zonas de cría y

guardería para numerosas especies de animales. Del mismo modo, los elevados valores de producción y productividad que se registran en las marismas, hace que se encuentren entre los ecosistemas con mayores niveles de producción mundial. Esta circunstancia hace que sean la base de las cadenas tróficas de los estuarios, de los mares adyacentes y de otras comunidades que, con carácter temporal, también forman parte de la biocenosis propia de la marisma. Por otro lado, las marismas poseen así mismo importancia económica, social y cultural, ya que muchos de los núcleos familiares del ámbito costero dependen de actividades tradicionales que se desarrollan en este ecosistema (marisqueo, recogida de cebo, extracción de sal, pesca, etc.). Además son importantes zonas de cría y de refugio de especies piscícolas de interés comercial. Actualmente se han convertido en zonas idóneas para el turismo de naturaleza. Por último, las marismas cumplen una función de protección, participando crucialmente en la dinámica sedimentaria y controlando la calidad ambiental (Luque *et al.*, 1999) al tratarse de barreras naturales suavizan los efectos de los temporales y las crecidas fluviales, los cuales pueden ocasionar graves efectos deletéreos para los intereses humanos.

A pesar de la importancia de las marismas, son ecosistemas con graves problemas de conservación, derivados principalmente de la actividad humana, además de por el potencial peligro que supone la subida del nivel del mar asociado al cambio climático, la cual puede provocar la pérdida de numerosos enclaves marismenos. Son muchas las presiones a las que se ven sometidas las marismas, pero las principales son la contaminación (de origen industrial y urbana) con especial interés en la contaminación por metales pesados (Mateos-Naranjo *et al.*, 2008), la erosión derivada de la creación de infraestructuras (diques que alteran la dinámica sedimentaria del estuario), de actividades como el tráfico de embarcaciones o la subida generalizada del nivel del mar se ha considerado uno de los motivos principales de pérdida de ecosistemas de marismas (Castillo *et al.*, 2000) y la destrucción y la fragmentación del hábitat, etc.

Actualmente, la introducción de especies exóticas invasoras está adquiriendo gran peso en la problemática de la conservación de las marismas. La introducción de seres vivos fuera de su área de distribución natural supone, tras la destrucción de los hábitats, el segundo problema ambiental por orden de magnitud que afecta a la Biosfera a escala global (UICN, 2000). Las marismas mareales han sido descritas como una de las áreas más afectadas por la introducción de especies exóticas invasoras debido a su carácter de transición entre ecosistemas de diferente naturaleza y por la cercanía de importantes puertos comerciales, los cuales han sido vías de entrada de numerosas especies exóticas en las aguas de lastre de los barcos mercantes. La entrada de especies exóticas en los ecosistemas marismenos pueden tener muchos efectos negativos para la conservación de estos espacios, como la competencia con la flora nativa (Kittelson y Boyd, 1997) con la consecuente pérdida de diversidad en ocasiones, la alteración de la cantidad y naturaleza del detritus, la modificación del hábitat para

la fauna nativa y la alteración de la dinámica hidráulica y sedimentaria de los estuarios, etc. Aunque son muchas las especies exóticas invasoras que afectan a los ecosistemas costeros andaluces, quizás la invasión de la gramínea *Spartina densiflora* Brongn. es una de las más graves, debido a la magnitud de la invasión y a la diversidad de efectos deletéreos que se derivan de la presencia de esta especie en nuestros ecosistemas.

*Spartina densiflora*, es una gramínea de origen sudamericano, que está invadiendo marismas del norte de América, del norte de África y el suroeste de Europa (Bortolus, 2006). En Europa, la presencia de esta especie se restringe al Golfo de Cádiz (Bortolus, 2006) donde invade muchos estuarios con diferente grado e intensidad de invasión. En el Golfo de Cádiz *S. densiflora* se extiende principalmente en las Marismas del Odiel (Huelva), donde forma comunidades prácticamente monoespecíficas que ocupan cientos de hectáreas conocidas localmente como ‘mares de *Spartina densiflora*’.

*S. densiflora* es un especie clonal muy competitiva con una alta plasticidad fisiológicas, lo que le permite invadir hábitats con características ambientales muy contrastadas, mostrando poblaciones, desde zonas salobres hasta hipersalinas, de zonas intermareales a zonas estrictamente terrestres y asentadas sobre diferentes tipos de sustrato (fangos, arenas, guijarros, etc; Bortolus, 2006). Su amplio nicho ecológico se deriva de su elevada eficacia biológica en el uso de los recursos, sustentada en la eficiencia energética de sus fotosistemas, con una alta capacidad de respuesta a rangos muy variados de salinidad y de potenciales redox en el sustrato. Además de por su diseño estructural y modo de crecimiento, conocido como crecimiento clonal en falange (Figueroa y Castellanos, 1988), que le permite crear matas muy densas con un alto índice de área foliar que ocasiona niveles de extensión de luz del 100% (Figueroa y Castellanos, 1988). Todas estas características junto con su elevada producción de semillas de esta especie (Bortolus, 2006) le confieren ventajas frente a otras especies presentes en ambientes tan extremos como lo son las marismas, convirtiéndola en un extraordinario competidor.

La invasión de *S. densiflora* en el Golfo de Cádiz es uno de los problemas de conservación más graves a los que se enfrentan las marismas andaluzas, ya que los efectos deletéreos que se derivan de la invasión de esta especie sobre estos ecosistemas son muy variados: (1) La presencia masiva de *S. densiflora* modifica la estructura de las marismas, por la alteración de la red de drenaje debido al acúmulo continuado de biomasa y necromasa aérea y enterrada no consumidas, lo que incrementa significativamente las tasas de acreción propiciando la colmatación de microcanales. Esto supone una barrera a sedimentos, nutrientes y energía, que impide también la redistribución de organismos vivos, de semillas y de propágulos, minimizando su dispersión y alterando los ciclos biológicos de las especies nativas. *S. densiflora* es considerada como una especie ingeniera de ecosistemas que modula y media cambios en la estructura de las comunidades tanto naturales como invadidas. (2) Se dan pérdidas de hábitats debido a su forma de crecimiento en falange (Figueroa y Castellanos, 1988)

que posibilitan las formaciones monoespecíficas de esta gramínea, disminuyendo la heterogeneidad ambiental y de hábitats. (3) Esta pérdida de hábitats incide directamente en la pérdida de riqueza específica y diversidad genotípica en nuestras marismas de quenopodiáceas que además se ve afectada por la competencia interespecífica. (4) Interfiere en los procesos de sucesión primaria y secundaria. (5) Se da la disminución de la tasa de descomposición, de la productividad y de la producción, ya que a pesar de que *S. densiflora* presenta unas tasas de crecimiento muy altas en nuestras latitudes, la acumulación de gran biomasa aérea, la ineficacia de los descomponedores en la marismas y el escaso efecto de la herbivoría, impediría la disponibilidad de nutrientes y energía para otras especies del ecosistema. (6) Por último, se ha descrito en especies del género *Spartina* la intervención en procesos de hibridación con especies nativas, que suponen un grave riesgo ecológico para el ecosistema al generarse híbridos fértiles, de gran capacidad competitiva (Ayres y Strong, 2001). Esto todavía no se ha detectado para *S. densiflora* en las costas andaluzas, pero podrían estar produciéndose fenómenos de hibridación, ya que el neófito sudamericano comparte hábitats con la especie autóctona *Spartina maritima*.

En vista de toda la problemática que subyace a la invasión de *S. densiflora* en los complejos marismeños del Golfo de Cádiz es necesario elaborar un plan de gestión dirigido a luchar eficazmente contra la invasión de esta especie en las marismas andaluzas. Para la elaboración de cualquier programa de gestión de una especie invasora, se marcan tres como los objetivos fundamentales a seguir para la confección de dichos programas. (1) En primer lugar se marca como objetivo prioritario el conocimiento del estado de la invasión. (2) Otro claro objetivo sería profundizar en el conocimiento de la biología, ecología y fisiología de la especie objeto de los diferentes programas de gestión. Esta información es esencial para optimizar la metodología de gestión y aumentar su eficacia. Finalmente (3), para la elaboración de cualquier programa de gestión de una especie invasora se contempla como objetivo el desarrollo de técnicas de control o erradicación.

Los datos que se aportan en este estudio se encuadran dentro del segundo objetivo segundo para la gestión de las especies invasora. Por lo tanto, aunque se conocen múltiples aspectos de la biología de *S. densiflora*, hasta ahora se sabía poco sobre el posible efecto de las condiciones del Cambio Climático sobre sus respuestas ecofisiológicas de esta especie. Conocer estas respuestas es de vital importancia para intentar prever la posible evolución de sus poblaciones ante el nuevo escenario ambiental que predice los expertos en Cambio Climático y anticiparnos para aumentar la eficacia de los planes de gestión de esta especie invasora en los estuarios del Golfo de Cádiz donde actualmente presenta poblaciones (figura 1).

El objetivo de este estudio fue investigar si el incremento del CO<sub>2</sub> estimulaba el crecimiento de esta especie invasora, y analizar si esta estimulación se relaciona con un favorecimiento de la actividad fotosintética. Del mismo modo, se estudio que papel podía tener el estrés salino en la respuesta de esta especie al enriquecimiento atmosférico de CO<sub>2</sub>. Los objetivos parciales fueron analizar el crecimiento de la plan-

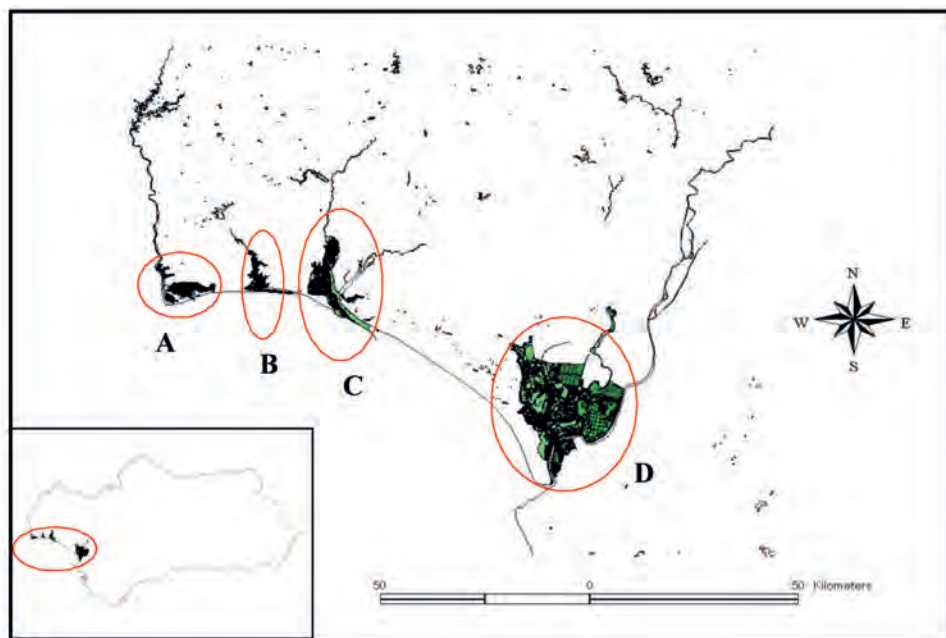
ta en diferentes condiciones de salinidad (entre 0 y 510 mM de NaCl) a concentración de CO<sub>2</sub> de 380 y 700 ppm respectivamente. Y por otro lado determinar la extensión de los efectos de estas condiciones sobre la funcionalidad del aparato fotosintético, de la capacidad de intercambio gaseoso y la concentración de pigmentos fotosintéticos, en respuesta a la salinidad y a los diferentes niveles de CO<sub>2</sub>. Finalmente se analizó el papel de las concentraciones de nutrientes esenciales en los tejidos de *S. densiflora* a la hora de explicar las posibles respuestas de esta especie al enriquecimiento de CO<sub>2</sub> y la salinidad.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

En diciembre de 2006 se recolectaron semillas de *S. densiflora* de las marismas del Odiel (37°15' N, 6°58'; Suroeste de España), y se almacenaron a 4°C durante 3 meses. Después del periodo de almacenaje, se germinaron las semillas y las plántulas se plantaron en macetas individuales de plástico utilizando perlita como sustrato. Después estas macetas fueron llevadas a un invernadero, donde se mantuvieron a una Temperatura de entre 21 y 25°C, una humedad relativa de entre 40-60% y luz natural (mínima y máxima: 200 and 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Las plantas se mantuvieron durante un mes en estas condiciones y fueron regadas con solución nutritiva Hoagland. Después de este periodo, las macetas fueron sometidas a los diferentes tratamientos, así se establecieron tres tratamientos de NaCl (0, 171 and 510 mM). Y además las plantas se dividieron en dos bloques expuestos a una concentración de CO<sub>2</sub> de 380  $\pm$  10 ppm y a 700  $\pm$  10 ppm en una cámara ambiental preparada para simular dichas concentraciones de CO<sub>2</sub>. Al inicio y al final del experimento, 3 y 7 plantas de cada uno de los tratamientos fueron cosechadas y secadas a 80°C durante 48 horas para obtener los valores de peso seco inicial y final. Con estos datos de peso seco se realizó un análisis clásico de crecimiento. Por otro lado se realizaron medidas de intercambio gaseoso y de fluorescencia de la clorofila en hojas de *S. densiflora* seleccionadas al azar en cada uno de los tratamientos (n = 10) y utilizando un analizador de gases por infrarrojo en sistema abierto (Li-6400I) y un fluorímetro portátil (FMS-2) respectivamente después de 7, 30 y 90 días de crecimiento de las plantas en las condiciones anteriormente descritas. Además al final del experimento se realizaron medidas de la concentración de pigmentos fotosintéticos en hojas de *S. densiflora* sometidas a las diferentes condiciones (n = 5) utilizando 0.05 g de peso fresco y 10 ml de acetona al 80%. Finalmente se determinó la concentración de calcio, potasio, magnesio, sodio, fósforo y zinc en los tejidos de *S. densiflora* mediante medidas de espectrofotometría de masas (ICP). Y además se cuantificó las concentraciones de nitrógeno y carbono en los tejidos mediante un analizador elemental.



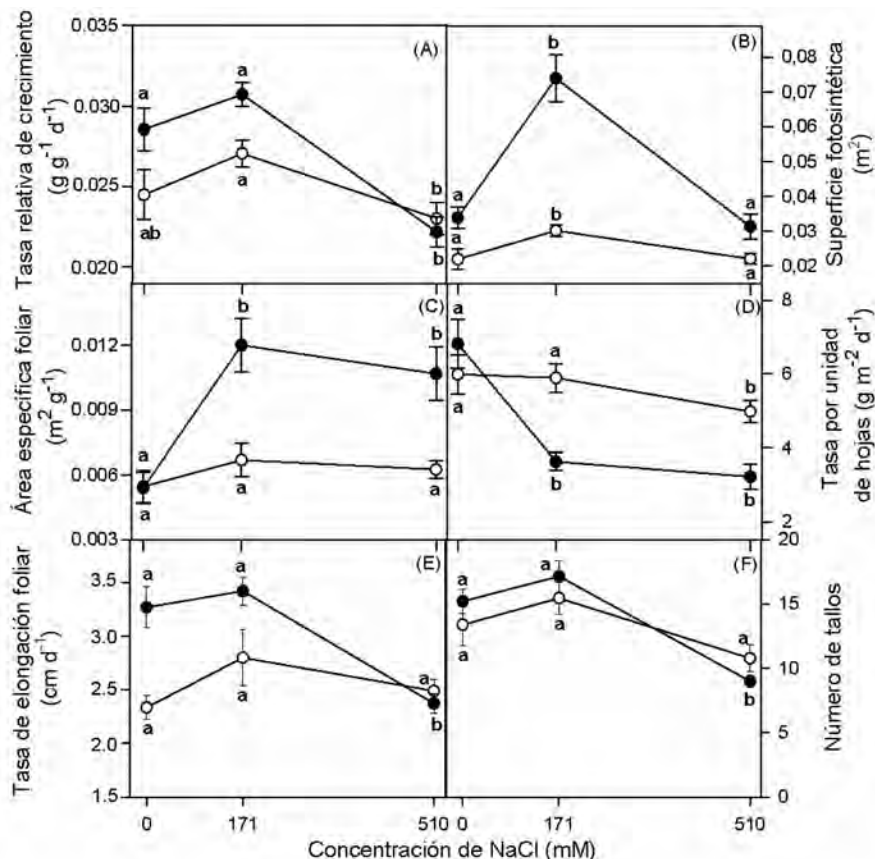
Figura 1. Distribución de *Spartina densiflora* en el Golfo de Cádiz



### 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se observó un efecto significativo de la concentración de  $\text{CO}_2$  sobre el crecimiento de *Spartina densiflora*, de forma que las plantas crecidas a alta concentración de  $\text{CO}_2$  produjeron un 35% y un 20% más de biomasa cuando crecieron en los tratamientos salinos de 0 y 171 mM de NaCl respectivamente que las plantas crecidas bajo una concentración de  $\text{CO}_2$  de 380 ppm, sin embargo este efecto no se registró en el tratamiento de alta salinidad (510 mM NaCl), donde la tasa relativa de crecimiento (RGR) de todas las plantas sometidas a este tratamiento fue similar tanto en el tratamiento de alto como bajo  $\text{CO}_2$ . La diferencia de biomasa entre los dos tratamientos de  $\text{CO}_2$  se evidenció tanto en RGR, en el área total de las hojas, en la tasa de elongación de la hoja y además en el número de tallos producidos por las diferentes plantas (figuras, 2A, B, E, F). La estimulación del crecimiento de *S. densiflora* a elevada concentración de  $\text{CO}_2$  y en el tratamiento salino de 171 mM de NaCl, estuvo asociado con una mayor tasa foliar específica (figura, 2C), mientras que el peso específico de la hoja no varió a lo largo de los diferentes tratamientos salinos y de concentración de  $\text{CO}_2$ .

**Figura 2. Análisis del crecimiento de *Spartina densiflora* en respuesta a un tratamiento con un rango de salinidades a concentración ambiente (○) y elevada (●) de CO<sub>2</sub> a lo largo de 90 días**



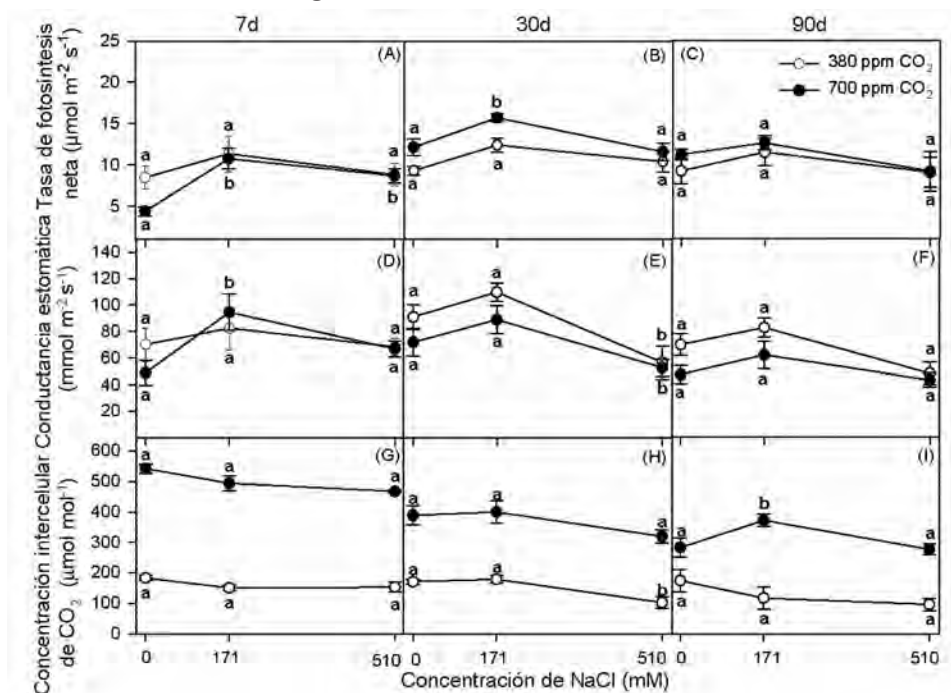
Tasa relativa de crecimiento (A), área total de las hojas (B), área específica foliar (C), tasa por unidad de hoja (D), tasa de elongación foliar (E) y número de tallos. Los valores representan la media y el error estándar medio ( $n = 7$  y  $n = 14$ , para el área total de hojas). Los análisis se realizaron con pesos secos libres de semillas.

La concentración elevada de CO<sub>2</sub> estimuló la tasa de fotosíntesis neta (A) en las plantas tratadas con salinidad moderada (171 mM NaCl) después de 30 días de tratamiento. Sin embargo la estimulación registrada no se observe después de 90 días de tratamiento (figuras, 3A-C). En cada uno de los tres tiempos del experimento en los que se realizaron medidas, la conductancia estomática (Gs) mostró la misma tendencia en respuesta a la salinidad la cual fue muy parecida a la registrada en el caso de la fotosíntesis neta a ambas concentraciones de CO<sub>2</sub> (figuras, 3D-F). Sin embargo Gs fue menor a 700 ppm CO<sub>2</sub> después de 30 y 90 días de tratamiento. Por otro lado la concentración de CO<sub>2</sub> intercelular (Ci) en el tratamiento de 700 ppm CO<sub>2</sub> respondió de forma diferente a la salinidad al inicio que al final del experimento, de



forma que la salinidad no tuvo ningún efecto sobre Ci después de 7 y 30 días de tratamiento. Pero Ci mostró un pico en el tratamiento de 171 mM NaCl después de 90 días de tratamiento (figuras, 3G-I). Por otro lado nuestros resultados mostraron que Ci fue mayor a 700 ppm de CO<sub>2</sub> en cada uno de los momentos de muestreo en todas las salinidades.

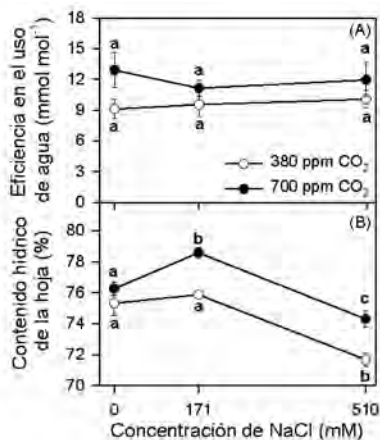
Figura 3. Tasa de fotosíntesis neta



A (A-C) conductancia estomática, Gs (D-F), y concentración intercelular de CO<sub>2</sub>, Ci (G-I) en la penúltima hoja completamente desplegada de *Spartina densiflora* elegida al azar en respuesta a un tratamiento con un rango de concentraciones de NaCl a concentración ambiente (○) y elevada (●) de CO<sub>2</sub> después de: de 7 días (A, D, G); 30 días (B, E, H); y 90 días (C, F, I). Los valores representan la media y el error estándar medio (n = 10).

Las plantas crecidas en unas condiciones atmosféricas de 700 ppm mostraron considerablemente una mayor eficiencia en el uso del agua (WUE) y un mayor contenido hídrico en las hojas para todos los tratamientos salinos después de 90 días de tratamiento (figura, 4). Además el contenido hídrico en las hojas fue mayor en el tratamiento de 171 mM NaCl en ambas concentraciones de CO<sub>2</sub>

Figura 4. Eficiencia en el uso del agua, WUE (A) y contenido en agua de la hoja (B) en la penúltima hoja completamente desplegada de *Spartina densiflora* elegida al azar en respuesta a un tratamiento con un rango de concentraciones de NaCl a concentración ambiente (○) y elevada (●) de CO<sub>2</sub> después: de 90 días



Los valores representan la media y el error estándar medio ( $n = 10$  para eficiencia en el uso del agua;  $n = 7$  para el contenido en agua, respectivamente).

Por otro lado nuestros resultados mostraron que la elevada salinidad y el incremento de la concentración de CO<sub>2</sub> afectaron a la integridad o a la funcionalidad del aparato fotoquímico de *S. densiflora* a largo plazo y además usó un afecto de estas condiciones sobre la concentración de clorofilas en las hojas de *S. densiflora*. Nuestros resultados de fluorescencia mostraron que hubo un efecto de la salinidad y el CO<sub>2</sub> sobre Fv/Fm al mediodía el cual fue muy significativo desde de 90 días de tratamiento (figura, 5C). Además, los valores de la eficiencia real del fotosistema II (#PSII) aumentaron al mediodía con el incremento de la salinidad en las plantas crecidas a 380 ppm de CO<sub>2</sub> después de 90 días de tratamiento (figura, 5F); y los valores de #PSII fueron menores a 700 ppm CO<sub>2</sub> en presencia de sal que a 380 ppm de CO<sub>2</sub>. Finalmente la concentración de clorofilas en las hojas de *S. densiflora* aumentó con el incremento de la salinidad; sin embargo a alta concentración de CO<sub>2</sub> este incremento fue sólo registrado en las plantas crecidas a 510 mM de NaCl (figura, 6).

Figura 5. Máxima eficiencia cuántica del fotosistema II,  $F_v/F_m$  (A-C) y eficiencia cuántica del fotosistema II,  $\Phi PSII$  (C-E) al mediodía en la penúltima hoja completamente desplegada de *Spartina densiflora* elegida al azar en respuesta a un tratamiento con un rango de concentraciones de NaCl a concentración ambiente (○) y elevada (●) de  $CO_2$  después: de 7 días (A, C); 30 días (B, D); y 90 días (C, E). Los valores representan la media y el error estándar medio ( $n = 10$ )

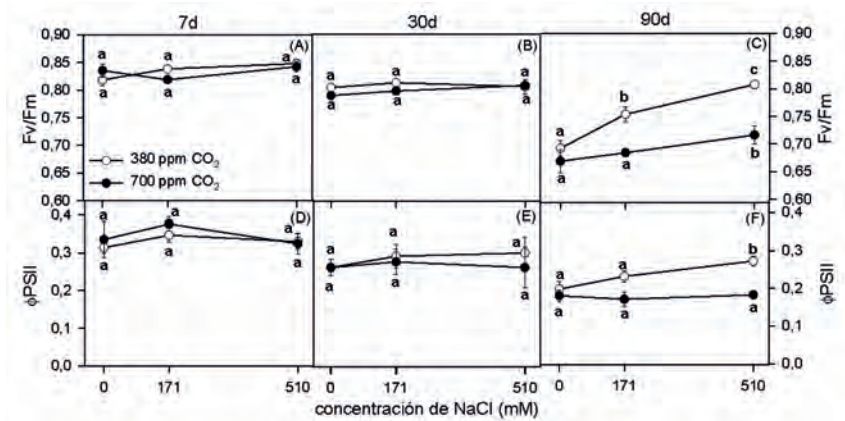
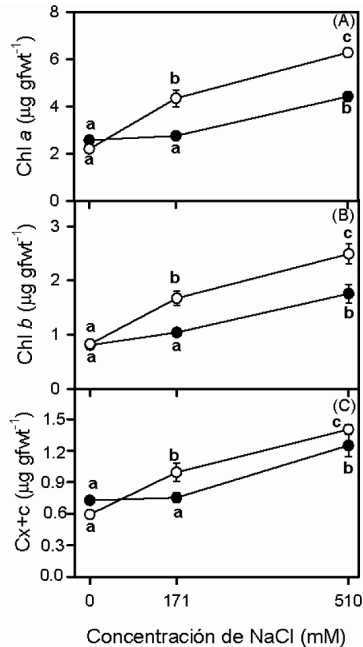


Figura 6. Concentración de clorofila a, chl a (A), clorofila b, chl b (B), y carotenoides Cx+c (C) en la penúltima hoja completamente desplegada de *Spartina densiflora* elegida al azar en respuesta a un tratamiento con un rango de concentraciones de NaCl a concentración ambiente (○) y elevada (●) de  $CO_2$  después de 90 días. Los valores representan la media y el error estándar medio ( $n = 5$ )



Por otro lado, el análisis de nutrientes mostró como el contenido en cenizas tanto en hojas como en raíces fue mayor en las plantas crecidas a 380 ppm de CO<sub>2</sub>, y aumentó con el incremento de la salinidad (tabla 1). Al final del experimento la concentración de Na en las raíces de *S. densiflora* fue mayor en las hojas que en las raíces y aumentó marcadamente con el incremento de la salinidad (tabla 1). Por el contrario, la concentración de K, Ca y Mg decreció con el incremento de la salinidad en ambas concentraciones de CO<sub>2</sub>. Además la concentración de K, Ca y Mg tanto de hojas como de raíces fueron mayores en las plantas crecidas a 360 ppm de CO<sub>2</sub> (tabla 1). Por otro lado, la concentración de Zn en los tejidos de *S. densiflora* fue mayor en las plantas crecidas a 380 ppm de CO<sub>2</sub> (tabla 1).

Finalmente la relación C/N aumentó con la concentración externa de NaCl a 380 ppm de CO<sub>2</sub>. Además la relación C/N fue mayor a 380 ppm de CO<sub>2</sub> en las hojas y a 700 ppm de CO<sub>2</sub> en las raíces (tabla 1).

**Tabla 1. Contenido en cenizas, concentración total de sodio, potasio, calcio, magnesio y zinc en las hojas y raíces de *Spartina densiflora* en respuesta en respuesta a un tratamiento con un rango de concentraciones de NaCl a concentración ambiente (○) y elevada (●) de CO<sub>2</sub> después de 90 días. Los valores representan la media y el error estándar medio (n = 3)**

[CO <sub>2</sub> ] (ppm)	380						700					
	Tejidos			Raíces			Hojas			Raíces		
	0	171	510	0	171	510	0	171	510	0	171	510
Ash (%)	13.4(0.03)	15.8(0.13)	15.4(0.02)	19.0(0.22)	19.4(0.39)	23.8(0.43)	11.3(0.05)	15.4(0.15)	16.9(0.27)	11.3(0.36)	12.9(0.42)	21.2(0.48)
Na (mg g <sup>-1</sup> )	8.5(0.10)	31.9(0.10)	47.4(0.27)	5.5(0.04)	23.8(0.05)	38.2(0.22)	6.3(0.02)	36.3(0.29)	47.8(0.64)	5.4(0.05)	23.6(0.42)	44.5(0.40)
K (mg g <sup>-1</sup> )	53.8(1.24)	24.8(0.62)	14.7(0.12)	41.6(0.17)	37.7(0.30)	50.1(0.58)	32.8(0.62)	17.4(0.16)	10.6(0.15)	30.3(0.87)	19.6(0.36)	25.4(0.23)
Ca (mg g <sup>-1</sup> )	7.9(0.05)	6.2(0.02)	3.8(0.00)	3.8(0.02)	2.1(0.00)	1.7(0.00)	6.7(0.00)	5.0(0.00)	4.2(0.00)	2.6(0.00)	1.5(0.00)	1.2(0.00)
Mg (mg g <sup>-1</sup> )	3.6(0.02)	4.1(0.01)	2.0(0.01)	6.1(0.03)	5.2(0.01)	2.2(0.00)	2.7(0.03)	3.7(0.04)	2.5(0.02)	3.7(0.05)	3.9(0.03)	2.9(0.02)
Zn (mg Kg <sup>-1</sup> )	40.7(0.93)	30.9(0.56)	41.8(0.23)	44.2(0.56)	40.0(0.26)	87.7(1.24)	20.2(0.04)	21.6(0.07)	28.4(0.14)	16.9(0.23)	17.0(0.07)	28.9(0.16)
C/N	15.3(0.05)	17.6(0.00)	17.1(0.10)	10.0(0.02)	14.1(0.23)	16.4(0.30)	16.0(0.05)	16.3(0.12)	16.4(0.05)	12.9(0.08)	16.2(0.00)	14.2(0.11)

En resumen, la comparación de las respuestas de crecimiento y de la actividad fotosintética de *S. densiflora* nos proporciona nueva información respecto al comportamiento de esta especie invasora al incremento del CO<sub>2</sub>. Las diferencias en la tasa de crecimiento a lo largo del rango de salinidad experimentado pueden ser explicadas por su habilidad para desarrollar y mantener su área de asimilación fotosintética en combinación con la mejoras en las relaciones hídricas de la planta a alta concentración de CO<sub>2</sub>. La salinidad y el CO<sub>2</sub> tuvieron un fuerte efecto sobre el aparato fotoquímico (PSII) de *S. densiflora* a largo plazo. Del mismo modo, los pigmentos fotosintéticos se vieron negativamente afectados por la elevada concentración de CO<sub>2</sub> en presencia de sal. El mayor impacto del CO<sub>2</sub> en la fotosíntesis se produjo vía regulación de Gs y en su efecto sobre Ci. En conclusión nuestros resultados sugieren que el Cambio Climático podría favorecer el potencial invasor y la amplia tolerancia ambiental de *S. densiflora* en las marismas. Esta información es de gran utilidad para los gestores de los Espacios Naturales Protegidos la cual se tendrá que tener en cuenta en los futuros planes de gestión de las especies exóticas invasoras a la hora de la priorización en la asignación de recursos para el control o erradicación de dichas especies.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ayres, D. R. y Strong, D. R. 2001. Origin and genetic diversity of *Spartina anglica* (Poaceae) using nuclear DNA markers, *American Journal of Botany*, 88, 1863-1867.
- Bortolus, A. 2006. The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history, *Journal of Biogeography*, 33, 158-168.
- Castillo, J. M., Fernández-Baco, L., Castellanos, E. M., Luque, C. J., Figueroa, M. E. y Davy, A. J. 2000. Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in the salt-marsh tidal frame determined by differential ecophysiological tolerances, *Journal of Ecology*, 88, 801-812.
- Figueroa, M. E. y Castellanos, E. M. 1988. Vertical structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in Mediterranean marshes. En: *Plant form and vegetation structure* (eds Werger, M. J. A.; Van der Aart, P. J. M.; During, H. J. y Verhoeven, J. T. A.), pp. 105-108. SPB Academic Publishing, La Haya, Holanda.
- Kittelson, P. M. y Boyd, M. J. 1997. Mechanisms of expansion for an introduced species of cordgrass, *Spartina densiflora*, in Humboldt Bay, California, *Estuaries*, 20, 770-778.
- Luque, C. J., Castellanos, E. M., Castillo, J. M., González, M., González-Vilches, M. C. y Figueroa, M. E. 1999. Metals in halophytes of a contaminated estuary (Odiel Saltmarshes, SW Spain), *Marine Pollution Bulletin*, 38, 49-51.
- Mateos-Naranjo, E., Redondo-Gómez, S., Cambrollé, J., Luque, T. y Figueroa M. E. 2008. Growth and photosynthetic responses to zinc stress of an invasive cordgrass, *Spartina densiflora*, *Plant Biology*, 10, 754-762.
- UICN 2000. UICN guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss caused by Alien Invasive Species. HYPERLINK “<http://iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm>” <http://iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm>.
- Zharikov, Y., Skiller, G. A., Loneragan, N. R., Taranto, T. y Cameron, B. E. 2005. Mapping and characterising subtropical estuarine landscapes using aerial photography and GIS for potential application in wildlife conservation and management, *Biological Conservation*, 125, 87-100.

