

Universidad de Huelva

Departamento de Ciencias Integradas



Presencia de la gramínea exótica invasora spartina densiflora en el Parque Nacional de Doñana : invasión, dispersión, producción y descomposición

**Memoria para optar al grado de doctor
presentada por:**

Alberto García Álvarez

Fecha de lectura: 20 de septiembre de 2017

Bajo la dirección de los doctores:

Eloy Manuel Castellanos Verdugo

Carlos Javier Luque Palomo

Huelva, 2017





Universidad de Huelva

**PRESENCIA DE LA GRAMÍNEA EXÓTICA
INVASORA SPARTINA DENSIFLORA EN EL
PARQUE NACIONAL DE DOÑANA:
INVASIÓN, DISPERSIÓN, PRODUCCIÓN Y
DESCOMPOSICIÓN**



ALBERTO GARCÍA ÁLVAREZ

TESIS DOCTORAL

2017

UNIVERSIDAD DE HUELVA

FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS INTEGRADAS



Universidad
de Huelva

TESIS DOCTORAL

“PRESENCIA DE LA GRAMÍNEA EXÓTICA INVASORA SPARTINA DENSIFLORA EN EL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA: INVASIÓN, DISPERSIÓN, PRODUCCIÓN Y DESCOMPOSICIÓN”

PROGRAMA OFICIAL DE DOCTORADO
PATRIMONIO HISTÓRICO Y NATURAL. DEPARTAMENTO DE HISTORIA,
GEOGRAFÍA Y ANTROPOLOGÍA

LÍNEA DE INVESTIGACIÓN
CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD Y DEL PATRIMONIO
PALEOBIOLÓGICO. DEPARTAMENTO DE CIENCIAS INTEGRADAS

MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR POR:

ALBERTO GARCÍA ÁLVAREZ

Trabajo presentado bajo la dirección de:

Dr. Eloy M. Castellanos Verdugo

Dr. Carlos J. Luque Palomo

Huelva, 2016/2017

**“PRESENCIA DE LA GRAMÍNEA EXÓTICA INVASORA
SPARTINA DENSIFLORA EN EL PARQUE NACIONAL DE
DOÑANA: INVASIÓN, DISPERSIÓN, PRODUCCIÓN Y
DESCOMPOSICIÓN”**

Directores:

Dra. Eloy M. Castellanos Verdugo

Dr. Carlos J. Luque Palomo



**Universidad
de Huelva**

UNIVERSIDAD DE HUELVA

FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS INTEGRADAS

Memoria presentada para optar al Grado de Doctor presentado por:

Alberto García Álvarez

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS	17
RESUMEN / ABSTRACT	29
CAPITULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	39
1.1. Contexto histórico y normativa	41
1.2. <i>Spartina densiflora</i>	46
1.3. Objetivos	48
1.4. Bibliografía	50
CAPÍTULO 2: CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS POBLACIONES DE <i>SPARTINA DENSIFLORA</i>	57
2.1. Introducción	59
2.2. Materiales y métodos	60
2.2.1. Puntos de muestreo	60
2.2.2. Factores abióticos del suelo (pH, conductividad eléctrica, potencial redox, resistencia a la penetración, texturas y cota topográfica)	63
2.2.3. Muestreos de vegetación	64
2.2.4. Análisis de datos	65
2.3. Resultados	65
2.4. Discusión	69
2.5. Conclusiones	74
2.6. Bibliografía	75
2.7. Anexo	80
CAPÍTULO 3: BIOMASA Y VIDA MEDIA DE HOJAS Y TALLOS DE <i>SPARTINA DENSIFLORA</i>	83
3.1. Introducción	85

3.2. Material y método	86
3.2.1. Incidencia sobre los valores de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B	86
3.2.2. Tiempo de permanencia de hojas y tallos de <i>Spartina densiflora</i>	89
3.2.3. Análisis de datos	89
3.2.3.1. Incidencia sobre los valores de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B	89
3.2.3.2. Tiempo de permanencia de hojas y tallos	90
3.3. Resultados	91
3.3.1. Incidencia sobre los valores de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B	91
3.3.2. Tiempo de permanencia de hojas y tallos de <i>Spartina densiflora</i>	94
3.3.2.1. Hojas	94
3.3.2.2. Tallos	97
3.4. Discusión	99
3.5. Conclusiones	102
3.6. Bibliografía	103
CAPÍTULO 4: Lixiviado y descomposición	109
4.1. Introducción	111
4.2. Material y método	113
4.2.1. Experimento de lixiviación	113
4.2.2. Experimento de descomposición	114
4.2.3. Análisis de datos	116
4.2.3.1. Experimento de lixiviación	116
4.2.3.2. Experimento de descomposición	117
4.3. Resultados	118
4.3.1. Resultados del experimento de lixiviación	118

4.3.1.1. Agua	119
4.3.1.2. Agua: comparación entre las cuatro especies	125
4.3.1.3. Materia vegetal	128
4.3.1.4. Materia Vegetal: comparación entre los cuatro elementos	134
4.3.2. Resultados del experimento de descomposición	137
4.3.2.1. Pérdida de biomasa	137
4.3.2.2. Componentes iniciales	144
▪ Composición inicial	144
▪ Descomposición de los componentes iniciales de la biomasa	146
4.4. Discusión	150
4.5. Conclusiones	160
4.6. Bibliografía	161

CAPÍTULO 5: TRANSPORTE INTERNO DE LAS PLANTAS EXÓTICAS Y NATIVAS POR LOS GANSOS Y PATOS: UN ESTUDIO EXPERIMENTAL

Resumen	169
Summary	171
Introduction	173
Methods	173
Statistical analyses	174
Effects of gut passage on retrieval and germinability	174
Effect of retention time on seed retrieval and germinability	175
Time to germination	175
Results	175
Seed retrieval and the effects of gut of passage on germinability	175
Retention times of retrieved seeds	176

Effects of retention time on germinability	177
Time to germination and its relationship with retention time	177
Discussion	178
Consequences for plant invasion	180
Body size and retention time	180
Differences between plant species in seed retrieval and retention time	181
Effects of gut passage on germinability and germination time	181
Acknowledgments	182
References	182
Supplementary material	185
CONCLUSIONES GENERALES	193
INDICES DE TABLAS Y FIGURAS	201

AGRADECIMIENTOS

Llegado este momento y tras un largo periodo de duro trabajo y sacrificio, es un placer poder llegar a agradecer a un sinfín de personas su ayuda, su colaboración, su ánimo y sus buenas palabras. Sois tantos que espero no olvidarme de cada uno de vosotros, ya sea de Sevilla, Huelva o Madrid, siempre os llevare en el corazón.

Quiero empezar por agradecer a las dos personas que en 2008 apostaron por mí para embarcarme en el maravilloso mundo de la investigación y poder cumplir uno de mis sueños en la etapa universitaria, trabajar en el Parque Nacional de Doñana. Quiero darles las **GRACIAS** a mis dos directores, el Dr. Eloy M. Castellanos Verdugo y el Dr. Carlos J. Luque Palomo, por su dedicación, sus ánimos, sus consejos, sus esfuerzos en enseñarme y el tiempo de dedicación.

Pero para que esta Tesis se pudiera llevar a cabo en un ambiente tan distendido y que la haya disfrutado con los cinco sentidos, se lo debo a mis dos grandes compañeros de aventuras y grandes amigos. El primero a agradecer es Andrés. A él me unen multitud de anécdotas, ya que no sólo hemos compartido proyecto, sino también innumerables trayectos y horas de coche Sevilla-Huelva y viceversa, horas de campo, multitud de momentos y frases célebres. El segundo es Alberto, una persona con una paciencia infinita, que me ha enseñado muchas técnicas tanto en el laboratorio como en el campo y a disfrutar de esta experiencia. Ellos han sido mi complemento ideal, personalidades distintas pero perfectamente unidas. Daré eternamente las gracias porque hayamos coincidido, sin vosotros este trabajo no hubiera sido el mismo. Habéis hecho que lo rutinario se convirtiera cada día en extraordinario. **GRACIAS**.

Además, a mitad del camino se unió un personaje más a este extravagante grupo, Adri, con lo que terminamos siendo el Equipo A. Las ayudas estadísticas siempre fueron bien recibidas y me permitió conocer a Zaida. **GRACIAS**.

Pero para poder abordar algunas fases de este proyecto, he contado con una gran ayuda y sin ellos no podría haber llevado a buen puerto tanto el proyecto como la Tesis. Una colaboración imprescindible tanto en el campo como en el laboratorio. Sois parte de esta Tesis y os habéis esforzado y sacrificado por el proyecto. Queridos becarios de Colaboración (Lucía), alumnos internos de Ciencias Ambientales (Sandra, Lucía, Arantxa, Isa, Edu, Dani, Alberto y Juanjo) y personal en prácticas del CIECEM (Manuel Gómez, Maryem, Jenni, Rocío, Antonio, Jiri, Félix, Octavio, Álvaro Córdón, Enrique, María Mercedes Lavao, Juanjo Pereira, Álvaro Amo, Vicky,

Carmen Sosa, Paqui, Vladi, Ana Fernández, Belén, Tania, Amanda, Carmen Esteban, Maite, Miriam, Curro, Raquel). **GRACIAS.**

Pero quiero además resaltar por considerarlos especiales, porque al final han marcado a hierro en mi corazón, a algunos de ellos. Son Auxi, Tere Barneto, Caro, Lucía, Sergio y Tirso. **GRACIAS.**

Todos los que me conocen saben que tengo un carácter peculiar y que mi cabezonería puede provocar que en ocasiones me encierre y no sea capaz de cambiar de opinión. Quien me iba a decir que cuidar a un pajarito de nombre Wilson me ha permitido conocer a otras personas de la facultad que se han convertido en grandes amigas, como son Marta, Merchi y Encarni. De todas ellas me llevo muchas buenos momentos, como lo de ir a media mañana con mi manzana cortada en un plato y distraernos de tanto trabajo. Marta, siempre nos quedaran esos momentos en el pasillo de Experimentales. Con Merchi no podré olvidarme de nuestros momentos de compartir coche, convirtiéndote en una pieza fundamental en mi vida, pues has estado en los buenos y malos momentos, aconsejándome y brindándome tu amistad. Aunque actualmente estemos separados en kilómetros, mantendremos siempre nuestra mirada de complicidad, permitiéndome conocer a tu gran familia. Y a ti mi querida Encarni, te debo mucho, pues siempre me acogiste en tu piso cada vez que lo necesitaba, me has hecho el regalo más grande que es tu amistad y poder disfrutar de grandes viajes y conocer a Juan, Lola y a tu familia. Juan, de ser amigo de Encarni has pasado a ser mi amigo y eso es lo importante. Al final somos el JALE, el JAE y Rumboners, y nuestro día será siempre disfrutar de nuestro Sábado de Pasión. Sin vuestra ayuda sería imposible. **GRACIAS.**

Gracias a ellas, nos escapábamos en verano a la hora de comer a la playa, y pude conocer a un manchego con “muchos premios” que ha llegado a ser un amigo, Iván. De tras de una gran coraza se esconde un enorme corazón. A través de él pude conocer mejor a María Cuaresma, a “mi Ángel” y sobre todo a Juan Urbano, teniendo con todos ellos una gran amistad y momentos inolvidables. **GRACIAS.**

De este sector químico tengo que mencionar a una buena amiga, Lourdes, pues ella terminó de agrandar la leyenda de unos de los días más especiales que he vivido en Huelva. **GRACIAS.**

Cuando decidí marcharme a Huelva, parecía que me iba al fin del mundo, pero me ha aportado tanto, me ha permitido crecer como persona, madurar y poder conocer una de las fiestas en la que más me he divertido como son las Fiestas Colombinas. Gracias a ello conocí al sector ingenieril y a

personas tan importantes como a Juan Hermoso, Genma, Rocío Castilla, Rocío Gallego y a Ortega. Con ellos al final he acabado formando una pandilla especial (Fran, Kamu, Carmen, Rosa, Daza, Silvia, Jose, Chan), donde nos une un especial interés por las casas rurales, la carne de la sierra y en definitiva pasar buenos ratos. **GRACIAS.**

No me puedo dejar atrás a una rubia sensacional, bailarina y todo corazón, mi amiga Lucía. Ella me ha dado siempre su apoyo incondicional y tanto Lolo, Mercedes, Inda y sus padres Manuel y Mercedes, siempre me han dado el aliento para poder conseguir esta tesis. **GRACIAS.**

Tere y Jorge, no tengo palabras para poder expresar lo que significáis para mí y el apoyo que he tenido por vuestra parte. Fuisteis los primeros en alentarme a que tomara la decisión de aceptar la beca. Con Itziar no se me ha olvidado la promesa. **GRACIAS.**

Mis amigos de la facultad, mi ENVIROPANDI, que siempre me han dado la fuerza necesaria para no desistir. Gracias Antonio Cid, Nuria y Chema, Marichus y Pablo, Irene, y los peques que han ido llegando a lo largo de los años que ha durado la Tesis. **GRACIAS.**

A lo largo de estos años he formado parte de un grupo variopinto al que estoy orgulloso de pertenecer y que son mis amigos. José Luis y Cristina, Jorge y Erika, Reyes y Diego e Iñaki. No me puedo olvidar de las historias de un híbrido de pulpo con ratel adicto a los huevos de pava y las comidas con pringue. **GRACIAS.**

Quien me iba a decir que en la despedida de solteros de mis mejores amigos Tere y Jorge podría encontrar tan buenos amigos en Cádiz. Andrés, Bego, Pepa, Dani y Ester y Luis, hemos creado un grupo magnífico y que con el paso de los años ha ido creciendo (Andriana, Ignacio, Lola, Luisito, Eduardo, Carlos). Además mi “prima” Miriam y Alejandro. Por todos los buenos momentos y por los que vendrán. **GRACIAS.**

A Guada, Sergio y Pablo durante este tiempo me han brindado su apoyo, su amistad, su cariño y me han permitido evadirme en los momentos de gran tensión. **GRACIAS.**

En los últimos meses y no por ello menos importante, una persona me ha dado el aliento y la fuerza necesaria para poder terminar este trabajo. Me ha terminado de dar el empujoncito que necesitaba para poder finalizar la Tesis. Mi amigo Andrés del Toro. **GRACIAS.**

Pero los que siempre han estado en mí día a día dándome su cariño, su amor, su comprensión, sus energías, ..., es sin duda mi **FAMILIA. GRACIAS.**

Mi madre ha sido en estos años, y lo sigue siendo, mi sustento para toda la vorágine de emociones que ha sido esta Tesis. Me ha aguantado mis bajones y la que no ha permitido que lo dejase. Mamá no hay palabras para agradecerte todo este apoyo. Solo puedo decir **GRACIAS.**

Aunque físicamente no estés presente lo estás siempre en mi corazón. Este trabajo también se lo dedico a la memoria de mi padre. En aquellos momentos en que necesitaba coger fuerza recordaba las palabras que me decía: "*Aspira a lo mejor, no te quedes con un segundo puesto cuando tú puedes conseguir lo más alto*". Y sé que en los trayectos de ida y vuelta a la Universidad te sentía aún más. Tú trabajo ha permitido, junto al de mamá, que sea quien soy ahora. **GRACIAS.**

No puedo dejar de mencionar a mi abuela María, que nos dejó durante el proceso de escritura de esta Tesis. Ella ha forjado parte de mi personalidad. **GRACIAS.**

Mi hermano Andrés y mi cuñada Estela me motivaron, me dieron ánimos cuando lo necesitaban y me han dado a mis sobrinos, Andrés y Ángel, que han terminado de insuflar aire fresco para poder finalizarla. Además, han sido parte de unas de las jornadas de trabajo de esta Tesis. Sois de las pocas personas a las que he podido enseñarles la verdadera Doñana.

No me puedo olvidar ni dejar de mencionar a todos mis tíos y mis primos, pues se han interesado por el trabajo que he realizado. Gracias a mis tíos Joaquín, Manolo, Basilio y Pepe; a mis tías Loli, Reyes, Flori y Antonia; a mis primos M^a Reyes (incluso me ayudaste durante una jornada de trabajo), Joaquín, Fran, Manuel, Inma, Asun, M^a Carmen, M^a José. **GRACIAS**

Esta tesis no ha sido el trabajo de una única persona, sino que se ha elaborado con pequeñas contribuciones y aportaciones desde muchos ámbitos. De todo corazón. **GRACIAS.**

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis ha sido posible gracias a la concesión por parte del el Ministerio de Educación, Cultura y Deporte de una beca FPU en el año 2008 (referencia AP2008-02542) y a la financiación por parte del Organismo Autónomo de Parques Nacionales (OAPN 042/2007) del Ministerio de Medio Ambiente de España.

Agradecemos la ayuda brindada por el Centro Internacional de Estudios y Convenciones Ecológicas y Medioambientales (CIECEM) por la cesión de sus instalaciones durante el desarrollo de nuestra investigación.

Este trabajo forma parte del Campus de Excelencia Internacional del Mar (CEIMAR) y del Campus de Excelencia Internacional de Medio Ambiente, Biodiversidad y Cambio Global (CEICAMBIO).

A mi Madre, A mi Padre

Que tal te va, que tal te fue

Que tal te ha ido.....

Yo sigo con lo de investigar

RESUMEN

ABSTRACT

RESUMEN

La biodiversidad no sólo se compone de una variedad de ecosistemas, especies y genes, sino que constituye nuestro capital natural, al prestar servicios ecosistémicos en provecho de nuestra economía. Su pérdida y deterioro ponen en peligro estos servicios al desaparecer especies, hábitats, su riqueza y el empleo que obtenemos de ellos, amenazando nuestro bienestar, convirtiéndose en una de las grandes amenazas medioambientales.

Las especies exóticas invasoras plantean una clara amenaza a la biodiversidad que puede intensificarse en el futuro, a menos que se tomen medidas enérgicas a todos los niveles para controlar su introducción y establecimiento y abordar el problema que presentan las ya existentes.

La presente tesis doctoral se enmarca dentro de uno de los proyectos de investigación concedido por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (ref. OAPN 042/2007) que ha pretendido definir las vías y mecanismos de entrada y la detección precoz de la especie invasora *Spartina densiflora* (Brongn.) en espacios naturales y en zonas restauradas del Parque Nacional de Doñana y su entorno, así como valorar los efectos de su presencia y testar distintas técnicas para su control y erradicación.

En el primer capítulo y a modo de introducción, se hace una breve revisión de la definición de especie exótica invasora y de los posibles mecanismos de entrada de estas especies, así como de los convenios y la legislación que han ido surgiendo en los estamentos internacionales y su transcripción a la normativa nacional, hasta la redacción final del Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. Así mismo, se describe cómo *S. densiflora* ha llegado a colonizar las marismas del Golfo de Cádiz desde su origen sudamericano y su situación regional actual, lo que permite plantear los objetivos principales de esta Tesis.

El capítulo 2 se ha centrado en caracterizar ambientalmente las poblaciones de *Spartina densiflora* en distintas localizaciones dentro de los límites del Parque Nacional de Doñana para delimitar su hábitat potencial. Esta especie ha mostrado una gran plasticidad, similar a lo reflejado en otras marismas cercanas que ha invadido. En relación con los factores ambientales estudiados, algunos podrían haber estado limitando la invasión de *Spartina* hacia el interior del Parque Nacional (pH más básicos y potenciales redox más negativos asociados a periodos prolongados de inundación durante la estación húmeda y a bajas cotas topográficas, mayor compactación y dureza del suelo

durante el largo periodo de estío). Aunque esto pudiera verse alterado tras la permeabilización de la Montaña del Río por medio de la Actuación N°8 del Proyecto Doñana 2005.

En el capítulo 3 se valora el alcance ecológico de la invasión de *Spartina densiflora*, estimando su biomasa (B), la producción primaria aérea neta (NAPP), el cociente de ambas (NAPP/B) y el tiempo que permanecen estantes hojas y tallos muertos en sus rodales de vegetación, comparando estos valores con los de las especies autóctonas que pueden verse afectadas en las marismas del Parque Nacional de Doñana, como son *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) C. Koch, *Juncus subulatus* Forssk., *Scirpus litoralis* Schrad. [= *Schoenoplectus litoralis* (Schrad.) Palla], *Scirpus maritimus* [= *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla]. *S. densiflora* ha alcanzado no solo valores más altos de biomasa área y producción primaria respecto al resto de especies estudiadas, especialmente en localizaciones con ausencia de la influencia mareal, sino que posee tiempos de renovación mayores, esto último en consonancia con los largos periodos registrados de permanencia de sus hojas y tallos estantes muertos. Así mismo, se ha evaluado su capacidad de regeneración tras fuego y *S. densiflora* es capaz de recuperar en tres años sus valores de biomasa y producción.

En el capítulo 4, se han estudiado experimentalmente los procesos de lixiviado de hojas, en laboratorio, y los procesos de descomposición de la biomasa, *in situ*, de *S. densiflora* y de las especies autóctonas seleccionadas (*A. macrostachyum*, *J. subulatus*, *S. litoralis*, *S. maritimus*). La especie invasora no ha mostrado un comportamiento diferencial que permita confirmar que retiene más nutrientes que las especies autóctonas analizadas en relación al lixiviado, aunque la pérdida de biomasa de *S. densiflora* tanto en medio con y sin azida fue relativamente baja. En relación con la descomposición, *S. densiflora* no es la especie que más tarda en descomponerse, sino una de las especies autóctonas, *J. subulatus*. *S. litoralis* fue la que presentó una mayor tasa de descomposición.

Por último, en el capítulo 5, se determinó el potencial para la dispersión a larga distancia de semillas de *Spartina densiflora* por dos de las anátidas más abundantes en nuestros humedales (ánades reales, *Anas platyrhynchos*, y gansos comunes, *Anser anser*), y se comparó con el potencial de dispersión de semillas de otras especies autóctonas (*Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera*) y exóticas (*Ludwigia grandiflora*). Se recuperaron semillas intactas de las heces hasta 4 días después de la ingestión. La proporción de semillas recuperadas intactas varió significativamente entre las especies de plantas, pero no de entre las aves. El porcentaje de semillas recuperadas de *S. densiflora* fue el menor (3%), aunque el tracto digestivo de las anátidas redujo su tiempo de germinación. Sin embargo, éste aumentó con el tiempo de retención, que fue mayor en patos. Ninguna semilla de *S.*

densiflora germinó transcurridas más de ocho horas desde el inicio de la ingesta forzosa de semillas a gansos y patos.

Al final de la tesis aparecen las conclusiones generales extraídas del conjunto de los capítulos.

ABSTRACT

The biodiversity does not only mean a variety of ecosystems, species and genes, but also the natural capital from the ecosystem to our economy. The biodiversity loss and decline is one of the major environmental risks and threaten ecological processes, habitats, species richness, and consequently, the employment associated with ecosystems, our economical capacity as well as our own welfare state.

Currently, invasive alien species are a serious threat to the biodiversity and unless some measures to control their introduction and establishment are firmly adopted at every level the problem will become very complicated in the future, or even, insurmountable.

The current thesis is framed within the project 'Ecological implications of the presence of the invasive alien cordgrass *Spartina densiflora* (Brongn.) in the Doñana National Park and its surroundings. Prevention, control and eradication' of the Organismo Autónomo de Parques Nacionales (ref. OAPN 042/2007) that aims to define the mechanics of introduction and the early detection of this exotic species throughout this highly protected natural area, to evaluate the ecological effects of its presence and to study several techniques focused on its control and eradication.

In the first chapter and as an introduction to the project, a brief review of the alien species definition and their mechanics of introduction are done. Special attention is paid to the recent International Conventions and legislation in terms of invasive species and how they were progressively adopted in Spain until the publication of the *Spanish Catalog of Invasive Alien Species*. In the same way, it is described the colonization process of *S. densiflora* in the coastal marshes of the Golfo de Cádiz coming from South America and its current regional distribution. Both crucial aspects will be considered for the establishment of the main objectives of this thesis.

Chapter 2 is focused on the environmental characterization of the *S. densiflora* populations in several locations within Doñana National Park in order to delimit its potential habitat. This species presents a high plasticity, similar to what has been described in other coastal marshes close to our study site. In relation to this, some of the studied environmental factors could have restricted the colonization of *S. densiflora* towards the core of the National Park depending on the season. On one

hand, basic pH levels and more negative redox potential associated with longer flooding periods and lower elevational limits may play an important role during the wet season. On the other hand, higher compaction and soil hardness, as a consequence of dry conditions, become more significant in summer. However, this situation could be altered after the Action n°8 from the Doñana 2005 Project which aims the partial removal of the embankment Montaña del Río.

Chapter 3 addresses the assessment of the ecological extent to which the *S. densiflora* invasion takes place by quantifying the total biomass (B), the net aboveground primary productivity (NAPP), the ratio NAPP/B and the retention time of dead leaves and tillers in vegetation stands, making comparisons between these values and those for native species from Doñana National Park as *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) C. Koch, *Juncus subulatus* Forssk., *Scirpus litoralis* Schrad. [= *Schoenoplectus litoralis* (Schrad.) Palla], *Scirpus maritimus* [= *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla]. In summary, *S. densiflora* has not only reached higher biomass and primary productivity values in comparison with these other species (especially in places without tidal influence), but also higher renovation rates, which means longer remaining time of its dead leaves and tillers. Moreover, this chapter deals with the regeneration capacity of *S. densiflora* after fire, obtaining as a result that this species is able to recover its values of biomass and productivity in three years.

In Chapter 4, the leaves leaching rate and the biomass decomposition rate have been experimentally studied in the laboratory and in the field, respectively, for *S. densiflora* and the four native species considered (*A. macrostachyum*, *J. subulatus*, *S. litoralis* and *S. maritimus*). According to the results, although the alien species has not showed relevant differences in terms of nutrients retention during the leaching in comparison with the native species, its biomass loss rate was relatively lower with different treatments (with and without azide). Regarding to the decomposition rates, *S. densiflora* is not the one that takes the longest time, which is the native species *J. subulatus*. By contrast, *S. litoralis* was the one with the highest decomposition rate.

Finally, Chapter 5 is focused on the experimental determination of the potential for long-distance dispersal of the alien species *S. densiflora* by two abundant waterfowl: mallards (*Anas platyrhynchos*) and greylag geese (*Anser anser*), in comparison with the long-distance dispersal of the native species *A. macrostachyum* and *Suaeda vera* and another exotic species, *Ludwigia grandiflora*. Intact seeds were retrieved from faeces for up to 4 days after ingestion and the proportion of seeds retrieved intact varied significantly between plant, but not bird, species. The retrieval proportion was the lowest for *S. densiflora* (<3%), although its germination time was reduced by gut passage in waterfowl and

increased with retention time. No *S. densiflora* seeds germinated after retention for over 8 hours in geese and mallards.

At the end of this thesis, general conclusions of the whole study are exposed.

CAPITULO 1

Introducción general

1.1. CONTEXTO HISTÓRICO Y NORMATIVA

La pérdida de biodiversidad es un grave problema ambiental de índole global. Una de sus principales causas son las invasiones biológicas producidas por especies exóticas, un hecho reconocido por los científicos y los gobiernos. Los impactos de las especies exóticas invasoras son inmensos, insidiosos y generalmente irreversibles en la mayoría de los casos, y pueden ser tan perjudiciales para las especies nativas y los ecosistemas como la pérdida y la degradación de los hábitats (IUCN, 2000).

El Convenio sobre Diversidad Biológica (CBD, 2002) y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2000) distinguen entre especie nativa, especie exótica y especie exótica invasora (EEI).

Según la IUCN (2000), una especie, subespecie o taxón inferior, es nativo cuando está presente dentro de su área natural y de dispersión potencial, (p. ej. dentro del área que ocupa de manera natural o puede ocupar sin la directa o indirecta introducción o cuidado humano).

Para la IUCN (2000) y el CBD (2002) son exóticas aquellas especies, subespecies o taxones infraespecíficos introducidos fuera de su zona de distribución natural (en el pasado o en el presente) y de dispersión potencial, es decir, fuera de su área de distribución natural o que no puedan ocupar un lugar sin la introducción directa o indirecta, o sin el cuidado de los seres humanos. Incluye partes, gametos, semillas, huevos o propágulos de tales especies que pudieran sobrevivir y subsecuentemente reproducirse.

Finalmente, según la IUCN (2000) y el CBD (2002), una especie exótica es invasora cuando se establece en un ecosistema o hábitat natural o seminatural y supone un cambio y una amenaza para la diversidad biológica nativa, causando serios daños a la economía y la salud. Sin embargo, para el CBD (2002), el término se refiere exclusivamente a aquellas especies cuya introducción (sea voluntaria o accidental) está siempre mediada por la acción humana y bajo ningún concepto se refiere a las invasiones biológicas que ocurren de forma natural (autoexpansión de una especie).

Durante milenios, los océanos, montañas, ríos y desiertos han sido las barreras naturales que han aislado esencialmente a las especies y los ecosistemas. Sin embargo, en unos pocos cientos de años, estas barreras han sido dejadas sin efectos debido a otras fuerzas globales que han permitido a las

especies exóticas viajar grandes distancias, asentándose en nuevos hábitats y convertirse en EEI. La terminación involuntaria de millones de años de aislamiento biológico ha generado grandes problemas que afectan a los países, independientemente de su desarrollo o nivel económico (IUCN, 2000).

Según Hulme *et al.* (2008), las especies exóticas pueden llegar y entrar en una nueva región a través de tres mecanismos principales: (1) la importación de mercancías, (2) la llegada de un vector de transporte y / o (3) la propagación natural a una región vecina. Estos tres mecanismos a su vez dan lugar a seis vías de entradas: liberación, escape, contaminante, polizón, corredor y sin ayuda. Cinco de estos mecanismos se asocian con la actividad humana, ya sea como productos básicos (su liberación o su escape), los contaminantes de los productos básicos, polizones en los medios de transporte y como oportunistas que explotan corredores resultantes de las infraestructuras de transporte. La sexta categoría destaca aquellas especies exóticas que pueden llegar sin ayuda a una región como resultado de la propagación natural (en lugar de transporte humano), pero después de una introducción humana primaria en una región vecina. En la Figura 1.1 se describe cada vía y se detallan algunos ejemplos, así como posibles diferentes enfoques regulatorios.

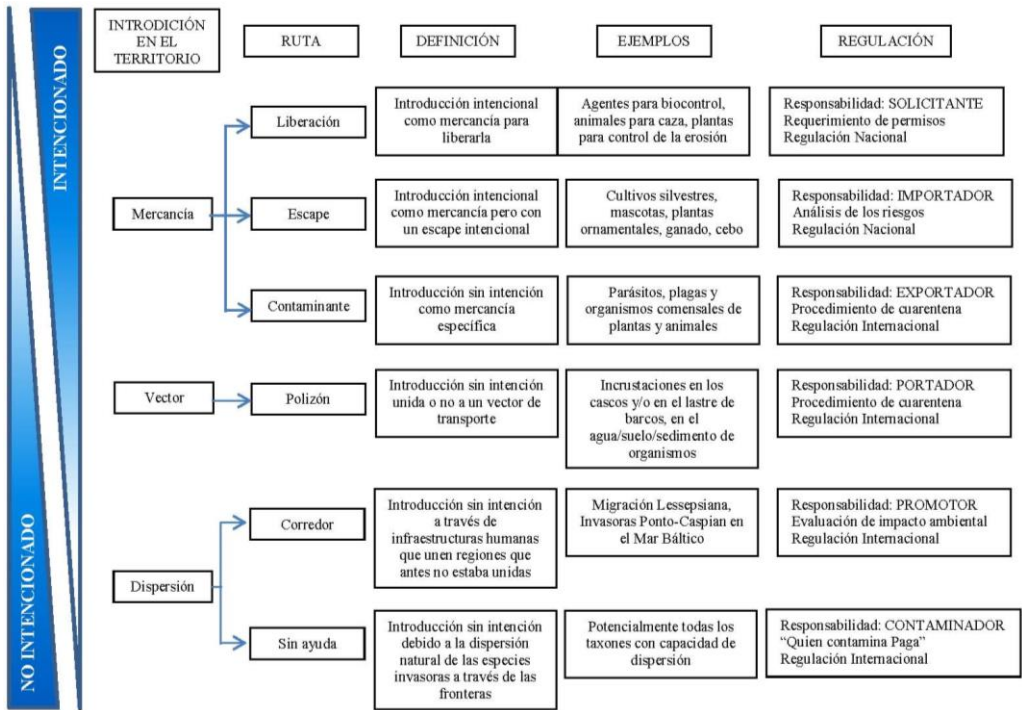


Figura 1.1 Categorías de las vías de introducción de las especies exóticas en una nueva región (Hulme *et al.* 2008).

El reto es identificar qué caminos y qué especies presentan los mayores riesgos y desarrollar respuestas eficaces y oportunas. Hay muchas incertidumbres en este campo, pero sabemos que la probabilidad de las invasiones se determina por tres causas principales como son la capacidad de invasión de la propia especie, la invasión del hábitat y la posibilidad de introducción (Shine *et al.* 2010).

La capacidad de la invasión de las especies depende en gran medida de las propiedades de los organismos (especies o rasgos genotípicos), los flujos de los recursos (comercio, transporte y viajes) y las medidas para detectar e interceptar las especies introducidas. En cambio, la invasión de los hábitats, está en relación con las condiciones climáticas y ambientales en el sistema de acogida y con el grado de perturbación y de fragmentación del hábitat. Por último, como ya se ha comentado, la facilidad o posibilidad a la hora de introducirse en un nuevo hábitat está vinculada con factores que inciden en la vulnerabilidad, como la apertura de la economía hacia nuevas rutas comerciales, la eficacia de sus regímenes regulatorios y la importancia de la agricultura, la silvicultura y el turismo.

Las repercusiones medioambientales son enormes. Para la IUCN (2000), el coste ecológico es la pérdida irrecuperable de especies nativas y de los ecosistemas. Las especies exóticas invasoras se encuentran en todos los grupos taxonómicos, que incluyen virus, hongos, algas, musgos, helechos, plantas superiores, invertebrados, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Éstas han invadido y afectado la biota nativa de casi todos los tipos de ecosistemas de la Tierra. A nivel mundial, las EEI se han identificado como un factor clave en el 54% de todas las extinciones de especies conocidas documentadas en la base de datos de la Lista Roja de la UICN y el único factor en el 20% de las extinciones. Son la segunda presión más importante en las aves, lo que afecta a más de la mitad de las especies clasificadas como en peligro crítico, la tercera amenaza más grave para los mamíferos y la cuarta para los anfibios (Shine *et al.* 2010).

Las fronteras de la Unión Europea (UE) ya han sido penetradas por más de 11.000 especies exóticas, de las que al menos el 15% son invasoras y perjudiciales para la biodiversidad (UE, 2011/2307(INI)). Se ha calculado que los costes causados por los daños y la lucha contra estas especies asciende a unos 12 mil millones de euros al año en Europa (Kettunen *et al.* 2008). Se trata de estimaciones prudentes, basadas sólo en las pruebas de costes disponibles. Los costes reales son, probablemente, mucho más elevados (Wendy y Silva, 2008).

En 2010, se reforzó la lucha contra las invasiones biológicas y la pérdida de diversidad. Así, los países firmantes del CBD aprobaron en Nagoya (Japón) el Plan Estratégico de la Diversidad Biológica 2011-2020, con el propósito de inspirar acciones a gran escala por todos los países y las partes interesadas en apoyar la diversidad biológica. Esto motivó por parte de la Asamblea General de Naciones Unidas a declarar en 2011 el Decenio de las Naciones Unidas para la Diversidad Biológica (2011-2020). El Plan Estratégico se compone de una misión, objetivos estratégicos y 20 metas conocidas como las Metas de Aichi.

En relación con las EEI, dentro del objetivo “*Reducir las presiones directas sobre la diversidad biológica y promover la utilización sostenible*”, la meta 9 establece que para el año 2020, se habrán identificado y priorizado las especies exóticas invasoras y sus vías de introducción, controlando o erradicando las especies prioritarias, y determinando medidas para gestionar las vías de introducción a fin de evitar su establecimiento (CBD, 2010).

Del mismo modo, la UE pone en 2011 en marcha la Estrategia Europea sobre biodiversidad recogiendo lo establecido por la CBD, además de llegar a la conclusión de que la actual política de biodiversidad de la UE no estaba alcanzando sus metas. Plantea seis nuevos objetivos. Respecto a las EEI, destaca la necesidad de implantar controles más estrictos de las especies exóticas invasoras (UE, COM/2011/0244 final).

El Parlamento Europeo reconoce que la prevención de la introducción de EEI, entre los Estados como dentro de los mismos, es generalmente mucho más rentable y preferible para el medio ambiente que las medidas de lucha que puedan tomarse una vez que aquellas se hayan introducido e implantado. La prevención en la UE se apoya en el enfoque jerárquico aprobado en el CBD en 2002 (UE, Comisión Europea, 2011). Los Principios de Orientación del CBD (Wendy y Silva, 2008) establecen un enfoque jerárquico en tres etapas como base de cualquier acción relativa a las EEI: prevención, detección y medidas de contención. Si una EEI se ha introducido, es crucial detectarla enseguida y tomar medidas rápidamente para evitar su implantación y propagación. La mejor medida consiste a menudo en erradicar los organismos lo antes posible. Finalmente, si la erradicación no es posible o no hay recursos disponibles para este fin, deben aplicarse medidas de contención y de lucha a largo plazo.

El CBD incita al fomento de la sensibilización, promover la educación y generar información sobre las especies exóticas invasoras para que sea difundida la problemática al conjunto entero de la sociedad. Estas recomendaciones fueron propuestas por el Órgano subsidiario de asesoramiento científico, técnico y tecnológico en su 15º Reunión (CBD, 2011) y fueron recogidas en las decisiones finales de la 11º Reunión de la Conferencia de las partes de 2012 celebrada en la India (CBD, 2012).

En octubre de 2014, el Parlamento Europeo ha aprobado el Reglamento sobre la prevención y la gestión de la introducción y propagación de especies exóticas invasoras (UE, R.1143/2014). Este reglamento pretende abordar lo relativo a las EEI, estableciendo un marco de acción para prevenir, minimizar y mitigar los efectos adversos de las especies exóticas invasoras sobre la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas. Asimismo, busca reducir el daño social y económico, para coordinar el esfuerzo de los Estados miembros. Para ello establece sanciones para los que introduzcan EEI bajo el supuesto de “*quien contamina paga*”, la creación de una lista europea de EEI y la creación de un Foro científico para que aporte opiniones y consideraciones. A su vez, plantea la necesidad de aplicar un Plan de acción posterior a la creación de la lista como máximo 3 años después de su elaboración, para así obtener una amplia información sobre la distribución e introducción de estas especies y llevar a cabo las acciones prioritarias

Recientemente, en febrero de 2016 la Comisión Europea ha elaborado un Reglamento (UE, R. 2016/145) por el que se adopta el formato del documento que ha de servir de prueba para expedir permisos para llevar a cabo ciertas actividades sobre las especies exóticas invasoras. Estos permisos están relacionados con las actividades de investigación o de conservación ex situ de especies exóticas invasoras, así como para la producción con fines científicos y el uso medicinal de estas especies, o en casos excepcionales y por motivos imperiosos de interés público, según queda establecido en los artículos 8 y 9 del Reglamento sobre la prevención y la gestión de la introducción y propagación de especies exóticas invasoras (UE, R.1143/2014).

Respecto a la legislación española, la Ley 42/2007, de 13 de diciembre del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad (Ley 42/2007), estableció que las administraciones públicas competentes prohibirán la introducción de especies, subespecies o razas geográficas alóctonas, cuando éstas sean susceptibles de competir con las especies silvestres autóctonas, alterar su pureza genética o los equilibrios ecológicos (artículo 52.2). Por ello se creó el Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras, en el que se han de incluir todas aquellas especies y subespecies exóticas invasoras que

constituyan, de hecho, o puedan llegar a constituir una amenaza grave para las especies autóctonas, los hábitats o los ecosistemas, la agronomía, o para los recursos económicos asociados al uso del patrimonio natural (artículo 61.1). Este Catálogo se incorporó en la normativa mediante el R. D. 1628/2011, de 14 de noviembre, por el que se regula el listado y catálogo español de especies exóticas invasoras. Su aplicación, planteó diversas dificultades, lo que motivó la modificación y la promulgación de un nuevo reglamento a través del R. D. 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras, quedando incluida *Spartina densiflora* en su Anexo (SPADEN/EEI/FL050).

En el año 2016, la sentencia del Tribunal Supremo 637/2016, de 16 de marzo (Tribunal Supremo, STS 637/2016), anuló parcialmente el Real Decreto 630/2013. Para adecuarlo a la sentencia del Tribunal Supremo y a la reforma de la legislación vigente en materia de especies exóticas invasoras llevada a cabo por la Ley 33/2015, de 22 de septiembre, por la que modifica la Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad, se abrió un periodo de información pública de la propuesta de este Decreto, finalizado a fecha 20 de agosto de 2016, con objeto de que entrara en vigor el nuevo Decreto con fecha 1 de enero de 2017 (no promulgado a día de hoy), haciendo especial hincapié en lo referente al comercio de algunas especies. En relación con *Spartina densiflora*, sigue estando incluida en el listado de especies invasoras.

1.2. SPARTINA DENSIFLORA

En nuestro estudio, se ha analizado la distribución de la gramínea exótica invasora *Spartina densiflora* (Brongn.) en el Parque Nacional de Doñana y algunos aspectos de su afección sobre la estructura y función de los ecosistemas que ocupa en este espacio natural. *Spartina densiflora* (Figura 1.2) es una gramínea (Familia Poaceae) originaria de Sudamérica que ha invadido las marismas del SW peninsular, entre ellas las del estuario del Guadalquivir. Se trata de una especie muy agresiva y generalista, que tolera un amplio rango de diversos factores ambientales, como salinidad, horas de inundación, potencial redox del sustrato, etc. (Castellanos *et al.* 2008). Estas características le otorgan un alto potencial invasivo, al igual que ocurre a otras especies de su género (*Spartina anglica*, *Spartina alterniflora*), con las que puede coexistir e hibridar, por lo que puede ser un vector de cambio en las comunidades donde se asienta (Bortolus, 2006).



Figura 1.2 Rodal de *Spartina densiflora* (Lucio del Cangrejo).

No es hasta finales del s. XX cuando aparecen citas y registros de esta especie en Europa y Norteamérica (Bortolus, 2006). En el Golfo de Cádiz se extiende con mayor profusión en Marismas del Odiel (Huelva), ocupando un ancho rango de hábitats, desde formaciones con sustrato arenoso o la marisma alta hasta los fangos intermareales (Castillo *et al.* 2000). Su expansión desde la desembocadura del Guadalquivir ha situado a esta especie ampliamente distribuida por ambos márgenes del estuario, principalmente en bordes de canales y caños, asociada a la incidencia mareal. En la orilla derecha, preocupa su presencia de manera importante en algunas zonas del entorno del Parque Nacional de Doñana, e incluso dentro del propio Parque, donde sin embargo, por considerarse naturalizada, no se encuentra entre las especies prioritarias sobre las que realizar tareas encaminadas a su control y erradicación.

Con su elevado dosel vegetal, sus densas macollas y su abundante producción de semillas, representa un extraordinario competidor para otras especies de estos ecosistemas, donde acaba constituyendo formaciones monoespecíficas, los llamados *mares de Spartina* (Figuroa y Castellanos 1988; Castellanos *et al.* 2010a), que simplifican el ecosistema, disminuyendo la riqueza específica y la diversidad (Figuroa *et al.* 2003, Luque *et al.* 2006). En los espacios que ocupa altera el ensamblaje de las especies nativas, probablemente con implicaciones ecológicas importantes (Castellanos *et al.* 2010a). *Spartina densiflora*, a diferencia de otras especies autóctonas de las marismas de Doñana con las que cohabita, como *Juncus subulatus* Forssk., *Scirpus litoralis* Schrad. [= *Schoenoplectus litoralis* (Schrad.) Palla] y *Scirpus maritimus* [= *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla], es una planta perenne, con estructuras aéreas más longevas que las de estas otras especies. Ello, unido

a la escasa información existente sobre los procesos de lixiviado y descomposición de su biomasa nos impide valorar actualmente el papel que la presencia de esta especie pueda estar desempeñando en el ciclo nutrientes de los hábitats que invade.

La gestión del Parque Nacional, en su intento de mejorar, recuperar y conservar este espacio protegido, ha permeabilizado a través de la Actuación N°8 del Proyecto Doñana 2005 (Saura *et al.* 2001) la denominada “Montaña del Río”, un muro perimetral construido durante los años 80 en el borde de las marismas con el Brazo de la Torre y el río Guadalquivir, ampliado posteriormente tras el desastre de Aznalcóllar. Hasta 2015, tenía la función de controlar el régimen hidrológico del Parque Nacional, mediante la instalación y regulación de compuertas en la intersección de este muro con los canales mareales. Sin embargo, mediante la ejecución de la Actuación n° 8 del Proyecto, se ha restablecido la permeabilidad original entre la marisma con el río Guadalquivir y el Brazo de la Torre. Este hecho podría provocar que *Spartina* invada lugares a los que aún, bajo la influencia de este muro, no ha podido llegar (Castellanos *et al.* 2010b). Por ello, resulta prioritario conocer las posibles vías de dispersión de esta especie. En estudios previos se ha confirmado tanto su capacidad de flotación (Bortolus *et al.* 2004) como la de otras especies de su mismo género (*S. alterniflora* y *S. patens*: Eley-Quirk *et al.* 2009; *S. anglica*: Huiskes *et al.* 1995) y su posible propagación por el agua, lo que podría multiplicar el riesgo de introducción hacia zonas interiores al parque con las actuaciones comentadas anteriormente. Sin embargo, no se ha tenido en cuenta hasta la fecha el papel que pueden desarrollar las aves acuáticas migratorias. Doñana es zona de paso de las rutas migratorias entre Europa y África y es conocido que las aves acuáticas ingieren semillas que flotan en el agua, transportándolas y dispersándolas desde su lugar de origen (endozoocoria).

1.3. OBJETIVOS

Esta Tesis Doctoral forma parte de un proyecto concedido por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (ref. OAPN 042/2007) que se ha desarrollado en el periodo comprendido entre los años 2007 y 2012. Este proyecto pretende definir las vías y mecanismos de entrada y la detección precoz de la especie invasora *Spartina densiflora* en espacios naturales y en zonas restauradas del Parque Nacional de Doñana y su entorno, así como valorar los efectos de su presencia y testar distintas técnicas para su control y erradicación, que sean herramientas útiles de gestión en la política de Conservación del Parque Nacional y del Parque Natural.

Este proyecto planteó dos hipótesis de partida. La primera hipótesis proponía que la presencia de *S. densiflora* en las inmediaciones del Parque Nacional de Doñana puede suponer un peligro potencial para la conservación de su marisma y de su diversidad ante los proyectos de restauración que se han venido desarrollando en este espacio protegido en la margen derecha del Guadalquivir (Proyecto Doñana 2005).

La segunda hipótesis exponía que la invasión masiva de *S. densiflora* conlleva importantes alteraciones en marismas mareales, pudiendo llegar a modificar cualitativa y cuantitativamente la estructura de las marismas que invade, incidiendo directa e indirectamente sobre una parte importante de los procesos que en ella ocurren.

Para poder dar algunas respuestas a las hipótesis de partida, esta Tesis Doctoral se ha centrado en los siguientes objetivos, incluidos entre los que se marcaron para el proyecto:

- (1) Caracterizar ambientalmente las poblaciones de *Spartina densiflora* para delimitar sus hábitats potenciales (capítulo 2).
- (2) Valorar el alcance ecológico de su expansión sobre la comunidad vegetal, estimando su biomasa (B), la producción primaria aérea neta (NAPP) y el cociente de ambas (NAPP/B) en las poblaciones seleccionadas, comparando estos valores con los de las especies autóctonas en las marismas del Parque Nacional de Doñana. Determinar, así mismo, la longevidad y el tiempo de permanencia de hojas y tallos aéreos estantes de la especie invasora (capítulo 3).
- (3) Determinar posibles implicaciones tróficas sobre los ecosistemas invadidos, cuantificando experimentalmente los procesos de lixiviado en laboratorio y los procesos de descomposición de su biomasa *in situ* (capítulo 4).
- (4) Considerar el papel de las aves acuáticas en la dispersión de semillas de *Spartina densiflora*, determinando experimentalmente el potencial para su dispersión a larga distancia por dos de las anátidas más abundantes en nuestros humedales (ánades reales *Anas platyrhynchos*, y gansos comunes, *Anser anser*), y compararlo con el potencial de dispersión de otras especies autóctonas y exóticas (capítulo 5).

1.4. **BIBLIOGRAFÍA**

Bortolus, A.; Lateralra, P.; Iribarne, O. (2004). Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora* Brong. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **5**, 97–107

Bortolus, A. (2006). The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* **33**, 158–168.

Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Mateos-Naranjo, E.; Redondo-Gomez, S.; Luque, T.; Figueroa, M.E.; Álvarez, L.A. (2008). Ecological implications of the invasion of the alien cordgrass *Spartina densiflora* in the tidal marshes of the Gulf of Cádiz. *Neobiota* **7**, 191-199.

Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Mateos Naranjo, E.; Redondo, S; Castillo, J.M.: Figueroa, M.E.; Green, A.J. (2010a). Implicaciones ecológicas de la presencia de flora exótica invasora en ecosistemas de marismas. Estudio de un caso: *Spartina densiflora*. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. pp. 124-131.

Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Castillo, J.M.; Figueroa, M.E.: Green, A.J. (2010b). La restauración ecológica como vía de entrada de especies exóticas Invasoras: *Spartina densiflora* en el Parque Nacional de Doñana y su Entorno. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. pp. 384-389.

Castillo, J.M.; Fernández-Baco, L.: Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. (2000). Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh determined by different ecophysiological tolerances. *Journal of Ecology* **88**, 801–812.

Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD) (2002). Examen y consideración de las opciones de aplicación del artículo 8 h) sobre especies exóticas que amenazan a los ecosistemas, hábitats o especies. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-06/official/cop-06-18-es.doc>.

Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD) (2010). Decisión adoptada por la conferencia de las partes en el convenio sobre la diversidad biológica en su 10ª reunión. *X/2 Plan Estratégico para la Diversidad Biológica 2011-2020 (Metas de Aichi para la Diversidad Biológica)*. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-10/cop-10-dec-02-es.pdf>.

Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD) (2011). Recomendación adoptada por el órgano subsidiario de asesoramiento científico, técnico y tecnológico en su 15ª reunión. *XV/4 Especies exóticas invasoras*. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/recommendations/sbstta-15/sbstta-15-rec-04-es.pdf>

Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD) (2012). Decisión adoptada por la conferencia de las partes en el convenio sobre la diversidad biológica en su 11ª reunión. *XI/28 Especies exóticas invasoras*. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-11/cop-11-dec-28-es.pdf>.

Elsley-Quirk, T; Middleton, B. A.; Proffitt, C. E. (2009). Seed flotation and germination of salt marsh plants: The effects of stratification, salinity, and/or inundation regime. *Aquatic Botany* **91**, 40-46.

España. Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad. [Internet] Boletín Oficial del Estado, 14 de diciembre de 2007, núm.299, pp. 51275-51327. Texto Consolidado. Última modificación: 27 de diciembre de 2013 [consultado 15-marzo-2017]. Disponible en:

<http://www.lamoncloa.gob.es/espana/eh15/economia/Documents/ley%2042.07.pdf>

Cita en texto: (Ley 42/2007)

España. Real Decreto 1628/2011, de 14 de noviembre, por el que se regula el listado y catálogo español de especies exóticas invasoras. [Internet] Boletín Oficial del Estado, 12 de diciembre de 2011, núm.298, pp. 132711-132735 [consultado 15-marzo-2017]. Disponible en:

<https://www.boe.es/boe/dias/2011/12/12/pdfs/BOE-A-2011-19398.pdf>

Cita en texto: (R. D. 1628/2011)

España. Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras. [Internet] Boletín Oficial del Estado, 3 de agosto de 2013, núm.185, pp. 56764-56786. Texto Consolidado. Última modificación: 17 de junio de 2016 [consultado 15-marzo-2017]. Disponible en: <https://www.boe.es/buscar/pdf/2013/BOE-A-2013-8565-consolidado.pdf>

Cita en texto: (R. D. 630/2013)

España. Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras. Flora. *Spartina densiflora*. Última modificación: septiembre de 2013. Disponible en:

http://www.mapama.gob.es/es/biodiversidad/temas/conservacion-de-especies/spartina_densiflora_2013_tcm7-307048.pdf

Cita en texto: (SPADEN/EEI/FL050)

España. Ley 33/2015, de 21 de septiembre, por la que se modifica la Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad. [Internet] Boletín Oficial del Estado, 14 de diciembre de 2007, núm.299, pp. 51275-51327. Texto Consolidado. Última modificación: 27 de diciembre de 2013 [consultado 15-marzo-2017]. Disponible en:

<https://www.boe.es/boe/dias/2015/09/22/pdfs/BOE-A-2015-10142.pdf>

Cita en texto: (Ley 33/2015)

España. Tribunal Supremo. Sentencia núm. 637/2016 de 16 marzo. [Internet] Boletín Oficial del Estado, 17 de junio de 2016, núm.146, pp. 41762-41763. Disponible en:

<https://www.boe.es/boe/dias/2016/06/17/pdfs/BOE-A-2016-5901.pdf> Cita en texto: (Tribunal Supremo, STS 637/2016)

Figueroa, M.E.; Castellanos, E.M. (1988). Vertical structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in mediterranean marshes. En: *Plant form and vegetation structure*. M.J.A. Werger; P.J.M. van der Aart & H.J. During; J.T.A. Verhoeven. (Eds.). SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. pp. 105-108.

Figueroa, M.E.; Castillo, J.M.; Redondo, S.; Luque, T.; Castellanos, E.M.; Nieva, F.J.; Luque, C.J.; Rubio-Casal, A.E; Davy, A.J. (2003). Facilitated invasion by hybridization of *Sarcocornia* species in a salt-marsh succession. *Journal of Ecology* **91**, 616–626.

Huiskes, A.H.L.; Koutstaal, B.P.; Herman, P.M.J.; Beeftink, W.G.; Markusse, M.M.; De Munck, W. (1995). Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. *Journal of Ecology* **83**, 559-567.

Hulme, P.; Bacher, S.; Kenis, M.; Klotz, S.; Kühn, I.; Minchin, D.; Nentwig, W.; Olenin, S.; Panov, V.; Pergl, J.; Pyšek, P.; Roques, A.; Sol, D.; Solarz, W.; Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* **45**, 403-414.

IUCN (2000). IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. SSC Invasive Species Specialist Group IUCN. *The 51st Meeting of the IUCN Council*. Gland, Switzerland. 21 pp. Disponible en: http://www.issg.org/pdf/guidelines_iucn.pdf.

Kettunen, M.; Genovesi, P.; Gollasch, S.; Pagad, S.; Starfinger, U.; ten Brink, P.; Shine, C. (2008). *Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) - Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (final module report for the European Commission)*. Institute for European Environmental Policy (IEEP). Brussels. Belgium. 44 pp. + Annexes.

Luque, C.J.; Castellanos, E.M.; Castillo, J.M.; Figueroa, M.E. (2006). Diversidad en marismas mediterráneas. II. Cambios de la diversidad específica. En: *Diversidad Biológica y Biodiversidad*, García Novo, F.; Díaz Pineda, F. y Gómez Sal, A. (eds.). Editorial Centro de Estudios Fundación Ramón Areces. Madrid. España. pp. 63-66.

Saura, J.; Bayán, B.; Casas, J.; Ruíz de Larramendi, A.; Urdiales, C. (2001). *Documento marco para el desarrollo del Proyecto Doñana 2005*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. España. 201 pp.

Shine, C.; Kettunen, M.; Genovesi, P.; Essl, F.; Gollasch, S.; Rabitsch, W.; Scalera, R.; Starfinger, U.; ten Brink, P. (2010). *Assessment to support continued development of the EU Strategy to combat invasive alien species*. Final Report for the European Commission. Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, Belgium. 261. + Annexes.

Unión Europea. Comunicación (COM/2011/0244 final) de la Comisión al Parlamento Europeo, al Consejo, al Comité Económico y Social Europeo y al Comité de las Regiones: Estrategia de la UE sobre la biodiversidad hasta 2020: nuestro seguro de vida y capital natural, de 3 de mayo de 2011. 18 pp.

Disponible en:

<http://eur-lex.europa.eu/legal-content/ES/TXT/PDF/?uri=CELEX:52011DC0244&from=ES>

Cita en texto: (UE, COM/2011/0244 final)

Unión Europea. Comisión Europea. *Informe sobre la estrategia de la UE sobre la biodiversidad hasta 2020: nuestro seguro de vida y capital natural*. Oficina de Publicaciones de la Unión Europea, Luxemburgo, 2011. 28 pp.

Disponible en:

http://ec.europa.eu/environment/nature/info/pubs/docs/brochures/2020%20Biod%20brochure_es.pdf

Cita en texto: (UE, Comisión Europea, 2011)

Unión Europea. Informe 2011/2307(INI) sobre la estrategia de la UE sobre la biodiversidad hasta 2020: nuestro seguro de vida y capital natural. Comisión de Medio Ambiente, Salud Pública y Seguridad Alimentaria. Documento de sesión del Parlamento Europeo, 3 de abril de 2012, núm. A7-0101/2012, pp. 35-55. Disponible en:

<http://www.europarl.europa.eu/sides/getDoc.do?pubRef=-//EP//NONSGML+REPORT+A7-2012-0101+0+DOC+PDF+V0//ES>

Cita en texto: (UE, 2011/2307(INI))

Unión Europea. Reglamento (UE) nº 1143/2014 del Parlamento Europeo y del Consejo, de 22 de octubre de 2014, sobre la prevención y la gestión de la introducción y propagación de especies exóticas invasoras. Diario Oficial de las Comunidades Europeas, 4 de noviembre de 2014, núm. 317, pp. 35-55. Disponible en: <https://www.boe.es/doue/2014/317/L00035-00055.pdf>

Cita en texto: (UE, R.1143/2014)

Unión Europea. Reglamento (UE) n° 2016/145 de Ejecución de la Comisión, de 4 de febrero de 2016, por el que se adopta el formato del documento que ha de servir de prueba para el permiso expedido por las autoridades competentes de los Estados miembros que permita a los establecimientos llevar a cabo ciertas actividades sobre las especies exóticas invasoras preocupantes para la Unión de conformidad con el Reglamento (UE) n° 1143/2014 del Parlamento Europeo y del Consejo. Diario Oficial de las Comunidades Europeas, 5 de febrero de 2016, núm. 30, pp. 1-6. Disponible en: <https://www.boe.es/doue/2016/030/L00001-00006.pdf>

Cita en texto: (UE, R. 2016/145)

Wendy, J.; Silva, J.P. (eds.). (2008). Especies invasoras: una amenaza para la Economía y la Biodiversidad de Europa. *Natura 2000. Boletín de la Naturaleza de la DG ENV de la Comisión Europea*. 25, 2-5.

CAPÍTULO 2

*Caracterización ambiental de las poblaciones de
Spartina densiflora*

2.1. INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas se han convertido en el centro de interés de la investigación ecológica, aunque, hasta ahora, la importancia relativa de los factores abióticos y bióticos en el control de las invasiones de los hábitats por las especies exóticas no está del todo bien comprendida (He *et al.* 2012).

Para poder luchar contra las invasiones biológicas, resulta especialmente importante conocer detalladamente la dinámica de las especies exóticas, al depender éstas de complejas relaciones entre las interacciones biológicas con las especies nativas y con las condiciones físicas del hábitat (Kittelson y Boyd, 1997; Hacker *et al.* 2001). Las especies exóticas suelen responder al estrés del medio abiótico de dos posibles maneras, bien mostrando altos niveles de tolerancia al estrés causado por estos factores, o bien acortando su ciclo de vida antes de que las condiciones ambientales se vuelvan más dura (Cadotte y Lovett-Doust, 2001; Sutherland, 2004; Bernez *et al.* 2006).

Las marismas son uno de los ecosistemas costeros más afectados por la introducción de especies exóticas invasoras, suponiendo un grave problema para la conservación de estos humedales (Castillo *et al.* 2005; Castillo y Figueroa, 2009). Las especies del género *Spartina* son plantas altamente invasoras en los humedales costeros, sin embargo, los estudios relativos a los factores que controlan el éxito o el fracaso de las invasiones de *Spartina* en múltiples tipos de hábitat son escasos y poco concluyentes (He *et al.* 2012).

Spartina densiflora es una gramínea de origen sudamericano que ha extendido ampliamente su área de distribución a los humedales costeros del Golfo de Cádiz desde el Algarve en Portugal hasta la Bahía de Algeciras en Cádiz (García-Álvarez *et al.* 2015), capaz de colonizar desde zonas topográficamente bajas hasta áreas casi independizadas de la acción mareal, y ocupar desde suelos hipersalinos hasta lugares con escasa salinidad. En las marismas de la provincia de Huelva, *S. densiflora* ha mostrado distintos grados de ocupación desde el Lugar de Interés Comunitario Estero de la Sardina al Paraje Natural Estero de Domingo Rubio (Luque *et al.* 2010). Esta especie se haya fuertemente asentada dentro del espacio protegido del Paraje Natural de las Marismas del río Odiel, donde es capaz de alcanzar coberturas superiores al 75 %, ocupando el 90 % de las marismas mareales de este espacio (Mateos-Naranjo, 2008). Esta especie ha sido puntualmente

estudiada en relación con su rango de tolerancia a los factores abióticos, limitándose su investigación en este sentido a determinadas localizaciones en las marismas mareales de los ríos Tinto y Odiel (Castillo *et al.* 2000; Nieva *et al.* 2001; Mateos-Naranjo, 2008; Castillo y Figueroa, 2009; Curado *et al.* 2010; Abbas *et al.* 2012). Sin embargo, no existe un estudio detallado sobre la caracterización ambiental de las poblaciones de *S. densiflora* que permita delimitar su hábitat potencial en las marismas del estuario del río Guadalquivir, particularmente en una marisma madura con importante influencia pluvial estacional como la de Doñana, lo que la diferencia de las ya estudiadas, donde esta especie se encuentra invadiendo el entorno del Parque Nacional.

En el Parque Nacional se han llevado a cabo planes de restauración (Proyecto Doñana 2005) para recuperar el funcionamiento hidrológico que tradicionalmente caracterizaba a las marismas. Entre las múltiples actuaciones cabe destacar la Actuación N° 8, donde se ha procedido a la retirada total o parcial del muro perimetral conocido como “Montaña del Río” y de su prolongación hasta Entremuros, que aislaba la zona sur y sureste del Parque Nacional de la incidencia mareal del estuario. Estos planes no han considerado el alto riesgo del potencial invasor de *S. densiflora*, pues la intervención podría alterar el estado estacionario de las poblaciones establecidas en los límites del propio Parque Nacional o facilitar la invasión de propágulos (rizomas y tallos, semillas) desde entornos próximos, como Veta la Palma y las Marismas de La Algaida donde es muy abundante (Fernández y García-Novo, 2007; Castellanos *et al.* 2010a; Castellanos *et al.* 2010b).

Por lo tanto, el objetivo principal de este capítulo es poder caracterizar las poblaciones de *S. densiflora* en diferentes localizaciones dentro de los límites del Parque Nacional de Doñana para determinar sus hábitats potenciales, describiendo los factores ambientales que les afectan, haciendo especial énfasis en poblaciones incipientes o en expansión activa. El conocimiento de estos aspectos de su ecología nos permitirá saber si se encuentra o no en rangos ambientales similares a los de otras marismas del Golfo de Cádiz cercanas donde también se ha establecido.

2.2. MATERIAL Y MÉTODO

2.2.1. Puntos de muestreo

Se han referenciado y caracterizado 24 poblaciones de *Spartina densiflora* localizadas a lo largo del límite del Parque Nacional en la margen derecha del río Guadalquivir y en el Brazo de la Torre, a ambos lados de la Montaña del Río (Figura 2.1). Los valores registrados para los factores

ambientales considerados y los de los índices calculados en cada población se presentan en el Anexo de este capítulo.

De las 24 poblaciones estudiadas, 14 se localizaban en zonas con influencia mareal diaria, 8 en zonas con flujos de mareas vivas, y dos presentaban escasa o nula incidencia mareal.

En relación a su situación con respecto a la Montaña del Río, 18 zonas de muestreo se situaban en el exterior de la Montaña (desde ésta hacia el cauce del Guadalquivir), y 6 hacia el interior (desde el muro hacia el interior de la marisma; Tabla 2.1).

Tipos de influencia mareal	Poblaciones
Influencia mareal diaria	3, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20
Mareas vivas	1, 2, 4, 7, 21, 22, 23, 24
Con escasa o nula incidencia mareal	8, 17
Situación respecto a la Montaña del Río	Poblaciones
Exterior a la Montaña del Río	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 12, 13, 14, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24
Interior a la Montaña del Río	8, 10, 11, 15, 16, 17

Tabla 2.1 Relación de las poblaciones muestreadas en relación a la influencia mareal que reciben y respecto a su situación con la Montaña del Río



Figura 2.1 Mapa del Parque Nacional de Doñana y las localizaciones de los puntos de muestreo en función de la influencia mareal.

2.2.2. Factores abióticos del suelo (pH, conductividad eléctrica, potencial redox, resistencia a la penetración, texturas y cota topográfica)

Los factores abióticos pH, conductividad eléctrica, potencial redox y resistencia a la penetración del suelo, se midieron *in situ* en dos periodos extremos de 2010: en primavera tardía, cuando empieza a decrecer la inundación invernal de la marisma de Doñana, con suelos saturados a capacidad de campo (estación húmeda), y tras el periodo de sequía estival (estación seca), cuando los suelos saturados eran sólo los afectados por inundación mareal.

El pH, conductividad eléctrica y redox se analizaron en suelos superficiales (0–10 cm) y profundos (10–20 cm) con cinco réplicas para cada profundidad del suelo, en cada punto de muestreo. Los registros del redox se realizaron *in situ* cuando el suelo estaba húmedo y permitía introducir el electrodo. El pH, la conductividad eléctrica y el potencial redox bajo condiciones de sequía estival se midieron utilizando el método volumétrico de pasta saturada 1:1 (v/v) (Smith y Atkinson, 1975). Para ello, las muestras una vez recolectadas, fueron almacenadas en contenedores DETALAB EUROTUBO ® esterilizados para su traslado al laboratorio, donde se dejaron secar en condiciones de temperatura ambiente. Tras eliminar su contenido en agua, las muestras se disgregaron y homogenizaron, empleando medios mecánicos.

Para medir el pH del sustrato y el potencial redox (Eh), se empleó un pH-metro portátil CRISON PH 25 con sensor 50 50 T con corrección de temperatura y calibración automática de 3 tampones (4.01, 7.00 y 9.21 25°C) para el pH y con un electrodo de platino P.O.R 52 61 en mV para el redox.

Las medidas de conductividad eléctrica (CE) se realizaron con un conductímetro portátil CRISON CM35 con sensor 50 60 con corrección de temperaturas y calibración automáticas de 3 patrones, de 147 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 1413 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y 12.88 mS/cm a 25°C.

Como medidas de resistencia a la penetración, indicativas de la resistencia mecánica que ejerce el suelo a ser atravesado por raíces, se registró la presión máxima media (Fmax) que hay que aplicar para penetrar el suelo y la profundidad máxima media (Pmax) que se alcanza al aplicarla. Para ello, se utilizó un penetrómetro de punta cónica Economy Soil Compaction Meter (Spectrum Item 6101), de varilla de acero inoxidable de 24 pulgadas, con marcas de profundidad cada 3 pulgadas (aunque los resultados se muestran en cm), un rango de medición de presión de 0 – 600 PSI

(unidad de presión: libra por pulgada cuadrada) y una precisión de ± 30 PSI. Se tomaron valores de resistencia a la penetración en profundidad para cada punto seleccionados, aplicando una presión suave y constante. En cada punto de muestreo se hicieron cinco réplicas.

El análisis de las texturas o análisis granulométrico de las partículas del suelo fue estimado por el método del hidrómetro en el laboratorio (Bouyoucos, 1962). Se tomaron 3 muestras de cada punto de muestreo correspondiente a la zona más profunda (10–20 cm) de la estación seca.

La cota topográfica o metros sobre el nivel del mar, una medida indirecta de la inundabilidad mareal, fue obtenida gracias a datos del vuelo LIDAR de septiembre de 2002 para toda la marisma de Doñana, con una precisión en plano horizontal de 0.5 m y de 0.1 m en el eje vertical. Debido a que 6 de los 24 puntos de muestreo estaban fuera de los límites del vuelo, las cotas de aquellos se tomaron por medio de un GPS 1200 RTK RAP de alta precisión (± 3 cm).

2.2.3. Muestras de vegetación

El registro de la vegetación se llevó a cabo mediante el método de interceptación lineal de la cobertura vegetal. En cada punto de muestreo, se tomaron cinco réplicas de 10 metros de longitud. Con estos datos, se obtuvo el porcentaje de cobertura tanto de la especie invasora como de las especies acompañantes, y se calculó la riqueza específica y el índice de Shannon-Wiener en cada población.

El índice de Shannon-Wiener (H') mide la diversidad ecológica específica, teniendo como valor más bajo el 0 y sin límite superior. Su cálculo sería:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

P_i : es la proporción relativa de cada especie respecto al total.

2.2.4. Análisis de datos

En primer lugar, los factores abióticos se analizaron para ver si se existían diferencias entre las distintas localidades en relación a la profundidad y a los dos periodos del año considerados (estación seca y estación húmeda). Para la profundidad, se aplicó la T-Student o de la U de Mann–Whitney (MW), esta última en caso de no cumplir los requisitos de normalidad y de igualdad de varianza. En relación a las dos épocas del año estudiadas, se emplearon el T-Test de medias relacionadas o el Test de Wilcoxon en función de cumplir o no los criterios de normalidad y homogeneidad de varianza.

Para ver si la incidencia mareal establecía diferencias en los factores ambientales de las distintas poblaciones estudiadas de *Spartina* (Tabla 2.1), los factores abióticos y bióticos se compararon entre grupos con T-Student, si se verificaban los criterios de normalidad e igualdad de varianza, o con U de Mann–Whitney (MW), en caso de no cumplirse estos supuestos.

Por último, para ver si la Montaña del Río determinaba diferencias ambientales entre las poblaciones de *Spartina* (Tabla 2.1), se utilizó la U de Mann-Whitney (MW) ya que no se verificaron los criterios de normalidad y de igualdad de varianza.

Los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa SPSS para Windows (IBM SPSS Statistics 21.0.).

2.3. **RESULTADOS**

No se han encontrado diferencias entre los valores de pH superficiales y ni entre los profundos comparando las estaciones seca y húmeda (T-Test, $p > 0.05$). En cambio, sí encontramos diferencias entre superficie y profundidad en una misma época del año (T-Student, $p < 0.05$). Los valores de pH máximos tanto superficiales como profundos se recogieron en la estación seca (8.7 y 8.6 respectivamente), siendo ligeramente más básicos que en la estación húmeda (Tabla 2.2). En la estación húmeda, sólo 8 localizaciones superaron el valor 8 de pH a nivel superficial, frente a 14 puntos de muestreos que lo hicieron a un nivel más profundo. Los valores más bajos en esta estación en los dos niveles del suelo medidos se correspondieron con el punto de muestro 18 (Figura 2.1), una población de *S. densiflora* densa, con influencia mareal diaria y exterior a la Montaña del Río. En la estación seca, se han registrado 17 localizaciones que superan el valor 8 de

pH entre 0-10 cm frente a los 7 puntos de la fracción de 10-20 cm. En ambos casos, los valores más altos se correspondieron con la población número 5, una población poco densa situada en el borde del río Guadalquivir, con influencia mareal diaria.

Época del año	Variables	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media
		0-10 cm			10-20 cm		
Estación húmeda	pH	6.9	8.4	7.8 ± 0.1	7.3	8.7	8.0 ± 0.1
	CE (mS/cm)	1.6	38.6	8.6 ± 1.6	2.6	20.2	7.0 ± 1.0
	Eh (mV)	-251.0	171.0	2.7 ± 27.7	-284.6	228.4	10.4 ± 34.3
	Pmax (cm)	15.2	68.6	48.7 ± 3.0			
	Fmax (PSI)	17.5	300.0	198.4 ± 15.7			
Estación seca	pH	7.2	8.7	7.9 ± 0.1	7.7	8.6	8.1 ± 0.1
	CE (mS/cm)	2.9	53.4	20.4 ± 2.8	2.6	25.2	12.2 ± 1.2
	Eh (mV)	-209.6	301.2	55.5 ± 23.8	-248.4	334.6	120.4 ± 30.0
	Pmax (cm)	0.0	68.6	44.8 ± 4.9			
	Fmax (PSI)	30.0	315.0	216.8 ± 15.5			
Texturas	% Arenas	9.3	95.5	33.9 ± 5.0			
	% Limos	0.7	30.0	19.4 ± 1.5			
	% Arcillas	3.9	69.3	46.7 ± 3.6			
Cota (m)		0.3	2.1	1.5 ± 0.1			
Cobertura de <i>S. densiflora</i> (%)		0.8	92.8	31.6 ± 6.4			
Riqueza		1.0	10.0	3.8 ± 0.4			
H'(Shannon)		0.1	1.3	0.8 ± 0.1			

Tabla 2.2 Valores mínimos, máximos y medios (\pm SE) de los parámetros abióticos y bióticos registrados y de los índices calculados en las poblaciones de estudio.

Para la conductividad eléctrica (CE, Tabla 2.2), hubo diferencias estacionales entre los valores superficiales y también entre los profundos (Wilcoxon, $p < 0.05$). En la estación seca también encontramos variaciones en relación a los distintos estratos del suelo medidos, pero no así en la estación húmeda (MW, estación húmeda $p = 0.600$; estación seca $p = 0.017$). Al igual que ocurre con los valores de pH, los valores máximos en superficie y profundidad se tomaron en la estación seca (53.4 mS/cm y 25.2 mS/cm, respectivamente), siendo el doble en superficie respecto a los analizados en profundidad. Mientras que en sólo 6 poblaciones a nivel superficial y en 7 en profundidad se superaron los 10mS/cm durante la estación húmeda, en la seca 18 poblaciones alcanzaron este valor entre 0-10 cm y 14 entre 10-20 cm de profundidad. Hasta 3 poblaciones superaron los 45 mS/cm en la estación seca a nivel superficiales (localizaciones 4, 7, 16, Figura 2.1).

Los registros de potencial redox (Eh, Tabla 2.2) cubrieron un amplio rango de valores, desde muy negativos en suelos arcillosos de -284 mV hasta muy positivos en suelos arenoso-francos de 334 mV. Como ocurre para la conductividad eléctrica, existieron variaciones estacionales a nivel superficial y profundo (Wilcoxon, $p < 0.05$) y sólo se observaron variaciones en relación a la profundidad del suelo en el momento de la toma de muestras de la estación seca (MW, $p < 0.05$). Con el paso de estación húmeda a la estación seca, disminuyeron los puntos con valores redox negativos, pasando de 10 poblaciones con valores inferiores a cero registrados en la estación húmeda a nivel superficial a sólo 6 poblaciones en la estación seca. Lo mismo ocurrió a nivel profundo, pasando de 9 poblaciones con valores redox negativos a sólo 5.

En relación a la textura del suelo, en el Parque Nacional de Doñana *S. densiflora* se situó principalmente sobre suelos arcillosos, oscilando la fracción de arcillas entre 4-70 %, siendo el valor medio de 46.7 % (Tabla 2.2 y Tabla 2.3). En tres poblaciones analizadas (Figura 2.1, poblaciones 1, 5, 6), la fracción de arenas superó el 85 %, siendo al menos del 10 % en el resto de localizaciones. Los limos fluctuaron entre 0.7-30 %, obteniéndose de media un 19.4 %.

Tipos de suelo	Poblaciones
Arenoso	1
Arenoso-franco	5, 6
Franco-arcilloso	2, 3
Arcilloso	4, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16. 17. 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24

Tabla 2.3 Relación de los puntos de muestreo y tipos de suelo.

La cota topográfica media de las poblaciones de *Spartina* muestreadas (Tabla 2.2) fue de +1.5 m relativo al SHZ (Cero Hidrográfico Español). La cota máxima se localizó en la zona de Entremuros (Figura 2.1, población 24) con un valor de +2.1 m, siendo, además, el punto de muestreo con los individuos de *Spartina* situados más al norte del Parque. El valor más bajo, +0.3 m, se encontró en unos de los canales que drenan la marisma (Canal de Brenes, población 14), si bien las poblaciones sobre cotas bajas se situaban en valores ligeramente superiores a un metro sobre el Cero Hidrográfico.

Las medidas de Pmax y de Fmax (Tabla 2.2) no experimentaron variaciones en los dos momentos del año de la recogida de muestras (Wilcoxon, $p > 0.05$), por lo que la resistencia del suelo a la penetración no varió a lo largo del año.

La cobertura media de la especie invasora *S. densiflora* en los lugares de muestro (Tabla 2.2) se situó en $31.6 \% \pm 6.4$, oscilando entre 0.8 % de planicies arenosas de nueva colonización (Figura 2.1, población 5) y el 93 % de en una población más estabilizada (zona de Entremuros cercana a la Finca Caracoles, Figura 2.1, población 21). El porcentaje de suelo desnudo varió entre menos del 4 % de la superficie muestreada (Figura 2.1, poblaciones 3, 16, 22), a más del 84 % (Figura 2.1, población 5, 6, 8), con un valor medio de $37.3 \% \pm 6.3$. Los lugares muestreados nos indicaron una baja riqueza de especie, localizándose sitios donde solo estaba presente la especie invasora (planicies arenosas y las inmediaciones al Lucio del Membrillo) a una riqueza máxima de 7-10 especies al norte del Parque Nacional. Con todo ello, el índice de Shannon-Wiener fue relativamente bajo (0.8), debido a la escasa presencia de otras especies, a la cobertura de la especie invasora y al porcentaje de suelo desnudo encontrado, quizás reflejo de las duras condiciones que sólo *Spartina* parece capaz de soportar.

En cuanto a los puntos de muestreo agrupados en función de su influencia mareal (Tabla 2.1, Figura 2.1), ya sea diaria, de mareas vivas o escasa/nula, no se encontraron diferencias significativas en los análisis univariantes de los factores ambientales estudiados (T-Student, MW, $p > 0.05$), a excepción de la profundidad máxima alcanzada por el penetrómetro en la estación húmeda, donde los valores máximos se registraron en las zonas afectadas por mareas diarias ($56.6 \text{ cm} \pm 2.8$, ver Anexo). Los valores de la profundidad máxima alcanzada por el penetrómetro en la estación húmeda en las localidades influenciadas por mareas vivas fueron menores que en las poblaciones con escasa o nula incidencia mareal como cabría de suponer ($37.3 \text{ cm} \pm 5.7$ y $45.7 \text{ cm} \pm 13.7$ respectivamente), quizás al encontrarse las localidades sin afección mareal o influenciadas por mareas puntuales sobre niveles topográficos bajos ($1.2 \text{ m} \pm 0.2$, ver Anexo), y comportarse como pequeños lucios en el interior de la Montaña del Río, capaces de almacenar por más tiempo el agua pluvial.

Atendiendo a la localización de las zonas de muestreo en relación a la Montaña del Río (Tabla 2.1, Figura 2.1), no se apreciaron diferencias en las variables estudiadas (MW, $p > 0.05$), salvo el pH medido a la profundidad de 10-20 cm en la estación seca. Los valores de pH fueron mayores en puntos situados en el interior de la Montaña, 8.3 ± 0.1 frente a 8.1 ± 0.1 de los puntos ubicados en el exterior y más cercanos a los márgenes de los ríos Guadalquivir y el Brazo de la Torre.

2.4. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que *Spartina densiflora* tiene un amplio rango de tolerancia fisiológica para los factores ambientales estudiados en el Parque Nacional de Doñana. Esta característica se puede observar en otros espacios protegidos del Golfo de Cádiz (ríos Tinto y Odiel), lo que unido a su forma de crecimiento y su capacidad reproductiva están provocando un considerable impacto ecológico (Nieva *et al.* 2001). En este estudio se ha llevado a cabo un detallado análisis de factores ambientales que completa el que aparece en otras publicaciones (Tabla 2.4), siendo la primera vez que se cuantifica la resistencia a la penetración de las raíces en suelos que durante la estación seca pueden llegar a estar muy compactados.

En cuanto a los factores abióticos analizados, el pH no varía entre las dos estaciones estudiadas en la fracción de 0-10 cm, limitándose a ser ligeramente más básico tras la estación seca. Los valores de pH oscilan entre prácticamente neutro (6.9) y básicos (8.7). Estos valores de Doñana están en la misma línea de los hallados en otros estudios realizados con esta especie en el Paraje Natural Marismas del Odiel y en las marismas del río Tinto, donde los valores fluctúan entre 6.0-8.0, (Castillo *et al.* 2000; Nieva *et al.*, 2001; Mateos-Naranjo *et al.*, 2008, Castillo y Figueroa, 2009; Curado *et al.* 2010; Abbas *et al.* 2012).

Sin embargo, en los suelos procedentes del Parque Nacional de Doñana, sí existen variaciones entre los pH superficiales y los tomados en profundidad en una misma época del año, y en profundidad en la estación seca a ambos lados de la Montaña del Río), a diferencia de los suelos analizados en las Marismas del Odiel (Nieva *et al.* 2001). En Castillo *et al.*(2000) no aparecen diferencias significativas en relación a la profundidad debido a que las dos diferentes fracciones a las que mide el pH (entre 0-2 cm y 2-10 cm) estarían dentro del intervalo considerado en nuestro estudio como superficiales (0-10 cm). Estas diferencias significativas, con valores más básicos en profundidad y hacia el interior de la Montaña del Río (donde la homogeneización mareal es menor), pudieran ser reflejo del pasado agrícola de zonas al norte de las poblaciones de estudio, que como Caracoles o la Marisma Gallega se encuentran en los límites del Parque Nacional. Otros estudios han confirmado como en suelos extraídos del río Tinto, *S. densiflora* es capaz de germinar con alto contenido en metales pesados y pH muy ácidos, en torno a 2.8 ± 0.1 (Curado *et al.* 2010) por lo que podemos indicar que tanto el rango de pH que esta especie puede soportar, sus variaciones y gradientes en los primeros 20 cm de profundidad, como las implicaciones que ello conlleve sobre la disponibilidad de nutrientes en los medios que invade son muy amplios.

Artículos	pH	CE (mS/cm)	Eh (mV)	Texturas		
				Arcillas (%)	Limos (%)	Arena (%)
Nieva <i>et al.</i> 2001 (O)	0-10 cm	11.5 ± 1.0	207.8 ± 8.6			
	10-20 cm	11.8 ± 0.6	211.3 ± 8.9			
Castillo <i>et al.</i> 2000(O)	0-2 cm	3.4 ± 0.1	-68.0 ± 18.0			
	2-10 cm	5.5 ± 0.3	-206.0 ± 19.0			
Mateos-Naranjo <i>et al.</i> 2008 (O)	Franco		de -182.0 a +126.0	7 ± 1	44 ± 2	49 ± 2
	Arenoso		de +98.0 a +128.0	1 ± 0	2 ± 0	97 ± 0
Castillo y Figueroa. 2009 (O)		10.3 ± 0.4	-164.0 ± 34.0			
Curado <i>et al.</i> 2010 (T)	0-5 cm	6.8 ± 0.5	171.00 ± 25.0	1	1	98
Abbas <i>et al.</i> 2012 (T)	0-1 cm	2.0 ± 0.1	131.0 ± 6.0			

Tabla 2.4. Valores (± SE) de pH, conductividad eléctrica (CE), potencial redox (Eh) y texturas de *Spartina densiflora* encontrados en la bibliografía. O: río Odiel. T: río Tinto

El rango de conductividad eléctrica del sustrato en el que se ha establecido *Spartina* muestra claramente un componente estacional, donde la alta conductividad con valores superiores a 50 mS/cm en la estación seca, pudo ser debida al efecto combinado de la desecación estival de la marisma, el agotamiento de las corrientes de agua y la alta evaporación acumulada en el suelo (Nieva et al., 2001). Castillo *et al.* (2000) y Mateos–Naranjo *et al.* (2008) no encontraron evidencias de que la alta salinidad fuera un factor limitante para la germinación y supervivencia de *Spartina densiflora* en estos ecosistemas. Sin embargo, Kittelson y Boyd (1997) y Castillo *et al.* (2005) registraron un mayor porcentaje de germinación en semillas de *Spartina densiflora* en condiciones de agua dulce y salobre en la Bahía de Humboldt y Marisma del Odiel. Esto podría suponer un factor facilitador para esta especie en aquellos espacios de las marismas del Parque Nacional ampliamente afectados por las inundaciones pluviales (lucios, bordes de canales), especialmente durante finales de otoño y principios de invierno cuando las espigas de *Spartina densiflora* maduran y caen sus semillas.

Las fluctuaciones en el potencial redox son el resultado de los efectos combinados entre diferentes procesos químicos, físicos y biológicos en el suelo. La oxidación y la reducción dependen de la respiración del suelo, la difusión de oxígeno y dióxido de carbono en el suelo y sobre los cambios en la bioquímica del sistema (Nemecek *et al.* 1990). Por tanto, en un sitio periódicamente inundado, como es la marisma del Parque Nacional de Doñana, es normal encontrar estas variaciones de potencial redox. En nuestro caso, los valores mínimos se registraron durante la estación húmeda (-284 mV), a una cota topográfica de +1.5 m en un canal con influencia mareal diaria (Figura 2.1, población 12), lo que da idea del elevado número de horas de inundación mareal que llega a soportar *Spartina*. En el Parque Nacional de Doñana, esta especie se ha establecido sobre una cota topográfica media de +1.5 m \pm 0.1, donde es capaz de competir satisfactoriamente con otras especies y, excepcionalmente, se ha encontrado a una cota mínima de +0.3 m (población 14, Canal de Brenes en la zona exterior a la Montaña del Río). En las cercanas Marismas del Odiel, *S. densiflora* es capaz de sobrevivir mediante trasplantes a partir de cotas superiores a 1.47 m sobre el cero hidrográfico, estableciéndose éste como su límite más bajo de distribución, aunque en otros estudios se encontraron poblaciones por encima de entre los 1.9 y los 2.0 m (Castillo y Figueroa, 2009; Mateos-Naranjo *et al.* 2008). En cualquier caso, parece que *Spartina densiflora* posee una menor tolerancia a largos periodos de inundación, sobre cotas bajas, que la otra especie del mismo género y autóctona, *Spartina maritima* (Castillo *et al.* 2000).

Potenciales redox muy negativos (< -150 mV) pueden llevar a provocar un gran estrés en *Spartina* en sedimentos situados a niveles topográficos bajos sujetos a una inundación diaria, llegando a reducir la tasa de germinación de semillas (Mateos-Naranjo *et al.* 2008; Abbas *et al.* 2015), y a producir la muerte completa de clones trasplantados de esta especie entre 1.04 – 1.4 m sobre el nivel del mar y entre 17 – 21 horas de inmersión diaria (Castillo *et al.* 2000). Incluso trabajos realizados en invernaderos con condiciones ambientales controladas, confirman la imposibilidad de emerger de las plántulas de *Spartina* con una lámina de agua superior a 4 cm de profundidad, debido al aumento de las condiciones anóxicas y a la disminución del potencial redox (Abbas *et al.* 2012). Por lo tanto, al contrario de lo que parece ocurrir con la potencial facilitación de la germinabilidad de las semillas de *Spartina* en condiciones de agua dulce, periodos prolongados de inundación permanente, amplios durante los años húmedos en lucios y canales, podrían suponer un control ambiental a la invasión de esta especie.

En relación a la textura de los suelos, *Spartina densiflora* se ha establecido en una amplia variedad de sustratos dentro del Parque Nacional de Doñana, localizándose desde ambiente arcillosos a arenosos. Bortolus (2006) describe la gran plasticidad que tiene esta planta para adaptarse a diferentes tipos de suelos. En la bibliografía podemos encontrarla desde sustratos fangosos y poco oxigenados (Cabrera y Zardini, 1978; Nicora y Rugolo de Agrasar, 1987) a bien drenados y oxigenados (Vicari *et al.* 2002), incluso sobre zonas rocosas (Bortolus, 2005). En zonas cercanas como las desembocaduras de los ríos Tinto y Odiel, se han analizado suelos que van desde texturas arenosas a materiales limosos (Mateos-Naranjo *et al.* 2008; Curado *et al.* 2010). Si sólo tuviéramos en cuenta esta variable, *Spartina densiflora* podría establecerse en cualquier punto de la marisma del Parque Nacional de Doñana.

En los suelos de las poblaciones de *Spartina densiflora* estudiadas en los límites de Parque Nacional de Doñana, la resistencia del suelo a ser penetrado, explicado a través de la presión máxima (Fmax) y la profundidad media máxima (Pmax), no muestra una diferencia estacional (198.4 PSI \pm 15.7 y 216.8 PSI \pm 15.5 para Fmax; 48.7 cm \pm 3.0 y 44.9 cm \pm 4.8 para Pmax en la estación húmeda y seca respectivamente). Eso puede deberse a que en su mayoría son zonas que durante todo el año reciben una inundación periódica, ya sea diaria o mensual o por la permanencia de la lámina de agua procedentes de las precipitaciones. En cambio, cuando las poblaciones fueron estudiadas en relación con la influencia mareal, sí se observaron diferencias significativas en relación a la profundidad máxima alcanzada, presentando valores mayores en aquellas poblaciones con una inundación mareal diaria localizadas en zonas exteriores a la Montaña del Río. Así, en

zonas interiores con menor presencia o incluso ausencia de influencia mareal, *Spartina densiflora*, por la mayor compactación del terreno, podría ver reducida la capacidad de penetración física de sus raíces (Sands et al. 1979) y limitar su desarrollo. Especialmente durante veranos prolongados, cuando el cuarteo de las cubetas de los lucios y la compactación y dureza de sus suelos podrían afectar tanto al establecimiento de *Spartina* como a su capacidad para absorber agua y nutrientes, suponiendo esto una limitación natural al avance de su invasión en las marismas del Parque Nacional de Doñana sin influencia mareal.

Un análisis global de los factores abióticos analizados, parece por tanto sugerir que el balance entre la mejora de la germinabilidad de las semillas en condiciones de agua dulce y la reducción de la tasa de germinación y de la viabilidad de las plántulas en condiciones prolongadas de inundación y anoxia, podría determinar el potencial invasivo de *Spartina* en las marismas pluviales del Parque Nacional de Doñana. La cota topográfica está íntimamente relacionada con la inundabilidad, con la permanencia de la lámina de agua (hidroperiodo) y con el potencial redox por lo que, tomando estos factores y la conductividad eléctrica como referencia, se podrían obtener mapas con áreas susceptibles de ser invadidas por *S. densiflora* en Doñana. Sin embargo, la permeabilización de la Montaña del Río en el Parque Nacional va a permitir, por un lado, una mejor accesibilidad de propágulos y semillas a estas marismas de agua dulce y, por otro, va a reducir los hidroperiodos en lucios y canales y a incrementar las zonas con afección mareal, reduciendo la dureza de los suelos, lo que puede decantar dicho balance en sentido favorable a la invasión de estas marismas por *Spartina densiflora*.

En las marismas mareales de los ríos Tinto y Odiel, esta especie ha acabado constituyendo formaciones monoespecíficas conocidas como “*mares de Spartina*” (Figuerola y Castellanos, 1988; Castellanos *et al.*, 2010a), mientras que en el Parque Nacional de Doñana se ha cuantificado que un 24 % de las marismas con influencia mareal estaban invadidas, pero resulta insignificante si lo comparamos con el área total de la marisma, no llegando al 1 % de invasión (Mateos-Naranjo, 2008). En nuestros puntos de muestreo, la cobertura media de las poblaciones fue relativamente baja (31.59 % \pm 6.43) aunque en un tercio de los puntos, el 50 % de la superficie muestreada estaba ocupada por esta especie. Estas diferencias en cobertura pudieran tener relación con el mayor o menor grado de invasión alcanzado por las distintas poblaciones tras la estabilidad impuesta por la construcción de la Montaña del Río sobre algunos factores ambientales determinantes (afección mareal/pluvial).

Los valores de diversidad ecológica del índice de Shannon-Wiener (H') obtenidos por Mateos-Naranjo (2008) resultan ser muy parecidos a los obtenidos en nuestro estudio (0.87 ± 0.12 vs. 0.81 ± 0.07). Cabe destacar que el estudio de Mateos-Naranjo (2008) se centra en las poblaciones de *Spartina* de los márgenes derecho del río Guadalquivir y del brazo de la Torre, pero no incluye las poblaciones del Lucio del Cangrejo, el Corredor Verde del Guadamar ni las de Entremuros, donde se ha encontrado el individuo más septentrional (Figura 2.1, población 24).

Los valores de los factores abióticos y bióticos caracterizados en las poblaciones de *Spartina densiflora* para el presente estudio en el Parque Nacional de Doñana no se diferencian de los de otras marismas del Golfo de Cádiz donde aparece esta especie (río Tinto y Odiel), remarcando su amplia tolerancia fisiológica, por lo que tras la permeabilización de la Montaña del Río a través de la Actuación N° 8 del Proyecto Doñana 2005, es probable que *Spartina densiflora* encuentre condiciones adecuadas para expandirse, ajustando su alto grado de plasticidad fenotípica a los cambios en las condiciones abióticas de las marismas que invade (Castillo *et al.* 2016). Especialmente, el cambio en el régimen de inundación, con una mayor afección mareal y una disminución del hidroperiodo en lucios y canales no mareales y sus consecuencias sobre salinidad, potencial redox y dureza del suelo plantea muchas incertidumbres, pues podrían establecerse nuevas poblaciones de *Spartina* en zonas que actualmente están aisladas del régimen mareal. La modificación de las condiciones ambientales, cuyo equilibrio actual, potenciado por la presencia del muro de la Montaña del Río, parece haber estabilizado hasta el momento las poblaciones, podría decantar el balance en sentido favorable a la invasión de estas marismas por *Spartina densiflora*.

2.5. CONCLUSIONES

- *Spartina densiflora* muestra en las marismas que ha invadido en el Parque Nacional de Doñana una gran plasticidad ambiental como ha ocurrido en otras marismas cercanas del Golfo de Cádiz (Paraje Natural de Marismas del Odiel y Paraje Natural Estero de Domingo Rubio).
- Existen variaciones significativas de pH en el perfil de suelo estudiado (0-10 y 10-20 cm), que es más básico en profundidad (lo que no se observa en marismas mareales) y también hacia el interior del Parque Nacional. En las condiciones actuales (presencia de la Montaña del Río), esto podría estar limitando la accesibilidad de nutrientes para *S. densiflora*, con implicaciones ecológicas negativas para su invasión.

- De igual modo, los potenciales redox negativos, mayoritariamente registrados en la estación húmeda y en suelos profundos, asociados a los periodos prolongados de inundación y baja cota topográfica podrían dificultar la supervivencia de *S. densiflora*.
- Los valores de Pmax significativamente más bajos en las poblaciones con escasa o nula incidencia mareal en relación a los más elevados en poblaciones con afección diaria de las mareas, podrían reducir la penetración física de las raíces. Ello estaría afectando tanto al establecimiento de *Spartina* como a su capacidad para absorber nutrientes, especialmente durante el largo periodo de estío, suponiendo también en la actualidad una limitación natural al avance de su invasión en las marismas del Parque Nacional de Doñana sin influencia mareal.
- Sin embargo, la conductividad eléctrica, con un carácter marcadamente estacional y valores significativamente menores durante la estación húmeda, parecen indicar que la incidencia pluvial pueda ser un factor facilitador para *S. densiflora* durante estos periodos, especialmente en bordes de lucios y de canales durante finales de otoño y principios de invierno cuando las espigas de esta especie maduran y caen sus semillas.
- La permeabilización de la Montaña del Río a través de la Actuación N°8 conlleva un nuevo escenario, que podría variar los límites de distribución de esta especie en el Parque Nacional de Doñana. Los cambios en el régimen de inundaciones de la marisma (pluviales y mareales), en la permanencia de la lámina de agua (evitando un represamiento en épocas de gran inundación), la probable modificación de los factores ambientales (pH, redox, dureza del suelo), la mejora en la accesibilidad de propágulos y gran plasticidad de *S. densiflora* plantean muchas incertidumbres. Saber conjugar la información obtenida sobre el nicho ecológico de esta especie, en relación a los factores ambientales estudiados, puede suponer una excelente herramienta de gestión en el Parque Nacional para limitar la invasión de *S. densiflora*.

2.6. **BIBLIOGRAFÍA**

Abbas, A.M.; Rubio-Casal, A.E.; De Cires, A.; Figueroa, M.E.; Lambert, A.M.; Castillo, J.M. (2012). Effects of flooding on germination and establishment of the invasive cordgrass *Spartina densiflora*. *Weed Research* **52**, 269–276.

Abbas, A.M.; Rubio-Casal, A.E.; De Cires, A.; Figueroa, E.; Nieva, J.J.; Castillo, J.M. (2015). Wrack burial reduces germination and establishment of the invasive cordgrass *Spartina densiflora*. *NeoBiota* **21**, 65-79.

Berneiz, I.; Aguiar, F.; Violle, C.; Ferreira, T. (2006). Invasive river plants from Portuguese floodplains: What can species attributes tell us? *Hydrobiologia* **570**, 3–9.

Bortolus, A. (2006). The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* **33**, 158–168.

Bouyoucos, G. J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal* **54**, 464-465.

Cabrera, A.L.; Zardini, E.M. (1978). *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. 2ª edición. Editorial Buenos Aires, Buenos Aires, 755 pp.

Cadotte, M.W.; Lovett-Doust, J. (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Ecoscience* **8**, 230–238.

Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Castillo, J.M.; Figueroa, M.E.; Green, A.J. (2010a). La restauración ecológica como vía de entrada de especies exóticas Invasoras: *Spartina densiflora* en el Parque Nacional de Doñana y su Entorno. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. pp. 384-389.

Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Mateos Naranjo, E.; Redondo, S; Castillo, J.M.: Figueroa, M.E.; Green, A.J. (2010b). Implicaciones ecológicas de la presencia de flora exótica invasora en ecosistemas de marismas. Estudio de un caso: *Spartina densiflora*. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. pp. 124-131.

Castillo, J.M.; Fernández-Baco, L.; Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. (2000). Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh determined by different ecophysiological tolerances. *Journal of Ecology* **88**, 801–812.

Castillo, J.M.; Rubio-Casal, A.E.; Redondo, S.; Álvarez López, A.A.; Luque, T.; Luque, C.J.; Nieva, F.J.; Castellanos, E.M.; Figueroa, M.E. (2005). Short-term responses to salinity of an invasive cordgrass. *Biological Invasions* **7**, 29-35.

Castillo, J.M.; Figueroa, M.E. (2009). Effects of abiotic factors on the life span of the invasive cordgrass *Spartina densiflora* and the native *Spartina maritima* at low marshes. *Aquatic Ecology* **43**, 51–60.

Castillo, J.M.; Grewell, B.J.; Pickart, A.J.; Figueroa, E.; Sytsma, M. (2016). Variation in tussock architecture of the invasive cordgrass *Spartina densiflora* along the Pacific Coast of North America. *Biological Invasions* **18**, 2159-2174.

Curado, G.; Rubio-Casal, A.E.; Figueroa, E.; Castillo, J.M. (2010). Germination and establishment of the invasive cordgrass *Spartina densiflora* in acidic and metal polluted sediments of the Tinto River. *Marine Pollution Bulletin* **60**, 1842–1848.

Fernández, J.B.; García Novo, F. (2007). High-intensity versus low-intensity restoration alternatives of a tidal marsh in Guadalquivir estuary, SW Spain. *Ecological Engineering* **30**, 112-121.

Figueroa, M.E.; Castellanos, E.M. (1988). Vertical structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in mediterranean marshes. En: *Plant form and vegetation structure*. M.J.A. Werger; P.J.M. van der Aart & H.J. During; J.T.A. Verhoeven. (Eds.). SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. pp. 105-108.

García-Álvarez, A.; van Leeuwen, C. H. A.; Luque, C. J.; Hussner, A.; Vélez-Martín, A.; Pérez-Vázquez, A.; Green, A. J. and Castellanos, E. M. (2015). Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study. *Freshwater Biology* **60**, 1316–1329.

Hacker, S.D.; Heimer, D.; Hellquist, C.E.; Reeder, T.G.; Reeves, B.; Riordan, T.; Dethier, M.N. (2001). A marine plant (*Spartina anglica*) invades widely varying habitats: potential mechanisms of invasion and control. *Biological Invasions* **3**, 211–217.

He, Q.; Cui, B.; An, Y. (2012). Physical stress, not biotic interactions, preclude an invasive grass from establishing in forb-dominated salt marshes. *PLoS ONE* **7**, 81-90.

IBM Corp. Released. (2012). IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Kittelson, P.M.; 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.; Mateos-Naranjo, E.; Álvarez-López, A.A.; Rubio-Casal, A.E.; Redondo, S.; Figueroa, M.E. (2010). Distribución y ocupación de *Spartina densiflora* en el litoral de la provincia de Huelva. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. pp. 198-203.

Mateos-Naranjo, E. (2008). Hacia una metodología de gestión de la especie invasora *Spartina densiflora* Brong.: Estado de invasión, avances ecofisiológicos y control. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, 180 pp.

Mateos-Naranjo, E., Redondo-Gómez, S.; Luque, C.J.; Castellanos, E.M.; Davy, A.J.; Figueroa, M.E. (2008). Environmental limitations on recruitment from seed in invasive *Spartina densiflora* on a southern European salt marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**, 727-732.

Nemecek, J.; Smolikova, L.; Kutilek, M. (1990). *Pedologie a paleopedologie*. Academia, Prague, 552 pp.

Nicora, E.G.; Rugolo de Agrasar, Z.E. (1987). *Los géneros de gramíneas de América Austral. Argentina, Chile, Uruguay y áreas limítrofes de Bolivia, Paraguay y Brasil*. Hemisferio Sur, S.A., Buenos Aires, 611 pp.

Nieva, F.J.; Diaz-Espejo, A.; Castellanos, E.M.; Figueroa, M.E. (2001). Field variability of invading populations of *Spartina densiflora* Brong. grown in different habitats of the Odiel marshes (SW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **52**, 515–527.

Sands, R.; Greaten, E.L.; Gerard, C.J. (1979). Compaction of sandy soils in radiata pine forests. I A penetrometer study. *Australian Journal of Soil Research* **17**, 101-113.

Smith, R.T.; Atkinson, K. (1975). *Techniques in Pedology. A handbook for environmental and resource studies*. Elek Science, London. 213 pp.

Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* **141**, 24–39.

Vicari, R.L.; Fischer, S.; Madanes, N.; Bonaventura, S.M.; Pancotto, V. (2002). Tiller population dynamics and production on *Spartina densiflora* (Brong) on the floodplain of the Parana River, Argentina. *Wetlands* **22**, 347–354.

2.7. ANEXO

P	pH 1-A	pH 1-B	pH 2-A	pH 2-B	CE-1-A (mS/cm)	CE-1-B (mS/cm)	CE-2-A (mS/cm)	CE-2-B (mS/cm)	Eh-1-A (mV)	Eh-1-B (mV)	Eh-2-A (mV)	Eh-2-B (mV)
1	8,2	8,4	8,3	8,5	18,1	3,6	16,7	7,1	46,8	106,0	96,0	118,8
2	8,2	8,7	7,7	8,1	1,7	2,3	27,4	9,8	-117,2	15,4	193,8	197,4
3	7,7	7,9	7,9	8,0	14,9	13,1	17,3	17,8	123,0	137,2	-90,4	-135,8
4	7,7	7,9	7,7	8,1	38,6	9,2	53,4	13,0	-251,0	-260,2	183,0	211,4
5	8,3	8,2	8,7	8,6	3,6	2,8	4,1	3,6	171,0	228,4	136,4	154,8
6	8,4	8,4	8,3	8,3	5,2	4,4	8,5	7,6	132,0	132,0	301,2	334,6
7	7,2	7,7	7,2	8,0	10,6	6,7	44,0	16,6	49,2	-184,8	9,2	188,8
8	8,4	8,3	8,1	8,3	6,8	9,5	15,7	13,6	118,2	106,0	52,4	194,8
9	7,9	8,0	8,1	8,1	12,5	10,9	11,8	13,7	-157,4	42,8	-209,6	-248,4
10	7,6	7,9	7,6	8,2	4,5	4,8	19,9	9,6	-164,6	-207,6	52,8	211,6
11	7,5	7,9	7,7	8,0	3,4	2,7	20,7	10,1	26,4	-166,6	104,6	100,3
12	8,1	8,1	8,0	8,0	2,2	2,9	15,5	17,6	-182,4	-284,6	-40,2	-95,2
13	7,6	7,9	7,8	7,9	5,1	6,1	14,0	13,7	-120,8	-280,0	4,0	31,6
14	7,9	8,0	7,9	7,9	4,7	7,4	7,2	6,2	147,6	129,6	50,4	-8,4
15	7,7	7,8	8,0	8,3	2,0	2,2	5,8	5,5	-153,2	-176,8	36,8	78,6
16	7,4	8,6	7,8	8,4	7,0	5,5	48,7	17,7	-110,2	113,6	-13,4	207,0
17	7,6	8,6	7,6	8,2	5,3	3,0	18,5	6,6	-135,8	-63,6	-142,8	181,6
18	6,9	7,3	7,5	7,7	11,7	11,1	26,1	13,8	133,2	197,2	131,4	220,8
19	7,8	7,9	7,8	8,1	16,2	20,2	21,5	16,7	75,2	70,0	135,0	232,0
20	8,2	8,1	7,8	8,1	2,9	3,9	2,9	2,7	-53,2	-26,2	-106,2	-99,0
21	8,1	7,9	7,8	8,0	10,0	15,6	29,2	14,0	124,4	146,8	91,0	209,2
22	7,7	7,9	7,8	7,9	2,3	3,5	7,1	9,5	132,0	182,0	167,4	208,6
23	7,7	7,8	7,9	8,1	11,2	12,6	28,1	25,2	66,0	125,6	81,8	194,2
24	7,3	7,8	7,9	8,0	6,0	4,6	26,0	21,3	166,2	166,2	107,6	200,6

Tabla 2.5. Valores medios de los factores abióticos y bióticos analizados y de los índices calculados en las poblaciones de estudio (no se muestran el error estándar) (p): pH, conductividad eléctrica (CE), potencial redox (Eh). Estación húmeda (1), estación seca (2). Profundidad: A (0-10 cm); B (10-20 cm).

P	Pmax_1 (cm)	Pmax_2 (cm)	Fmax-1 (PSI)	Fmax-2 (PSI)	Ar (%)	L (%)	Ac (%)	Cotas (m)	R	CSd (%)	H'	IM	Mr
1	15,2	15,2	205,0	265,0	95,5	0,7	3,9	1,5	4	7,8	1,0	MV	NMu
2	19,8	44,2	167,5	225,0	46,0	18,7	35,3	1,5	2	66,6	0,1	MV	NMu
3	68,6	68,6	17,5	40,0	46,7	14,0	39,3	1,4	3	1,9	0,5	MD	NMu
4	42,7	38,1	300,0	265,0	30,7	19,3	50,0	1,5	5	27,5	0,8	MV	NMu
5	57,9	42,7	232,5	245,0	87,5	3,3	9,2	1,5	6	0,8	0,6	MD	NMu
6	61,7	62,5	210,0	225,0	84,8	6,0	9,2	1,7	1	3,4	0,8	MD	NMu
7	33,5	51,8	220,0	220,0	25,5	25,5	49,0	1,9	5	1,1	1,3	MV	NMu
8	59,4	56,4	235,0	270,0	13,3	23,3	63,3	1,4	1	5,1	0,7	EN	Mu
9	68,6	68,6	72,5	30,0	42,7	17,3	40,0	1,3	2	63,8	0,8	MD	NMu
10	57,2	64,8	218,0	230,0	9,3	30,0	60,7	1,6	3	58,3	1,1	MD	Mu
11	60,2	59,4	80,0	225,0	30,7	16,7	52,7	1,5	3	31,1	0,9	MD	Mu
12	67,8	67,8	45,0	50,0	22,7	23,3	54,0	1,5	3	64,1	0,7	MD	NMu
13	51,1	67,1	282,0	215,0	34,0	18,0	48,0	2,0	3	62,1	0,7	MD	NMu
14	51,8	50,3	170,0	300,0	40,0	17,3	42,7	0,3	4	86,0	0,2	MD	NMu
15	35,1	38,1	265,0	260,0	41,5	16,0	42,5	1,9	4	73,4	0,8	MD	Mu
16	42,7	0,0	220,0	194,0	12,7	26,7	60,7	1,3	4	2,0	1,3	MD	Mu
17	32,0	0,0	280,0	180,0	36,7	20,0	43,3	1,0	4	2,1	1,3	EN	Mu
18	57,9	61,0	210,0	285,0	18,7	25,3	56,0	1,7	3	53,2	1,0	MD	NMu
19	44,4	50,3	166,7	315,0	20,0	25,3	54,7	1,7	3	17,5	1,2	MD	NMu
20	67,1	53,3	260,0	250,0	19,3	28,0	52,7	1,3	5	19,2	1,1	MD	NMu
21	41,1	0,0	300,0	200,0	20,7	27,3	52,0	1,9	3	6,9	0,3	MV	NMu
22	35,1	4,6	180,0	205,0	11,3	19,3	69,3	1,6	10	92,8	0,8	MV	NMu
23	57,9	64,0	205,0	255,0	11,3	22,0	66,7	1,3	4	8,7	0,4	MV	NMu
24	53,3	61,0	220,0	255,0	13,0	22,0	65,0	2,1	7	2,7	1,0	MV	NMu

Tabla 2.6. Valores medios de los factores abióticos y bióticos analizados y de los índices calculados en las poblaciones de estudio (no se muestran el error estándar) (p): fuerza máxima media (Fmax), profundidad máxima media (Pmax), texturas del suelo (Ar, arenas; L, limos; Ac, arcillas), cota topográfica (cotas), riquezas de especies (R), cobertura de *Spartina densiflora* (CSd), índice de Shannon (H'), influencia marcal (IM; MD, marcal diaria; MV, marcal vivas; EN, escasa o nula), situación respecto a la Montaña del Río (Mr: Mu, interior a la Montaña del Río; NMu, exterior a la Montaña del Río). Estación húmeda (1), estación seca (2). Profundidad: A (0-10 cm); B (10-20 cm).

CAPÍTULO 3

*Biomasa y vida media de hojas y tallos de
Spartina densiflora*

3.1. INTRODUCCIÓN

Las marismas se encuentran entre los ecosistemas más productivos, con altas tasas de producción primaria anuales, a pesar de tener una baja riqueza de especies, esto último debido, principalmente, a ser un medio muy estresante, relacionado con largos periodos de inundación y altas salinidades (Adam, 1990). Así, cuantificar su producción primaria como llegar a comprender los factores que controlan el crecimiento de las plantas están entre los principales retos de la ecología de ecosistemas (Silliman y Bortolus, 2003).

En el género *Spartina* se agrupan los halófitos más abundantes y ampliamente distribuidos por los cinco continentes, ya sea por vectores naturales o mediados por la acción del hombre (Castillo *et al.* 2010). Las especies de este género llegan a formar grandes y densos acúmulos en ambientes muy extremos e incluso constituyen amplias extensiones monoespecíficas, pudiendo almacenar elevadas cantidades de biomasa aérea y enterrada, especialmente cuando actúan como especies exóticas invasoras. (Adam, 1990). La biomasa de estas especies juega en estos casos un importante papel en el funcionamiento de los ecosistemas invadidos, por lo que obtener la estimación de su producción es fundamental para entender los flujos de energía, el ciclo de materia y el funcionamiento general de las marismas (Vera *et al.* 2009).

En la actualidad, las invasiones de las especies del género *Spartina* en los ecosistemas costeros están provocando graves problemas a los gestores, desafiando su capacidad para desarrollar e implementar medidas que eviten la capacidad de expansión de estas especies (Neves *et al.* 2010). Este es el caso de *Spartina densiflora*, una gramínea de origen sudamericano (Bortolus, 2006) que está invadiendo los ecosistemas costeros del Golfo de Cádiz. En el Parque Nacional de Doñana, su presencia está limitada principalmente a los márgenes derechos de los ríos Guadalquivir y del Brazo de la Torre (uno de los antiguos cauces del Guadalquivir) y a un sistema de canales que conectan la marisma con el exterior. En el entorno del Parque Nacional, también se encuentra en las fincas de Veta la Palma y en las Marismas de La Algaida, donde hubo un intento de restauración (Fernández y García-Novo, 2007) que facilitó su invasión.

S. densiflora es una especie clonal con reproducción predominantemente vegetativa, cuya demografía puede jugar un papel determinante en el ecosistema (Suzuki y Hutchings, 1997), ya que posee un patrón de crecimiento de tallos en anillos concéntricos, llegando a acumular gran cantidad de materia orgánica muerta que permanece estante durante gran cantidad de tiempo hasta

que es eliminada por las corrientes, las mareas o descompuesta *in situ* (Nieva *et al.* 2001). Así mismo, esta acumulación de materia orgánica muerta estante de *S. densiflora*, pueden proporcionar el combustible necesario para la aparición de un fuego, afectando a su biomasa y su producción (Vicari *et al.* 2010). Sin embargo, poco es conocido sobre la capacidad de regeneración de esta especie tras la aparición de un fuego en ambientes invadidos.

Desde esta perspectiva, los objetivos que se plantearon para este estudio fueron estimar la biomasa aérea (B), la producción primaria aérea neta (NAPP) y el cociente de ambas (NAPP/B) en las poblaciones de *S. densiflora*, y comparar estos valores con los de las especies autóctonas que pudieran verse afectadas por su invasión en las marismas de Doñana. Estas especies se seleccionaron bien por haberse constatado que son desplazadas en otros estuarios (*Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) C. Koch), bien por ser especies características de las marismas pluviales del Parque Nacional establecidas en orlas de lucios, planicies arcillosas y bordes de canales, susceptibles de ser ocupados por *S. densiflora* (*Juncus subulatus*, *Scirpus litoralis*, *Scirpus maritimus*; Capítulo 2). Así mismo, se ha determinado el tiempo de permanencia de hojas y tallos estantes (vivos y muertos) en la especie invasora y un incendio fortuito en las marismas del río Tinto, nos permitió valorar la capacidad de regeneración de esta especie tras la exposición al fuego.

3.2. MATERIAL Y MÉTODOS

3.2.1. Incidencia sobre los valores de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B

Se seleccionaron 5 poblaciones de *Spartina densiflora*, tres en el Parque Nacional de Doñana y dos en las marismas del río Tinto (Figura 3.1). De las tres localizadas en el Parque Nacional, una es una población estabilizada aislada de la influencia mareal (Sd-1), una segunda, actualmente en expansión, que está colonizando el Lucio del Cangrejo (Sd-2) y una tercera, también estabilizada, que ha invadido el borde de un canal mareal que conecta la marisma con el estuario (Sd-3). Las dos restantes, en el estuario del río Tinto, también establecidas sobre borde de canal mareal, pero una con biomasa aérea inicial cero en agosto de 2009, tras haber sido arrasada por fuego (Sd-f), y otra próxima a la anterior, pero sin haber sido alterada (Sd-nf). En todas se cortaron entre 4 y 5 parcelas de biomasa aérea de 20 x 20 cm durante 2012 en diferentes momentos del año: antes del periodo de crecimiento (febrero), antes y después del verano (junio y septiembre) y a finales de otoño, tras la estación de crecimiento (noviembre), coincidiendo con la etapa de floración-fructificación de esta especie.

Para la especie perenne autóctona *Arthrocnemum macrostachyum* se seleccionaron 4 poblaciones, dos en el interior de la marisma entre las zonas de lucios del Parque Nacional de Doñana (Am-D1, Am-D2) y otras dos poblaciones en las marismas de los ríos Tinto (Am-T) y Odiel (Am-O). En todas ellas se tomaron 10 muestras mensuales de biomasa aérea en parcelas de 10 x 10 cm desde el mes de febrero hasta el mes de septiembre de 2012.

Así mismo, se seleccionó una población de cada una de las especies geófitas autóctonas consideradas (*Juncus subulatus*, Js; *Scirpus litoralis*, Sl; *Scirpus maritimus*, Sm). Para estas especies, en cada población se cortaron en 2010 y 2011, al final de su periodo de crecimiento, 10 parcelas de biomasa aérea de 20 x 20 cm, al coincidir el máximo de biomasa aérea con sus valores de producción aérea anual. Las poblaciones de *S. litoralis* y *J. subulatus* ocupaban la orla de lucios en la marisma no mareal del Parque Nacional y la de *S. maritimus* crecía sobre una planicie arcillosa con influencia mareal parcial.

Tras la recolección, el material vegetal fue llevado al laboratorio para ser lavado con agua y, posteriormente, secado a 80°C durante 48 h hasta peso constante (J.P. SELECTA DRY-BIG 2002972). Una vez enfriado, el material fue pesado con una balanza de precisión de 0.1 mg (COBOS A-220-CSI).

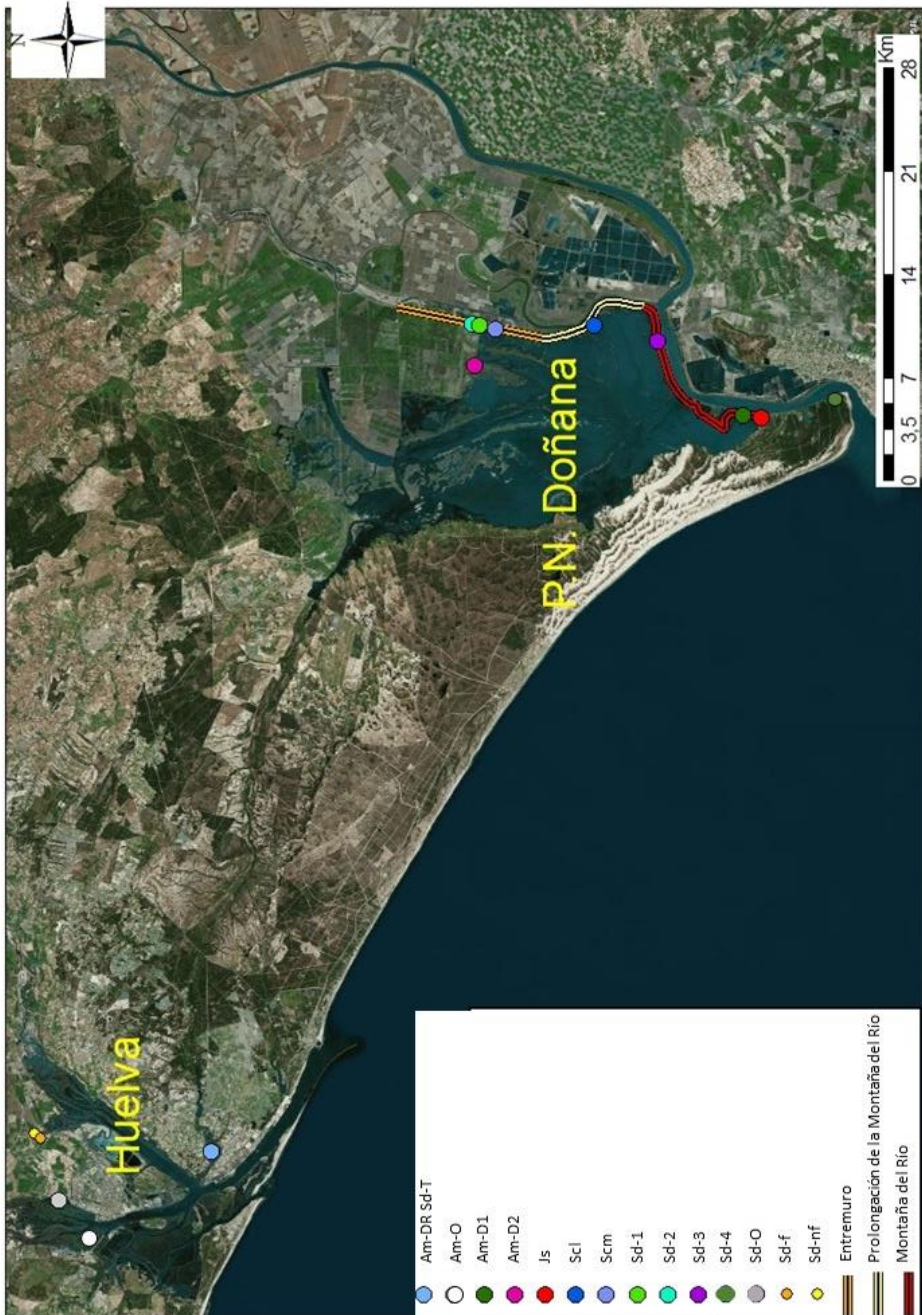


Figura 3.1. Localización de las poblaciones seleccionadas.

Muestreo de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B: *Spartina densiflora* (Sd-1, Sd-2, Sd-3, Sd-f, Sd-nf), *Arthrocnemum macrostachyum* (Am-D1, Am-D2, Am-O, Am-T), *Juncus subulatus* (Js), *Scirpus litoralis* (Sl), *Scirpus maritimus* (Sm).

Muestro de hojas y tallos: *Spartina densiflora* (Sd-1, Sd-4, Sd-O, Sd-T).

3.2.2. *Tiempo de permanencia de hojas y tallos de *Spartina densiflora*.*

Para cuantificar el tiempo de permanencia de hojas y tallos, se eligieron cuatro poblaciones de *Spartina*, con escasa o nula influencia mareal, como ocurre en las marismas pluviales del Parque Nacional de Doñana susceptibles de ser invadidas. Dos de ellas en el Parque Nacional (poblaciones estabilizadas pero una sin influencia mareal, Sd-1, y otra con influencia mareal puntual, Sd-4) y otras dos en el estuario de los ríos Odiel y Tinto (ambas poblaciones con influencia mareal puntual, Sd-O y Sd-T) (Figura 3.1). Se marcaron 30 tallos adultos en cada población entre los meses de marzo y abril de 2011 (se considera tiempo 0 de muestreo, t_0), revisándose su estado aproximadamente cada mes hasta septiembre de 2013 (tiempo 26, t_{26}), llegándose a alcanzar casi dos años y medio de muestreos (más de 900 días).

Para evaluar el tiempo de permanencia de hojas de *Spartina*, se marcaron todas las hojas nuevas registradas durante el segundo y tercer muestreo (t_1 y t_2) en los 30 tallos adultos seleccionados en cada población. Las hojas eran revisadas mensualmente, considerándose hojas vivas mientras permanecían fotosintéticamente activas y hojas muertas desde que estaban completamente cloróticas hasta que se desprendían del tallo.

Para evaluar el tiempo de permanencia de la biomasa estante de tallos muertos en los rodales de *Spartina*, se consideró que un tallo había muerto cuando presentaba todas sus hojas completamente cloróticas. El seguimiento comenzó cuando de los 30 tallos adultos marcados, el número de tallos muertos estuvo próximo a 10 en cada población (desde t_9 para la población del Tinto y desde t_2 para el resto). A partir de ahí, se anotó mensualmente la altura de cada tallo, calculándose el porcentaje que suponía ésta sobre su altura inicial, hasta registrar el desprendimiento completo de su biomasa estante muerta en cada rodal.

3.2.3. *Análisis de datos*

3.2.3.1. *Incidencia sobre los valores de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B*

El análisis de la varianza (ANOVA) con la T de Tukey como prueba *post hoc* se realizó para ver si existían diferencias tanto entre los valores máximos como entre los valores mínimos de biomasa aérea de las poblaciones de *S. densiflora*. La misma comprobación se llevó a cabo entre las

poblaciones de *A. macrostachyum*. Cuando no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, los datos fueron transformados ($\ln x$).

Se efectuó un T-test de muestras relacionadas para comprobar si se observaban variaciones entre los años 2010 y 2011 en la biomasa aérea de cada una de las especies geófitas, transformándose los datos si no se dieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza ($1/x$).

El Test de Kruskal-Wallis (KW) se practicó para comprobar si se encontraban diferencias entre las biomásas aéreas máximas, la producción primaria (*NAPP*) y la *NAPP/B* de las cinco especies estudiadas, al no cumplirse los criterios de normalidad y homogeneidad de varianza. Este mismo test se utilizó también para comparar los valores de biomasa mínima aérea de la especie invasora con los máximos de biomasa aérea alcanzados por las especies autóctonas.

Los análisis se llevaron a cabo utilizando el programa SPSS para Windows (IBM SPSS Statistics 21.0.) y por medio del software PAST (Hammer *et al.* 2001).

3.2.3.2. *Tiempo de permanencia de hojas y tallos*

Los tiempos de permanencia tanto de las hojas vivas como de las muertas en los tallos se estimaron con una doble aproximación. Por una parte, mediante curvas de supervivencia que relacionan el tiempo y el porcentaje de supervivencia por medios de regresiones simples, tanto lineales como exponenciales, al ser las que mejor se ajustaban a dichas curvas.

Por otra parte, calculando la esperanza de vida (e_0), tanto para las cohortes de hojas vivas como las de hojas muertas (Sarukhan y Harper, 1973):

$$\text{Cohortes que no se agotan } e_0 = \frac{(\sum n_x \times t_x + \sum n_y \times t_y)}{\sum n_x}$$

$$\text{Cohortes que se agotan } e_0 = \sum n_y \times t_y / n_0$$

n_x : hojas que viven/mueren hasta el tiempo t_x (días)

n_y : hojas que siguen vivas/muertas hasta el último muestro t_y (días)

n_0 : hojas iniciales

Una vez realizadas las estimas por ambos métodos, ajustes por curvas de supervivencia y por la esperanza de vida, se ha calculado la media aritmética para cada población estudiada.

El tiempo de permanencia de la biomasa estante de tallos muertos en los rodales de *Spartina* se estimó, para cada población, mediante regresiones de series temporales, buscando el mejor ajuste de los porcentajes de las alturas mensuales registradas en cada tallo muerto respecto a su altura inicial (100%). A partir de aquí, se han calculado para cada población los T_{50} , que se define como el tiempo necesario que debe transcurrir para reducir la biomasa inicial a un 50 %.

Tanto para los porcentajes de supervivencia de hojas vivas y muertas como para los de alturas de tallos muertos, registrados mensualmente, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) con la T de Tukey como prueba post hoc para comprobar si existían diferencias entre las distintas poblaciones. Se transformaron los valores (\sqrt{x}) si no se cumplían los supuestos de los test paramétricos. Si se mantenían sin cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza, se optó por pruebas no paramétricas como el test de Kruskal–Wallis y las pruebas post hoc se realizaron mediante la U de Mann–Whitney.

De nuevo, para realizar los análisis estadísticos se utilizó el programa SPSS para Windows (IBM SPSS Statistics 21.0.) y el software PAST (Hammer *et al.* 2001).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Incidencia sobre los valores de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B

Tanto para la biomasa aérea mínima como máxima de la especie invasora se han encontrado diferencias significativas entre poblaciones (Tabla 3.1) Los valores máximos de biomasa aérea se alcanzaron entre los meses de septiembre y noviembre en todas las localidades. El valor más elevado se registró en la población de Sd-1 ($15517 \pm 1360 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$) en el mes de noviembre de 2012, diferenciándose del resto de poblaciones (ANOVA, $F=20.441$, 4 df, $p<0.001$), con valores similares entre sí. Esto puede deberse a que la población Sd-1 es una población aislada de la influencia mareal y no está sometida a un régimen semidiurno de inundación, y por lo tanto, a las condiciones ambientales restrictivas que ello conlleva. El valor más bajo de biomasa aérea máxima de *Spartina* se corresponde con la población Sd-nf ($6087 \pm 186 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$) que no presenta diferencia significativa con la biomasa registrada en la zona afectada por el fuego ($7478 \pm 339 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$). Esto

demuestra la alta regeneración tras fuego que posee esta especie invasora, pues tres años después de la perturbación, es capaz de alcanzar los valores de biomasa aérea de las zonas no alteradas.

La biomasa aérea mínima de la zona donde se produjo el incendio difiere únicamente de la población Sd-1 (ANOVA, $F=4.022$, 4 df, $p=0.018$), donde se alcanza de nuevo el valor más elevado. El resto de poblaciones de Doñana, Sd-2 y Sd-3, no se diferencian de las localizadas en el río Tinto (Tablas 3.1).

	Biomasa mínima ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	Biomasa máxima ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	NAPP ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)	NAPP/B (año^{-1})	B/NAPP (año)
Sd-1	7811 ± 817 (Fb) (a)	15517 ± 1360 (Nov) (a)	7705	0.50	2.01
Sd-2	5299 ± 682 (Fb) (a,b)	9265 ± 467 (Nov) (b,c)	3966	0.43	2.34
Sd-3	4743 ± 1023 (Fb) (a,b)	9957 ± 984 (Sp) (b)	5214	0.52	1.91
Sd-f	4002 ± 664 (Fb) (b)	7478 ± 339 (Nov) (b,c)	3476	0.46	2.15
Sd-nf	5499 ± 304 (Fb) (a,b)	6087 ± 186 (Sp) (c)	588	0.10	10.36

Tabla 3.1. Valores medios (\pm SE) de biomasa aérea (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B de *S.densiflora* en 2012. Meses en los que se alcanzan los valores mínimos y máximos. Fb: febrero; Sp: septiembre; Nov: noviembre. Las letras indican diferencias significativas (ANOVA).

Los valores máximos de biomasa de *A. macrostachyum* (Tabla 3.2), que no presentaron diferencias significativas interpoblacionales (ANOVA, $F=2.677$, 3 df, $p=0.0630$), oscilaron entre los $1114 \pm 146 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ de la zona Am-D1 y los $1354 \pm 219 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ de la zona Am-D2 (obtenidos en los meses de julio y agosto respectivamente), y resultaron ser hasta casi 8 veces inferiores a los valores máximos de *Spartina* (KW, $p=0.000$), y hasta 4 veces a sus valores mínimos (KW, $p=0.000$).

	Biomasa mínima ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	Biomasa máxima ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	NAPP ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)	NAPP/B (año^{-1})	B/NAPP (año)
Am-D1	569 ± 30 (Mr)	1354 ± 219 (Jl)	785	0.58	1.73
Am-D2	546 ± 30 (Ab)	1114 ± 146 (Ag)	568	0.51	1.96
Am-O	506 ± 29 (Mr)	1194 ± 99 (Jl)	688	0.58	1.74
Am-T	542 ± 36 (Fb)	1294 ± 116 (Ag)	752	0.58	1.72

Tabla 3.2. Valores medios (\pm SE) de biomasa aérea (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B de *A. macrostachyum* en el año 2012. Meses en los que se alcanzan los valores máximo y mínimo. Fb: febrero; Mr: marzo; Ab: abril; Jl: julio; Ag: agosto.

De igual modo ocurrió con los valores mínimos de biomasa. *Arthrocnemum* no presentó diferencias significativas para la biomasa mínima registrada en las poblaciones localizadas en Doñana y en los estuarios de los ríos Odiel y Tinto (ANOVA, $F=0.572$, 3 df, $p=0.570$).

Los valores máximos de biomasa aérea de las especies autóctonas geófitas (*S. litoralis*, *S. maritimus* y *J. subulatus*; Tabla 3.3) fueron inferiores entre 6 y 10 veces a los valores máximos registrados en *Spartina* (KW, $p=0.000$) y hasta entre 4 y casi 6 veces a sus valores mínimos (KW, $p=0.000$). Tanto en 2010 como en 2011, los valores máximos los alcanzó *J. subulatus*, mientras que los valores mínimos los registró *S. litoralis*. Entre los años 2010 y 2011 no hubo diferencias significativas en los valores de biomasa para *S. maritimus* (T-test, $T=0.503$, 10 df, $p=0.627$) y *J. subulatus* (T-test, $T=1.814$, 10 df, $p=0.097$), pero sí para *S. litoralis* (T-test, $T=-3.929$, 10 df, $p=0.003$).

		Biomasa máxima (g·m²)	NAPP/B (año⁻¹)
		Producción (g·m⁻²·año⁻¹)	B/NAPP (año)
2010	<i>J. subulatus</i> (Js)	1270 ± 162	1
	<i>S. maritimus</i> (Sm)	1003 ± 95	1
	<i>S. litoralis</i> (Scl)*	788 ± 80	1
2011	<i>J. subulatus</i> (Js)	1732 ± 196	1
	<i>S. maritimus</i> (Sm)	1097 ± 131	1
	<i>S. litoralis</i> (Scl)*	1053 ± 87	1

Tabla 3.3. Valores medios (\pm SE) de biomasa aérea (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B de las especies geófitas en 2010 y 2011. * Existen diferencia entre los años de estudio.

En cuanto a la producción, existieron diferencias entre los valores registrados para *Spartina* de los del resto de especies autóctonas, tanto perennes como geófitas (KW, $p=0.000$). En *Spartina*, variaron entre los 7705.06 g·m⁻²·año⁻¹ de la Sd-1 y los 587.65 g·m⁻²·año⁻¹ de la Sd-nf (Tabla 3.1). Los valores de la producción de *A. macrostachyum* fueron hasta 6 veces menos que los valores de *Spartina*, oscilando entre los 785.08 g·m⁻²·año⁻¹ de Am-D1 y los 567.78 g·m⁻²·año⁻¹ de Am-D2 (Tabla 3.2). Para las especies geófitas, los valores de biomasa máxima coinciden con los de producción, siendo inferiores en hasta casi 4 veces (Tabla 3.3) a los valores registrados para *Spartina*, tanto para el año 2010 como para el año 2011.

Los valores del cociente *NAPP/B* también mostraron diferencias significativas entre las distintas especies (KW, $p=0.000$). En *S. densiflora* oscilaron entre 0.43 año⁻¹ de Sd-2 y los 0.52 año⁻¹ del Sd-3 (Tabla 3.1). Esto significa unos tiempos de renovación entre los 1.91 y 2.34 años, el doble de los tiempos de las especies autóctonas geófitas (renuevan anualmente la biomasa aérea). En cuanto a la otra especie perenne, *A. macrostachyum* tiene un valor máximo de *NAPP/B* de 0.51 año⁻¹ y tiempos de renovación de 1,96 años (Tabla 3.2). Este valor prácticamente coincide con el tiempo más bajo

de renovación de la especie invasora. En cambio, la población de *Spartina* situada en la zona no incendiada presenta valores muy inferiores de tasa de renovación (0.10 año^{-1}), que son hasta diez veces más que las especies geófitas y más de cinco veces que *A. macrostachyum*, teniendo unos tiempos de renovación superiores a los 10 años.

3.3.2. Tiempo de permanencia de hojas y tallos de *Spartina densiflora*.

3.3.2.1. Hojas

Los mejores ajustes para las curvas de supervivencias de las hojas vivas fueron exponenciales (Figura 3.2, $p=0.000$), a excepción de la población Sd-1 con mejor ajuste lineal, con coeficientes de regresión R^2 superiores a 0.947. Estos ajustes muestran que el tiempo que transcurre desde que aparece una hoja nueva hasta que muere oscila entre los 209 días (Sd-T) y los 474 días (Sd-O), no habiendo diferencias significativas entre las cuatro poblaciones (KW, $p>0.05$). El valor medio de las cuatro localizaciones fue de 365 ± 61 días.

Los valores calculados a través de la esperanza de vida (cohortes agotadas) oscilaron entre los 139 días (Sd-T) y 357 días (Sd-4), con un valor medio de 246 ± 53 días (Tabla 3.4). Considerando ambas aproximaciones (esperanza de vida y curvas de supervivencia), el valor medio estimado fue de 306 ± 44 días.

Localización	Curvas de	Esperanza de		Valor medio de
	supervivencia	vida		ambas estimas
	Días	N	Días	Días
Sd-1 (t2)	209	23	174	192
Sd-4 (t1)	451*	16	357	404
Sd-O (t1)	474*	43	315	395
Sd-T (t1)	326*	14	139	233

Tabla 3.4. Estima mediante curvas de supervivencia del tiempo de permanencia de hojas vivas, esperanza de vida de hojas vivas y valor medio de ambas aproximaciones (días) para las poblaciones de *S. densiflora*. Entre paréntesis, el tiempo de muestreo en el que se inicia el seguimiento. N: número de hojas vivas al inicio del tiempo de muestreo. *Estimación hecha para $y=1$.

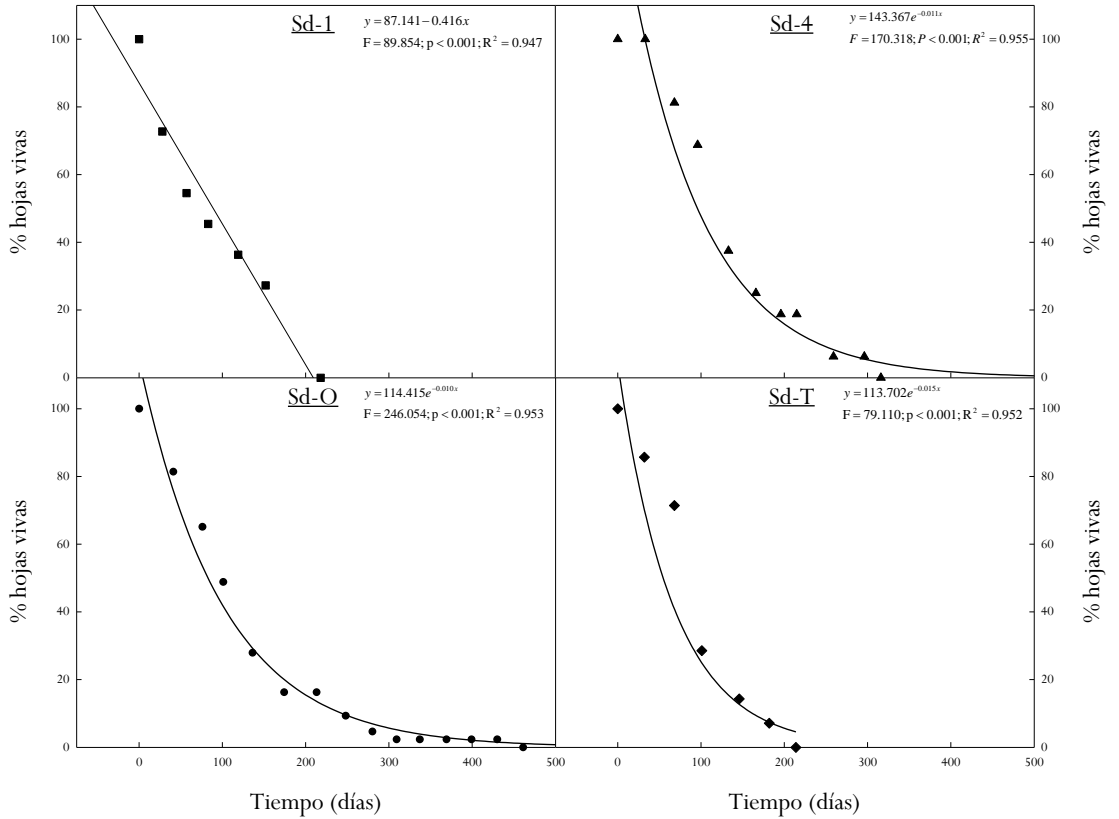


Figura 3.2. Ajuste de las curvas de supervivencias de hojas vivas en cada población.

En cuanto a las hojas muertas, mediante curvas de supervivencia se realizaron estimas del tiempo en que éstas permanecían sin desprenderse de los tallos. Los mejores ajustes fueron lineales, a excepción de la población del Odiel (Sd-O) cuya mejor aproximación fue exponencial (Figura 3.3, $p=0,000$), no habiendo diferencias entre las cuatro poblaciones (ANOVA, $p>0.05$). El coeficiente de regresión R^2 más bajo fue de 0.908 (Sd-T). Estos ajustes muestran que el tiempo necesario para que una hoja muerta se desprenda de la planta fluctúa entre los 374 días (Sd-T) y los 770 días (Sd-4), siendo el valor medio entre los cuatros lugares de muestreo de 841 ± 244 días.

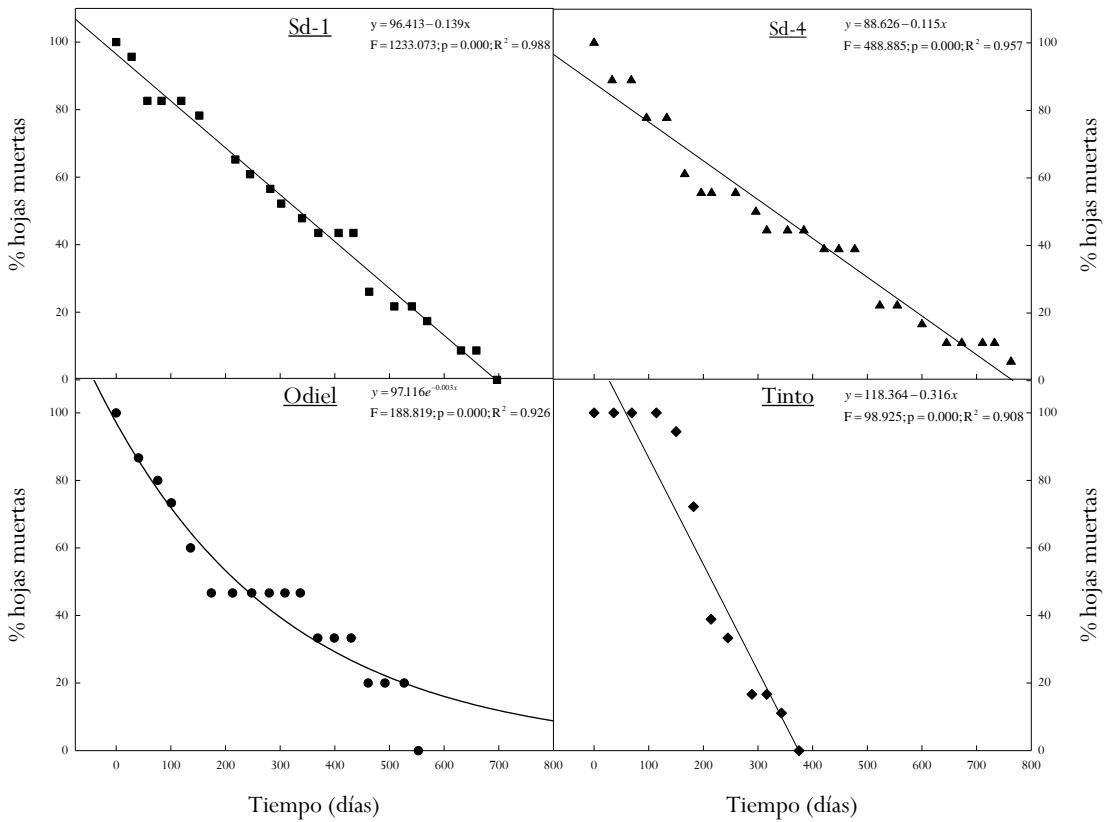


Figura 3.3. Ajuste de las curvas de supervivencias de hojas muertas en cada población.

Los resultados obtenidos para las hojas muertas por medio de la esperanza de vida, con un valor medio de 1814 ± 386 días, presentaron diferencia entre poblaciones, oscilando entre los 795 días (Sd-T) y los 2217 días (Sd-1), y también variaron respecto a los registrados mediante las curvas de supervivencia (Tabla 3.5). El tiempo que las hojas muertas permanecieron en la planta, estimado con los valores de ambas aproximaciones (esperanza de vida y curvas de supervivencia) fue de 1328 ± 280 días.

Localización	Curvas de supervivencia		Esperanza de vida		Valor medio de ambas estimas
	Días	N	Días	Días	
Sd-1 (t2)	694	23	2217	1456	
Sd-4 (t1)	771	18	2570	1671	
Sd-O(t1)	1525*	15	1675	1675	
Sd-T (t1)	375	18	795	585	

Tabla 3.5. Estima mediante curvas de supervivencia del tiempo de permanencia de hojas muertas, esperanza de vida de hojas muertas y valor medio de ambas aproximaciones (días) para las poblaciones de *S. densiflora*. Entre paréntesis el tiempo de muestreo en el que se inicia el seguimiento de las hojas muertas. N: número de hojas iniciales al inicio del tiempo de muestreo.*Estimación hecha para $y=1$.

Aunque los valores obtenidos por ambos métodos difirieron en sus resultados, el tiempo de permanencia de una hoja desde que nace hasta que se desprende osciló entre 1206 días (estimas por curvas de supervivencia) y 2060 días (esperanza de vida). Es decir, entre 3 y 5 veces y media más (con un valor medio para ambas estimas de 1663 días) que el tiempo que tarda en perderse la biomasa aérea de las especies geófitas autóctonas (*Scirpus maritimus*, *Scirpus litoralis* y *Juncus subulatus*), que la renuevan anualmente a través de sus rizomas.

3.3.2.2. Tallos

Tras más de dos años de muestreos, en dos de las cuatro poblaciones de *S. densiflora* aún continuaban estantes algunos tallos muertos. Así, en la población Sd-4, siguieron sin desprenderse completamente el 45% de los tallos muertos y el 25% en la población del río Odiel (Sd-O). En las otras dos localizaciones, toda la biomasa de los tallos muertos inicialmente marcados se desprendió de los rodales de *Spartina* antes de finalizar el periodo de estudio (Tabla 3.6).

Localizaciones	Tallos iniciales	Tallos sin desprenderse
Sd-1 (t2)	13	0
Sd-4 (t2)	11	5
Sd-O (t2)	8	2
Sd-T (t9)	12	0

Tabla 3.6. Tallos muertos marcados en cada población. Entre paréntesis, el tiempo a partir de cuál se realiza el seguimiento de la pérdida de altura en tallos.

En general, para todas las poblaciones, las regresiones realizadas mostraron buenos ajustes (Figura 3.4; $p=0.000$), con coeficientes de regresión R^2 superiores a 0,943 (Tinto) y diferencias

significativas entre poblaciones (ANOVA, $p < 0.05$). El T_{50} (tiempo que debe transcurrir para que se pierda el 50% de la altura inicial del tallo) estuvo próximo a un año (345 ± 63 días), aunque el otro 50% de la biomasa muerta estante pareció más refractaria, necesitando un año y medio para desprenderse completamente de los rodales de *Spartina* (944 ± 220 días). Estos valores oscilaron entre poblaciones, con valores mínimos en las marismas del río Tinto (Sd-T, 510 días), máximos en las marismas del Odiel (Sd-O, 1547 días) e intermedios a estos en las poblaciones del Parque Nacional de Doñana. En cualquier caso, el tiempo en que la biomasa de tallos muertos no se desprendió y permaneció estante en los rodales, osciló entre casi un año y medio y más de cuatro años, tiempo muy superior al que tarda en desprenderse la biomasa aérea de los geófitos autóctonos (*S. maritimus*, *S. litoralis* y *J. subulatus*), que la renuevan anualmente.

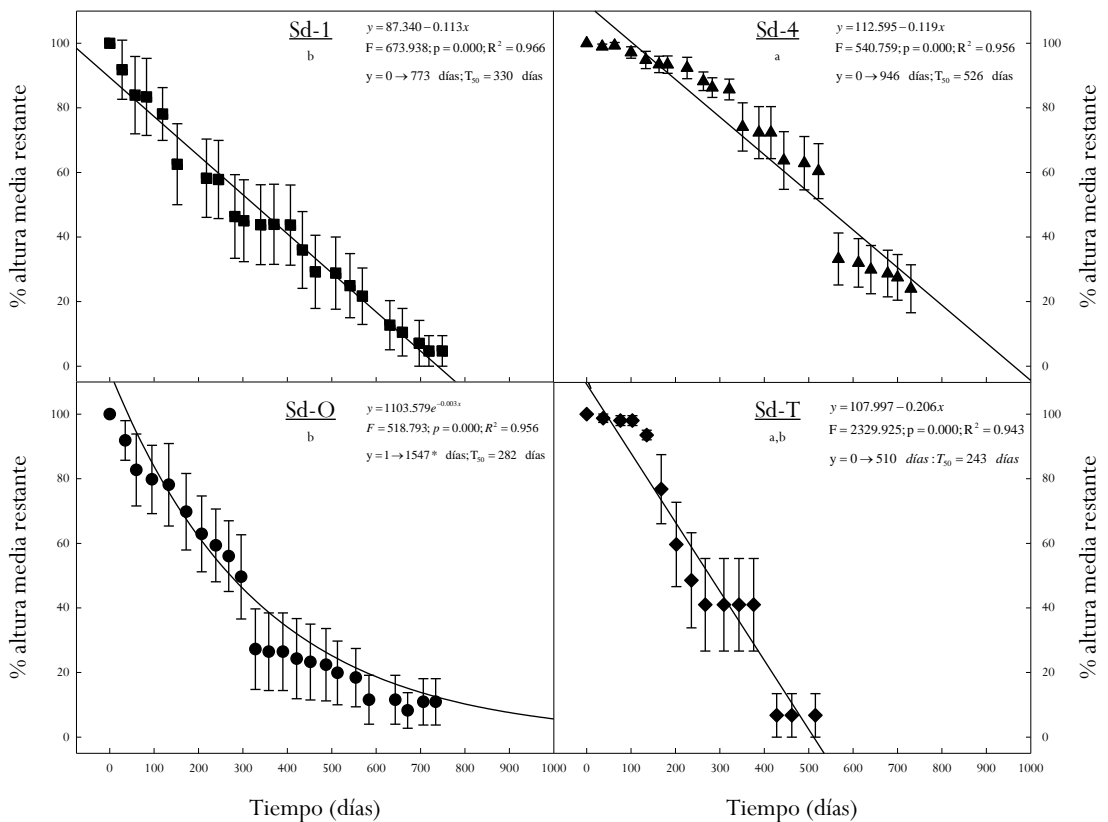


Figura 3.4. Regresiones de las alturas de tallos muertos (%) registradas mensualmente en cada población. *Estimación hecha para $y=1$. Las letras indican diferencias significativas entre las poblaciones (ANOVA, $p < 0.05$).

3.4. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que las marismas estudiadas del Parque Nacional de Doñana invadidas por *S. densiflora* poseen valores más altos de biomasa aérea (B), de producción (NAPP) y un mayor tiempo de renovación (B/NAPP) de esta biomasa que las marismas con presencia de especies autóctonas, como *A. macrostachyum*, *S. maritimus* y *S. litoralis* y *J. subulatus*. Resultados similares presentaron las poblaciones de *S. densiflora* seguidas en el río Tinto.

En todos los casos, los valores obtenidos para la especie invasora, tanto de biomasa (B) como de producción (NAPP), están en el rango de los descritos anteriormente por otros autores e incluso llegan a ser superiores a algunos de ellos (Tabla 3.7). Para las especies nativas, no encontramos referencias con una gran diferencia respecto a nuestros valores, a excepción de *J. subulatus*, pues en nuestro caso la biomasa casi triplicó a la registrada por Espinar (2006) en Doñana. Los máximos de biomasa de las especies nativas se alcanzaron durante los meses de julio y agosto mientras que en la especie invasora, mucho más tardía, durante el otoño.

En cualquier caso, las diferencias en las estimas de los valores de biomasa aérea (B) y producción (NAPP) de las especies estudiadas han podido estar asociadas a variaciones latitudinales, de salinidad, a la propia especie, a la cantidad de nutrientes, al método de estimación usado (en nuestro estudio hemos empleado técnicas destructivas frente a otros datos provenientes de técnicas no destructivas), o la hora de extrapolar los datos (Vera *et al.* 2009). El propio hecho de la invasión, parece favorecer a especies del género *Spartina* en alcanzar mayores valores de producción y biomasa que allí donde son consideradas especies nativas (Qing *et al.* 2012). Para *S. densiflora*, estos valores pueden llegar a depender también de la exposición y de la intensidad de la actividad mareal y los flujos de aguas en canales y caños (Vicari *et al.* 2002). Quizás por ello, los mayores valores de biomasa aérea máxima y mínima se han localizado en una de las poblaciones de *S. densiflora* estabilizada y alejada de la incidencia mareal (Sd-1), seguramente por no estar sometidas a un régimen semidiurno de inundación y, por tanto, a las condiciones ambientales restrictiva que ello conlleva. Al contrario, la mayoría de valores de biomasa aérea más bajos obtenidos en nuestro estudio fueron registrados en poblaciones estabilizadas de bordes de caños y canales, donde *S. densiflora* se ve afectada diariamente por la incidencia mareal.

	Biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	NAPP ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)
<i>S. densiflora</i>		
Figueroa y Castellanos, 1988	3000-7000	
Soriano-Sierra, 1990	1123	
Cunha Lama <i>et al.</i> 1991		100-180
Silva <i>et al.</i> 1993	3575	
Nieva <i>et al.</i> 2001	419-15251	
Vicari <i>et al.</i> 2002	7761	1450
Castillo <i>et al.</i> 2003	12000	
Peixoto y Costa, 2004		2360
Castillo <i>et al.</i> 2008	375-2423	
Vera <i>et al.</i> 2009	1040-1744	706-786
Gonzalez Trilla <i>et al.</i> 2010	2747	2599
Neves <i>et al.</i> 2010	3779	2603-2963
Vicari <i>et al.</i> 2010	1300-1900	
<i>A. macrostachyum</i>		
Berger <i>et al.</i> 1978	400	
Rioual <i>et al.</i> 1996	329	94
Ibáñez <i>et al.</i> 1999	311	294
Curcó <i>et al.</i> 2002		189
Neves <i>et al.</i> 2010	1215	92-1012
<i>S. maritimus</i>		
Lieffers y Shay, 1982	625	
Krisch, 1985	321-1161	
Karagatzides y Hutchinson, 1991	420-553	
de Leeuw <i>et al.</i> 1996	1179	
Ennabili <i>et al.</i> 1998	567	
Espinar, 2006	575-969	
<i>S. litoralis</i>		
Ennabili <i>et al.</i> 1998	232	
Espinar, 2006	1149-1794	
<i>J. subulatus</i>		
Espinar, 2006	348-650	

Tabla 3.7. Estimaciones de biomasa y de producción primaria neta anual (NAPP) publicadas por otros autores para la especie invasora *S. densiflora* y las especies nativas *A. macrostachyum*, *S. maritimus*, *S. litoralis* y *J. subulatus*.

Tras la exposición de *Spartina* al fuego, la capacidad de rebrote de nuevos tallos fue muy elevada y no sólo se recuperaron los niveles de biomasa y de producción, sino que en apenas tres años se alcanzaron valores superiores a los de las poblaciones aledañas ($7478 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ y $3476 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en Sd-f frente a $6087 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ y $588 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en Sd-nf). No pudimos determinar la duración ni la intensidad del incendio, por lo que quizás, el deterioro provocado por el fuego no fue lo

suficientemente importante para dañar los meristemas de los tallos, y los rizomas podrían haber acumulado la cantidad de nutrientes suficientes para rebrotar durante el periodo posterior a esta perturbación (Clakson, 1977, Madanes *et al.* 2007, Vicari *et al.* 2010) al beneficiarse de la ausencia de competidores y del enriquecimiento del medio tras la aparición del fuego (Alba *et al.* 2014). Otros factores, como las características de la marisma y su inundabilidad mareal semidiurna también han podido regular la recuperación tras el incendio. En experimentos realizados en invernaderos con *S. alterniflora*, Lin *et al.* (2002) llegaron a establecer que una lámina de agua de al menos 10 cm sobre suelo era suficiente para proteger a esta especie del impacto del fuego.

El tiempo de renovación de la biomasa aérea (B/NAPP) de *S. densiflora* no sólo fue mayor que el de las especies geófitas locales estudiadas, sino también que el de la especie perenne nativa *A. macrostachyum*, cuyo valor más alto llegó a coincidir con la estima más baja para la especie invasora (1.91 y 1.96 años respectivamente). Así, en cuatro de las cinco poblaciones estudiadas de *Spartina*, el tiempo de renovación duplicó al de las poblaciones de geófitas, alcanzándose el máximo en la población estabilizada sobre un canal mareal (Sd-nf, 10 años). Este valor, próximo al de ecosistemas con predominio de especies arbóreas, hace suponer que la invasión por *S. densiflora* implica no sólo una alteración de la estructura de las marismas ocupadas sino también de la disponibilidad de nutrientes para el ecosistema en su conjunto. Ello podría incluso verse potenciado de manera significativa, con una acentuada retención de nutrientes, tras episodios de fuego.

Tanto para tallos como para hojas, los tiempos de permanencia registrados en este estudio fueron superiores respecto a los encontrados por otros autores para ésta y otras especies del género *Spartina*. En marismas del Odiel, los valores del tiempo de vida de los tallos de *S. densiflora* estimados por Nieva *et al.* (2005) mediante curvas de supervivencia, oscilaron entre los 18 meses en poblaciones de marisma baja y los 25 meses en marisma alta. Vicari *et al.* (2002) establecieron la supervivencia de la cohortes de tallos de *S. densiflora* en más de 18 meses en marismas de Sudamérica, donde esta especie es autóctona. Ese valor, 18 meses, ha sido similar al periodo en que los tallos muertos permanecen estantes en la población estabilizada sobre borde de canal mareal en las marismas del río Tinto (Sd-T), el más bajo de este estudio (510 días). Para *Spartina maritima*, especie autóctona de las marismas del Golfo de Cádiz, y *Spartina alterniflora*, los tallos muertos persisten durante más de 12 meses en poblaciones estabilizadas de bordes de canales mareales en marismas del Odiel y 8 meses en las marismas de Georgia, respectivamente (Castellanos *et al.* 1998; Dai y Weigert, 1996). Esta última especie mantiene sus hojas en la planta

entre los 40 – 80 días según se localice en una marisma baja o alta (Dai y Wiegert, 1996). Si valoramos, por tanto, el tiempo de permanencia de hojas y de tallos muertos en los rodales de *S. densiflora* de las poblaciones de estudio, sí parece quedar constatado el secuestro al menos de materia orgánica por parte de esta especie, invasora en nuestras latitudes. Una hoja muerta de *Spartina* permanece sobre su tallo 1328 ± 280 días, y desde que nace hasta que se desprende, casi cuatro años y medio (1633 ± 286 días). Un tallo muerto de esta especie tarda en separarse completamente de su rodal 944 ± 220 días; casi 600 días en eliminar el 50% de su biomasa más refractaria. Una estima media conjunta para hojas y tallos muertos es superior por tanto a los tres años, valor por encima de las estimas obtenidas mediante los tiempos de renovación de la biomasa aérea (en torno a los dos años) en cuatro de las cinco poblaciones de *Spartina* estudiadas. Este acúmulo de materia muerta estante puede suponer hasta el 70% del total de biomasa que esta especie exótica acumula y proporcionar el combustible necesario para la propagación de un fuego (Madanes *et al.* 2007).

Nuestros resultados muestran que *Spartina* posee valores superiores de biomasa aérea (B) y producción (NAPP) y valores inferiores de $NAPP/B$ en comparación con las especies autóctonas, junto con tiempos de permanencia de hojas y tallos más altos que *S. maritimus*, *S. litoralis* y *J. subulatus*. En este sentido, Vera *et al.* (2009) determinan que la emergencia y la mortalidad de las hojas y tallos de *S. densiflora* no están relacionadas con los efectos de las inundaciones de las mareas u otro fenómeno no estacional, sino probablemente con la variación de las condiciones ambientales y del control en la accesibilidad de los recursos, lo que según nuestros datos parece estar en consonancia también con los elevados valores de biomasa aérea (B) y producción (NAPP) encontrados, y confirman su potencial invasor en las marismas del Parque Nacional de Doñana.

3.5. CONCLUSIONES

- Los valores de biomasa aérea (B) y producción primaria (NAPP) obtenidos resultaron ser mucho más altos en *S. densiflora* que en las especies autóctonas estudiadas. Especialmente elevados han sido los valores de biomasa aérea y producción en poblaciones de *Spartina* aisladas de la influencia mareal.
- Los tiempos de renovación de la biomasa aérea ($B/NAPP$) de *S. densiflora* no sólo fueron mayores que los de las especies geófitas locales estudiadas, sino también que los de la

especie perenne nativa *A. macrostachyum*, cuyo valor máximo llegó a coincidir con la estima más baja para la especie invasora.

- Tras la exposición de *Spartina* al fuego, la capacidad de rebrote de nuevos tallos aéreos fue muy elevada y no sólo se recuperaron los niveles de biomasa aérea y de producción, sino que se alcanzaron valores superiores a los de las poblaciones aledañas de esta misma especie.
- Los largos tiempos de permanencia de hojas y tallos estantes muertos en los rodales de *S. densiflora* están en consonancia con las bajas tasas de renovación de su biomasa aérea. Ello unido a sus elevados valores de producción confirman el potencial invasor de esta especie y resaltan su capacidad para secuestrar materia orgánica (viva y muerta) en los ambientes que invade, lo que podría favorecerse tras episodios de fuego.

3.6. **BIBLIOGRAFÍA**

Alba, C.; Skálová, H.; McGregor, K.F.; D'Antonio, C.; Pysek, P. (2014). Native and exotic plant species respond differently to wildfire and prescribed fire as revealed by meta-analysis. *Journal of Vegetation Science* **32**, 102-113.

Adam, P. (1990). *Saltmarsh Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Berger, A.; Corre, J. J.; Heim, G. (1978). Structure, productivité et régime hydrique de phytocenoses halophiles sous climat méditerranéen. *La Terre et la Vie* **32**, 241–278.

Bortolus, A. (2006). The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* **33**, 158–168.

Castellanos, E.M.; Heredia, C.; Figueroa, M.E.; Davy, A.J. (1998). Tiller dynamics of *Spartina maritima* in successional and non-successional mediterranean salt marsh. *Plant Ecology* **137**, 213–225.

Castillo, J.M.; Rubio-Casal, A.E.; Luque, T.; Figueroa, M.E.; Nieva, F.J. (2003). Intratusssock shoot distribution and biomass of *Spartina densiflora* Brongn. in an invaded salt marsh. *Lagascalia*, **23**, 61-73.

Castillo, J.M.; Mateos-Naranjo, E.; Nieva, F.J.; Figueroa, M.E. (2008). Plant zonation at salt marshes of the endangered cordgrass *Spartina maritima* invaded by *Spartina densiflora*. *Hydrobiologia*, **614**, 363-371.

Castillo, J.M.; Rubio-Casal, A.E.; Figueroa, M.E. (2010). Cordgrass Biomass in Coastal Marshes. En: *Biomass*. M. Momba and F. Bux (Eds.). Sciyo. Croatia. pp. 1 – 27.

Clakson, B.R. (1977). Vegetation recovery following fire in two Waikato peatlands at Whangamarino and Moanatuatua. *New Zealand Journal of Botany* **35**, 167–179.

Curcó, A.; Ibáñez, C.; Day, J.W.; Prat, N. (2002) Net primary production and decomposition of salt marshes of the Ebre delta (Catalonia, Spain). *Estuaries* **25**, 309–324.

da Cunha Lana, P.C.; Guiss, C.; Disaró, S.T. (1991). Seasonal variation of biomass and production dynamics for above and below ground components of a *Spartina alterniflora* marsh in the euhaline sector of Paranaguá Bay (SE Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **32**, 231–241.

Dai, T.; Wiegert, R. G. (1996). Ramet population dynamics and net aerial primary production of *Spartina alterniflora*. *Ecology* **77**, 276–288.

de Leeuw, J.; Wielemaker, A.; de Munck, W.; Herman, P. M. J. (1996). Net aerial primary production (NAPP) of the marsh macrophyte *Scirpus maritimus* estimated by a combination of destructive and non-destructive sampling methods. *Vegetatio* **123**, 101-108.

Ennabili, A.; Atera, M.; Radoux, M. (1998). Biomass production and NPK retention in macrophytes from wetlands of the Tingitan Peninsula. *Aquatic Botany* **62**, 45- 56.

Espinar, J.L. (2004). Ecology of emergent macrophytes in the Doñana marsh. Ph.D. Thesis, University of Sevilla, Spain, 214pp.

Fernández, J.B.; García Novo, F. (2007). High-intensity versus low-intensity restoration alternatives of a tidal marsh in Guadalquivir estuary, SW Spain. *Ecological Engineering* **30**, 112-121.

Figueroa, M.E.; Castellanos, E.M. (1988). Vertical structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in mediterranean marshes. En: *Plant form and vegetation structure*. M.J.A. Werger; P.J.M. van der Aart & H.J. During; J.T.A. Verhoeven. (Eds.). SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. pp. 105-108.

González Trilla, G.; Marcovecchio, J.; Kandus, P.; Vicari, R.; De Marco, S. (2010). Net Primary Productivity of *Spartina densiflora* Brong in an SW Atlantic Coastal Salt Marsh. *Estuaries and Coasts* **33**, 953–962.

Ibáñez, C; Day, J. W.; Pont, D. (1999). Primary production and decomposition of wetlands of the Rhône Delta, France: interactive impacts of human modifications and relative sea level rise. *Journal Coastal Research* **15**, 717–731.

Karagatzides, J. D.; Hutchinson, I. (1991). Intraspecific comparisons of biomass dynamics in *Scirpus americanus* and *Scirpus maritimus* on the Fraser River delta. *Journal of Ecology* **79**, 459-476.

Krisch, H. (1985). Biomasseproduktion und edaphische Verhältnisse von *Bolboschoenus maritimus* Beständen des Greifswalder Bodden. *Limnologica* **16**, 277-295.

Lieffers, V. J.; Shay, S. (1982). The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var *paludosus*. *Canadian Journal of Botany* **59**, 118 – 121.

Lin, Q.I.; Mendelsohn, A.; Carney, K.; Bryner, N.P.; Walton, W.D. (2002). Salt marsh recovery and oil spill remediation after in situ burning: effects of water depth and burn duration. *Environmental Science Technology* **36**, 576–581.

Madanes, N.; Fischer, S.; Vicari, R. (2007). Fire effects on a *Spartina densiflora* salt marsh in the floodplain of the Paraná River, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* **80**, 187–199.

Neves, J. P.; Simões, M. P.; Ferreira, L. F.; Madeira, M.; Gazarini, L.C. (2010). Comparison of Biomass and Nutrient Dynamics Between an Invasive and a Native Species in a Mediterranean Saltmarsh. *Wetlands* **30**, 817–826.

Nieva, F.J.; Diaz-Espejo, A.; Castellanos, E.M.; Figueroa, M.E. (2001) Field variability of invading populations of *Spartina densiflora* Brong. grown in different habitats of the Odiel marshes (SW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **52**, 515–527.

Nieva, F.J.; Castellanos, E.M.; Castillo, J.M.; Figueroa, M.E. (2005). Clonal growth and tiller demography of the invader cordgrass *Spartina densiflora* Brong. at two contrasting habitats in SW European salt marshes. *Wetland* **25**, 122–129.

Peixoto, A.; Costa, C. (2004). Produção primária líquida aérea de *Spartina densiflora* Brong. (Poaceae) no estuário da laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil. *IHERINGIA. Série Botânica* **59**, 27–34.

Rioual, P.; Torre, F.; Pont, D. (1996). Primary production of Salicornia-type vegetation within the Rhone Delta, p. 6.55– 6.71. In: *Impact of Climatic Change on Northwestern Mediterranean Deltas, Volume 1. Final Report*. LIM, Universitat Politècnica de Catalunya, Barcelona, Spain.

Silliman, B.R.; Bortolus, A. (2003). Underestimation of *Spartina* productivity in western Atlantic marshes: marsh invertebrates eat more than just detritus. *OIKOS* **101**, 549–554.

Silva, C. P.; Pereira, C. M. P.; Dorneles, J. P. P. (1993). Especies de gramíneas e crescimento de *Spartina densiflora*, Brong. em una marisma da Laguna das Patos, Rs, Brasil. *Caderno de Pesquisa (Ser. Bot.)* **5**, 95-108.

Soriano-Sierra, E. J. (1990). Ecosistemas de marisma, III, A produção primaria. *II Simposio de Ecosistemas de Costa Sul e Sudeste Brasileira: estrutura, função e manejo*. ACRESP Sao Paulo.

Suzuki, J.; Hutchings, M. J. (1997). Interactions between shoots in clonal plants and the effects of stored resources on the structure of shoot populations. En: *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. H. de Kroon and J. van Groenendael (eds.) Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp 311–329.

Vera, F.; Gutiérrez, J.L.; Ribeiro, P. D. (2009). Aerial and detritus production of the cordgrass *Spartina densiflora* in a southwestern Atlantic salt marsh. *Botany* **87**, 482–491.

Vicari, R.L.; Fischer, S.; Madanes, N.; Bonaventura, S.M.; Pancotto, V. (2002) Tiller population dynamics and production on *Spartina densiflora* (Brong) on the floodplain of the Parana River, Argentina. *Wetlands* **22**, 347–354.

Vicari, R.L.; Fischer, S.; Madanes, N.; Bonaventura, S.M. (2010). Changes in biomass and structure after a fire in *Spartina densiflora* brong. marshes on the floodplain of the Paraná River, Argentina. *River Research and Applications* **26**, 297–304.

CAPITULO 4

Lixiviado y descomposición

4.1. INTRODUCCIÓN

Las marismas son uno de los sistemas acuáticos más productivos dominadas por macrófitas emergentes (Bouchard y Lefeuvre, 2000; Sanmartí y Menéndez, 2007; Simões *et al.* 2011). Realizan importantes funciones en los ecosistemas, al ser fuentes, sumideros y transformadores de muchos tipos de materiales orgánicos e inorgánicos, participando en el reciclado y descomposición de los nutrientes (Maie *et al.* 2006; Sousa *et al.* 2008).

En climas templados, la mayor parte de la biomasa aérea y de los tejidos vegetales es reciclado anualmente acumulándose en el sedimento, y sólo un pequeño porcentaje es consumido directamente por herbívoros (Teal, 1962; Mann, 1972; Sanmartí y Menéndez, 2007; Van der Moortel *et al.* 2012).

El reciclado de los nutrientes es realizado por medio de la descomposición del material vegetal, pudiéndose resumir en diferentes procesos que ocurren simultáneamente como: (1) el lixiviado de compuestos solubles, (2) la oxidación y digestión microbiana de componentes refractarios (celulosa, lignina) y (3) la fragmentación física y biológica (Godshalk y Wetzel, 1978; Brinson *et al.* 1981; Valiela *et al.* 1985; Davies *et al.* 2003).

La fase inicial de lixiviación se define como la liberación natural de las sustancias químicas solubles de los suelos y de los tejidos biológicos (Ostojic *et al.* 2013), produciéndose en éstos la pérdida rápida de biomasa tanto en condiciones aerobias como anaerobias, liberando compuestos orgánicos (azúcares, ácidos orgánicos, proteínas, fenoles, etc.) como minerales (K, Ca, Mg,...). Esta fase suele comprender desde las pocas horas de estar en contacto con el agua hasta semanas (Davies *et al.* 2006; Van der Moortel *et al.* 2012).

La descomposición se puede ver afectada tanto por condiciones físicas como químicas del medio, por propiedades bioquímicas del propio detrito, además de las condiciones ambientales como el periodo de inundación, la abundancia de descomponedores, temperatura, pH, potencial redox, textura del suelo, etc. (Simões *et al.* 2011; Hata *et al.* 2012; Van der Moortel *et al.* 2012).

Durante los procesos de descomposición de la biomasa, los elementos minerales esenciales liberados juegan una parte fundamental del ciclo de nutrientes, al pasar a formar parte del material detrítico que puede actuar como fuente importante de energía para los descomponedores (Gallardo y Merino, 1993; Foote y Reynolds, 1997). Por lo tanto, es necesario mantener un equilibrio entre deposición y descomposición que ayude a regular la acumulación de materia orgánica dentro del ecosistema (Olson, 1963; Dutta y Agrawal, 2001).

Debido tanto a la producción como a la capacidad de acumular materiales y sedimentos, las marismas y los humedales, en general, son particularmente susceptibles a la colonización de plantas invasoras (Zedler y Kercher 2004). La invasión de especies exóticas puede propiciar en ocasiones la formación de rodales monoespecíficos a expensas de las especies nativas, produciendo alteraciones y haciendo más vulnerable al medio (Garbutt y Wolters, 2008). Este es el caso de la gramínea exótica de origen sudamericano *Spartina densiflora* (Bortolus, 2006), que en los últimos años está colonizando y dispersándose por marismas del SW de la Península Ibérica, llegando a formar en algunos casos comunidades monoespecíficas conocidas como “mares de *Spartina*” (Figuerola y Castellanos, 1988; Castellanos *et al.* 2010; Luque *et al.* 2006; Mateos-Naranjo *et al.* 2006). Actualmente, se encuentra en los límites del Parque Nacional de Doñana, poniendo en peligro el equilibrio del ecosistema en todos sus niveles.

Por lo tanto, para el control o erradicación de las plantas exóticas invasoras y el desarrollo en las comunidades invadidas por éstas, es importante comparar la descomposición y liberación de los nutrientes, para detectar cómo puede afectar la alteración del medio la colonización de la invasora y el desplazamiento de las especies autóctonas (Hata *et al.* 2012).

Nuestro objetivo es conocer si *S. densiflora* altera el ciclo de nutrientes del ecosistema y ralentiza la liberación de éstos al medio cuando lo comparamos con otras especies geófitas autóctonas como *Scirpus maritimus*, *Scirpus litoralis* y *Juncus subulatus*.

La lixiviación también juega un papel fundamental en el proceso de descomposición, pero debido al corto espacio de tiempo en el que se produce, se ha optado por la realización de ensayos en el laboratorio bajo condiciones controladas.

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

4.2.1. Experimento de lixiviación

En verano de 2011, se recolectó material de *Spartina densiflora* y de otras tres especies presentes en el Parque Nacional de Doñana, *Scirpus maritimus*, *Scirpus litoralis* y *Juncus subulatus*. La elección de estas tres se debe principalmente a que son especies autóctonas con las que la invasora puede llegar a competir por el hábitat, ya que se localizan en zonas húmedas, canales y zonas inundadas, pudiendo ser desplazadas por *Spartina*.

En el laboratorio se preparó el material, separando primeramente las hojas. En los casos de *J. subulatus*, que tiene hojas caulinares y *S. litoralis*, con hojas basales muy reducidas, se utilizaron tallos fotosintéticos al carecer ambas de hojas útiles para nuestro propósito en este experimento. El material se lavó con agua desionizada y depositado sobre papel secante durante 24 horas. Seguidamente se pesaron 10 g de material fresco de cada especie y fueron introducidos en botes de polietileno de 500 ml, a los que fue añadida agua desionizada, quedando la biomasa totalmente sumergida (Maie et al, 2010; Van de Moortel et al., 2012). Para evitar la actividad de microorganismos se añadió azida sódica (NaN_3), un compuesto químico que inhibe la respiración, en una solución al 1% con agua desionizada (Davies et al., 2003). Otras tantas muestras con materia vegetal se prepararon con el mismo método, pero sin añadirle azida, con el fin de conocer el diferente lixiviado producido bajo distintos tratamientos con y sin azida. En total se prepararon 3 réplicas con materia vegetal para cada uno de los tratamientos (con y sin azida), por 5 tiempos (1, 2, 5, 12 y 21 días), y para cada una de las cuatro especies.

Del mismo modo y como control, se dispusieron al inicio del experimento botes con agua desionizada sin materia vegetal. Tres contenían agua desionizada + azida que se utilizaron para determinar la composición del disolvente empleado, y analizado como t0; otros tres con agua desionizada + azida, y otros tantos con agua desionizada solo. Estos seis últimos se recogieron tras los 21 días que duró el experimento para conocer posibles variaciones en su contenido inicial al cabo de este período.

Las muestras con las muestras vegetales se depositaron en oscuridad a temperatura constante de 25 °C. En los días 1, 2, 5, 12 y 21 desde inicio del experimento, se retiraron para su análisis tres

réplicas con cada especie con un volumen de 500 ml de agua desionizada y otras tres con agua desionizada + azida (Davies *et al.* 2003). Tras el periodo de incubación, las hojas se retiraron de los frascos y se lavaron con agua desionizada. Posteriormente fueron secadas a peso contante a 80 °C durante 48 h (J.P. SELECTA DRY-BIG 2002972) y pesadas con una balanza de precisión de 0.1 mg (COBOS A-220-CSI).

Los parámetros analizados en el material vegetal y en la solución fueron: concentración de carbono, nitrógeno y fósforo totales. El carbono del lixiviado se determinó mediante combustión catalizada de las muestras a 680 °C y medida del CO₂ generado con un detector de infrarrojo no dispersivo, acorde a normas ISO 8245: 1987 (E) y ASTM D 2579-93. El fósforo se determinó mediante espectrofotometría uv/v. Para el nitrógeno total, tanto para el lixiviado como para el análisis de las hojas se empleó el procedimiento Kjeldahl estándar por titulación volumétrica mediante la digestión con sulfúrico-salicílico, destilación y valoración. El contenido de carbono de las hojas se determinó usando el método de ignición seca. El material se incineró en una mufla a una temperatura de 550 ± 50 °C, hasta peso constante. La pérdida de peso por incineración o calcinación representa los sólidos volátiles. El contenido de carbono se tomó como el 50 % del peso libre de cenizas (Cn) (Gallardo y Merino, 1993). El fósforo se determinó por espectroscopía de emisión de plasma de acoplamiento inductivo con espectrómetro de emisión óptica (ICP/OES).

Como el material utilizado no se secó previamente en la estufa para evitar alterar los procesos de lixiviado, se calculó la relación peso seco/peso fresco con 75 hojas de cada especie, pesadas individualmente antes y después de ser secadas (80 °C, 48 h).

4.2.2. Experimento de descomposición

Durante 2009, se recolectó material vegetal de *Spartina densiflora*, *Juncus subulatus*, *Scirpus maritimus*, *Scirpus litoralis* y *Arthrocnemum macrostachyum* en el Parque Nacional de Doñana. Una vez en el laboratorio, se separaron los tallos, hojas y raíces-rizomas, se lavaron y se secaron al aire. Para poder diferenciar el efecto de la macrofauna y meiofauna detritívora, se emplearon dos tipos de bolsas de nylon con distinta luz de malla, de 1 mm (en adelante “malla fina”, MF) y de 3 mm (“malla gruesa”, MG). En cada bolsa se depositaron 5 g de peso fresco, unas con biomasa aérea y otras con biomasa enterrada. De los 5 g de biomasa aérea, se calculó la relación del peso de la parte aérea entre tallos y hojas para *S. densiflora* y *S. maritimus*. Así, para *Spartina* de los 5 g de la biomasa aérea, 3.1 g se correspondían a biomasa de tallos y 1.9 g a hojas. Para *S. maritimus*, la relación fue

de 3.9 g de biomasa de tallos por 1.1 g de hojas. Para *A. macrostachyum* se emplearon solo los segmentos foliares de las ramas, mientras que para *J. subulatus* y *S. litoralis* se usaron los tallos como biomasa aérea, como se ha expuesto en el apartado 4.2.1.

Una vez rellenas las bolsas se depositaron en dos pequeñas planicies próximas al lucio del Membrillo. La primera de ellas se encontraba a escasos metros del río Guadalquivir (influencia mareal), en adelante, “lado mareal”. La segunda localización estaba situada hacia el interior de la denominada “Montaña del Río”, donde la afección pluvial es más significativa, en adelante “lado no mareal”.

Se dispusieron cuatro réplicas por fracción vegetal, especie, localidad y malla. Las bolsas que contenían biomasa enterrada se depositaron bajo la superficie del suelo, a una profundidad aproximada de 10 cm. El tiempo cero (t0) empezó a contar a partir del 26 de octubre de 2009 cuando fueron colocadas inicialmente las muestras. Las primeras tres muestras se recogieron aproximadamente cada 15 días desde el inicio del experimento (t1=16, t2=35 y t3=50 días). Eso es debido a que se corresponde con una fase más intensa de lixiviado y descomposición. Las siguientes fechas de recogida se hicieron coincidir con cada una de las estaciones, a excepción del invierno, ya que durante esos meses desciende la actividad descomponedora de la macro y microfauna. Con la recogida de los tiempos t6 y t9 se cierran cada ciclo anual, correspondiéndose con la estación otoñal. Por tanto, las restantes recogidas de muestras se efectuaron a los 223 d (t4, primavera 2011), 324 d (t5, verano 2011), 386 d (t6, otoño 2011), 605 d (t7, primavera 2012), 688 d (t8, verano 2011) y 757 d (t9, otoño 2012). Se depositaron en el campo un total de 1440 bolsas.

A medida que las bolsas se recolectaban del campo se fueron conservando a -20 °C en el laboratorio, hasta el momento de su preparación para realizar todos los análisis conjuntamente. Antes del análisis de los nutrientes de la biomasa, las muestras fueron lavadas cuidadosamente debido al barro acumulado en estas partes vegetales durante el tiempo que fueron expuestas en el medio. Para evitar la pérdida de biomasa durante la fase de lavado, se utilizaron unos tamices con diferentes luces de malla (0.5, 1 y 2 mm) dispuestos en serie. Posteriormente fueron secadas a peso constante 80 °C durante 48 h (J.P. SELECTA DRY-BIG 2002972) y pesadas con una balanza de precisión de 0.1 mg (COBOS A-220-CSI).

Para todas las especies menos *A. macrostachyum*, se analizaron carbono orgánico total (COT), nitrógeno (N), fósforo (P), celulosa (Cl) y lignina total (L). Los análisis se hicieron para las muestras de la malla de 3 mm de los tiempos t0 (blanco), t3, t4, t5, t6 y t8. Para t3 no se analizó celulosa ni lignina. Los resultados se expresan en concentraciones como porcentaje respecto de la biomasa seca original (%).

El contenido de carbono de las hojas se determinó usando el método de ignición seca. El material se incineró en una mufla a una temperatura de 550 ± 50 °C, hasta peso constante. La pérdida de peso por incineración o calcinación representa los sólidos volátiles. El contenido de carbono se tomó como el 50 % del peso libre de cenizas (Cn) (Gallardo y Merino, 1993). Para el nitrógeno total, se empleó el procedimiento Kjeldahl estándar por titulación volumétrica mediante la digestión con sulfúrico-salicílico, destilación y valoración. El fósforo se determinó por espectroscopía de emisión de plasma de acoplamiento inductivo con espectrómetro de emisión óptica (ICP/OES).

La celulosa se estimó mediante la digestión de las muestras con soluciones de ácido sulfúrico e hidróxido de sodio, obteniéndose el resultado por diferencia de pesos después de la calcinación del residuo. La lignina se determinó mediante la digestión de la muestra con solución de bromuro de hexadeciltrimetilamonio, posteriormente se desecó el residuo y se volvió a atacar con ácido sulfúrico, se calentó en estufa, y se obtuvo el resultado por diferencias de pesos después de la desecación.

4.2.3. Análisis de datos

4.2.3.1. Experimento de lixiviación

Para detectar si hay diferencias entre el contenido de materia orgánica remanente en los tratamientos con y sin azida, se empleó el test T-Student. En el caso que no se cumplieran los supuestos de normalidad y de homogeneidad de la varianza, los datos fueron transformados ($\ln x$, \sqrt{x} , $1/x^2$). Si tras esto se seguían sin cumplir los supuestos, se optó por una metodología no paramétrica como la U de Mann – Whitney (MW). Para los componentes iniciales presentes en la materia seca como en la disolución (carbono, nitrógeno y fósforo), se procedió con la misma metodología.

Para conocer las diferencias del contenido de los elementos estudiados (carbono, nitrógeno y fósforo totales) en la materia seca remanente en los tratamientos con y presencia sin azida, se efectuó un análisis de la varianza (ANOVA) y se empleó T-Tukey si se encontraban diferencias entre las especies. Si no se cumplían los supuestos de los test paramétricos, se transformaron los valores (\sqrt{x}). Si se mantenían sin verificar, se optó por pruebas no paramétricas como el test de Kruskal – Wallis (KW) y las pruebas *post hoc* se realizaron mediante la U de Mann – Whitney (MW).

Para conocer la relación entre el tiempo (días) y el porcentaje de materia orgánica seca remanente tras el proceso de lixiviación, así como del contenido de los elementos estudiados tanto en la disolución como en el material vegetal en ambos tratamientos (con/sin azida), se han intentado hallar las mejores aproximaciones, que en nuestro caso serían lineales ($y = a + bx$), potenciales ($y = a^{bx}$) y exponenciales ($y = e^{-kt}$), al obtener valores significativos.

Todos análisis se llevaron a cabo utilizando el programa SPSS para Windows (IBM SPSS Statistics 21.0.).

4.2.3.2. Experimento de descomposición

Se ha utilizado la T-Student para ver si existen diferencias entre el porcentaje de materia orgánica remanente entre los distintos tipos de mallas y las diferentes localizaciones. Los datos fueron transformados ($\ln x$, $1/x$, x^2 , x^3) si no se daban los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza. Si continuaban sin cumplirlos, se realizaron pruebas no paramétricas como la U de Mann – Whitney (MW). Para los componentes iniciales (lignina, celulosa, COT, nitrógeno y fósforo), se siguió la misma metodología.

El análisis de la varianza (ANOVA) con la T de Tukey como prueba *post hoc* se ha realizado para ver si existen diferencias entre el contenido inicial de celulosa, lignina, TOC, nitrógeno y fósforo en las muestras de biomasa aérea y enterrada al inicio del experimento entre las cuatro especies vegetales (*S. densiflora*, *J. subulatus*, *S. maritimus* y *S. litoralis*). El test de Kruskal – Wallis (KW) y las pruebas *post hoc* mediante la U de Mann – Whitney (MW) se emplearon en el caso de no cumplir con los supuestos de los test paramétricos.

Para conocer la relación entre el tiempo (días) y el porcentaje de materia orgánica seca sin descomponer respecto a la inicial (tanto aérea como enterrada) como del resto de los componentes iniciales, se ha seguido el modelo de descomposición de primer orden propuesto por Olson (1963):

$$y = e^{-kt}$$

donde y es la proporción de la masa inicial no descompuesta en el tiempo t , y k es la tasa de descomposición. A partir de aquí, se han calculado los T_{50} (tiempo necesario para reducir la biomasa inicial un 50 %), T_{95} (tiempo necesario para reducir la biomasa inicial un 95 %) y T_{99} (tiempo necesario para reducir la biomasa inicial un 99 %) como $0,6931/k$, $3/k$ y $5/k$, respectivamente.

Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el programa SPSS para Windows (IBM SPSS Statistics 21.0.).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Resultados del experimento de lixiviación

La relación entre el material vegetal fresco (MF) y seco (MS) fue significativa para todas las especies, lo que permite conocer la proporción entre las cantidades determinadas en los análisis realizados con material seco y fresco utilizado para el experimento (Tabla 4.1).

Especie	Función	R ²	MS/MF
<i>S. densiflora</i>	$y=0.621x + 0.015$	0.7653	0.7 ± 0.0
<i>S. maritimus</i>	$y=0.8598x + 0.0058$	0.854	0.9 ± 0.0
<i>S. litoralis</i>	$y= 0.9117x + 0.0094$	0.9484	1.0 ± 0.0
<i>J. subulatus</i>	$y= 0.9775x + 0.0024$	0.9843	1.0 ± 0.0

Tabla 4.1. Relación peso fresco/peso seco por especie vegetal. Error estándar (\pm SE).

4.3.1.1. Agua

La comparación del contenido de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) de los controles con azida entre el tiempo inicial y final (T0, T21), indicó que no existen diferencias significativas para los tratamientos, demostrando que los elementos determinados en las disoluciones de las muestras procedían exclusivamente de las hojas y no eran resultados de actividades microbiológicas.

En *Scirpus maritimus* no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos con/sin azida para los contenidos de C y N (MW, T-Student, $p > 0.05$), no siendo así para el P (T-Student, $p = 0.002$). El elemento que aumentó considerablemente su contenido en la disolución fue el C, al llegar a alcanzar 371 y 600 veces más que el contenido inicial en ambos tratamientos (sin/con azida respectivamente). Para los otros dos elementos, el aumento de su contenido en las disoluciones fue mucho menor que en el C (Tabla 4.2, Figura 4.1).

	C (mg/L)		N (mg/L)		P (mg/L)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	1.0 ± 0.0	1.6 ± 0.2	3.4 ± 0.8	1.3 ± 0.3	1.6 ± 0.2	0.0 ± 0.0
T21	600.0 ± 102.6	594.3 ± 59.9	43.0 ± 7.6	20.7 ± 1.8	16.7 ± 2.0	9.5 ± 3.1

Tabla 4.2. Concentraciones medias (± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de *Scirpus maritimus*.

Se ha encontrado únicamente una alta correlación para el nitrógeno en disolución con azida y para las disoluciones de fósforo tanto en la presencia/ausencia de azida (Tabla 4.3, Figura 4.1).

	R ²	p-valor	F	Función
N azida	0.891	0.016	24.55	$y = 13.994x^{0.439}$
P azida	0.860	0.023	18.496	$y = 7.560x^{0.299}$
P no azida	0.827	0.032	14.333	$y = 5.733x^{0.211}$

Tabla 4.3. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en *S. maritimus*.

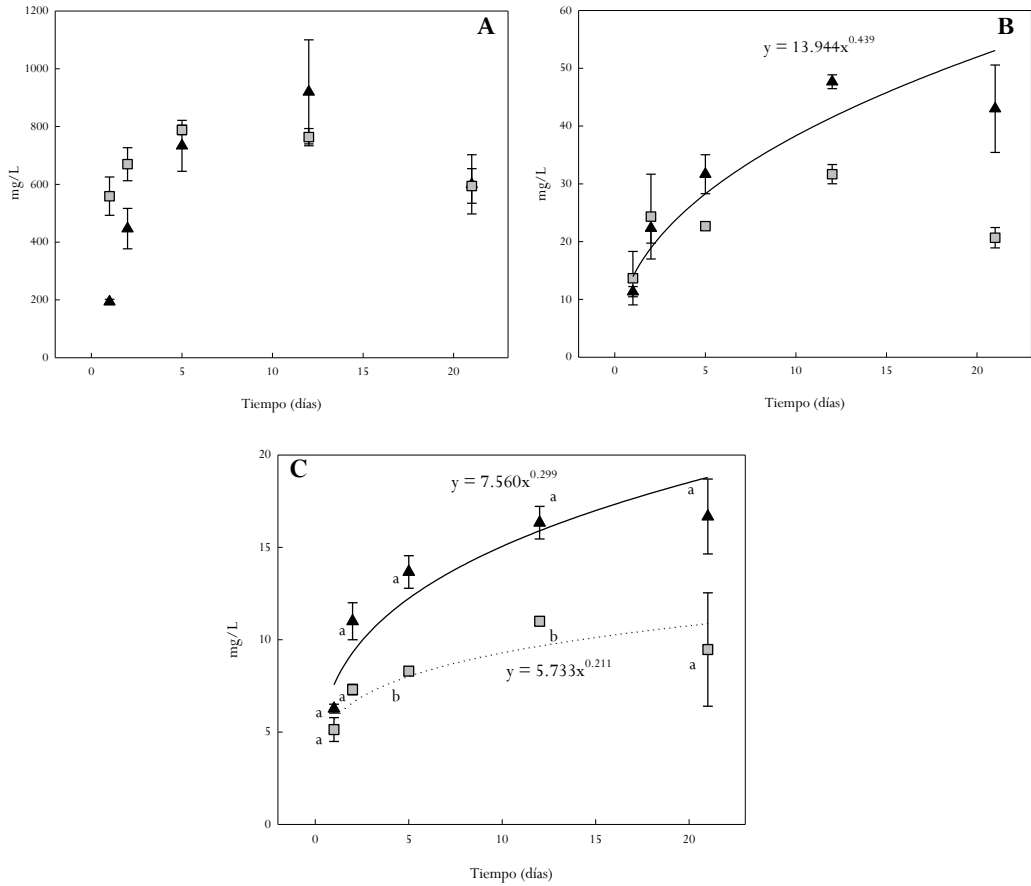


Figura 4.1. Concentraciones medias (mg/L \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de *Scirpus maritimus*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).

Como en el caso anterior, en los contenidos de C y N de las muestras de *Scirpus litoralis* no se hallaron diferencias por tratamiento (T-Student, $p > 0.05$), pero sí para el P (M-W, $p < 0.05$). El elemento de mayor concentración en la disolución correspondió al C, registrándose entre 242 y 436 veces más que el contenido inicial en ambos tratamiento (sin/con azida). Los otros dos elementos también aumentaron su contenido, pero con un menor incremento (Tabla 4.4, Figura 4.2).

	C (mg/L)		N (mg/L)		P (mg/L)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	1.0 ± 0.0	1.6 ± 0.2	3.4 ± 0.8	1.3 ± 0.3	0.1 ± 0.0	0.0 ± 0.0
T21	436.7 ± 31.8	387.3 ± 16.6	34.7 ± 2.9	27.7 ± 2.7	11.0 ± 0.6	6.2 ± 2.4

Tabla 4.4. Concentraciones medias (± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de *Scirpus litoralis*.

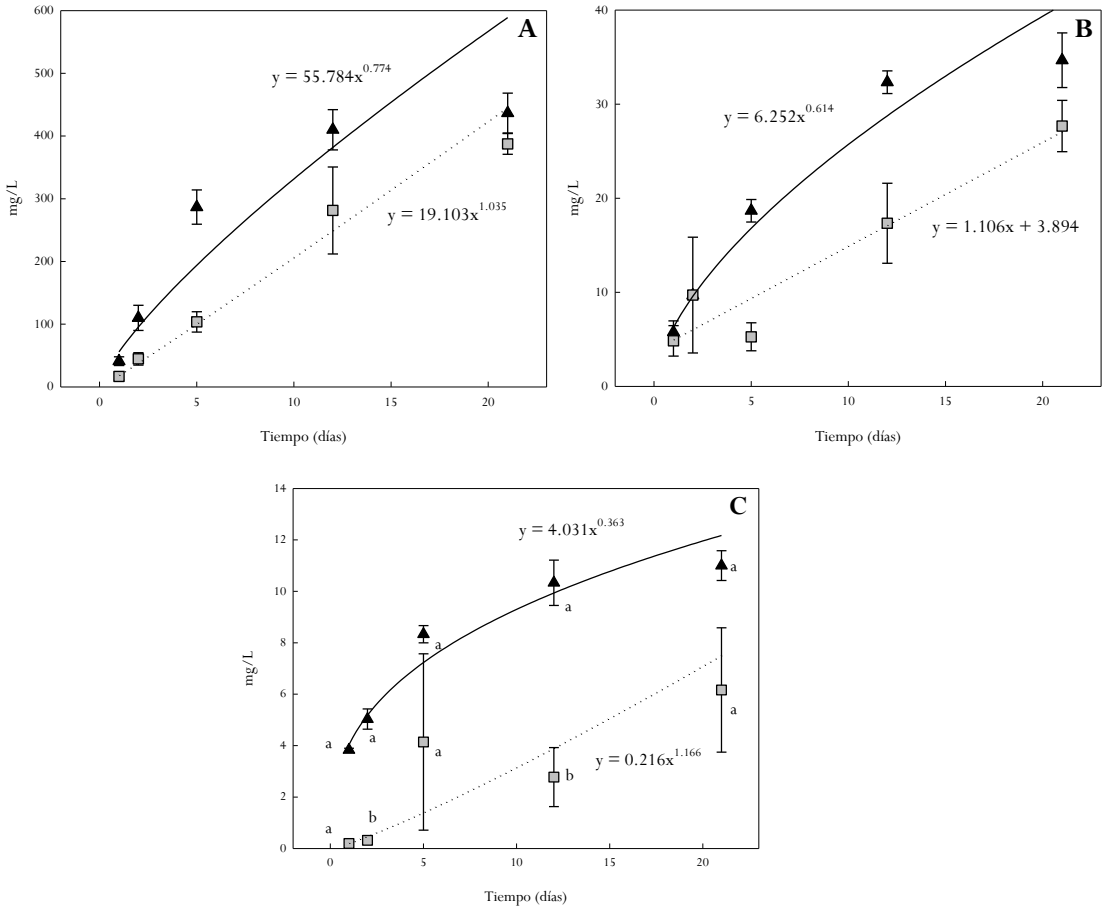


Figura 4.2. Concentraciones medias (mg/L ± ES) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de *Scirpus litoralis*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).

Para el caso de *S. litoralis* se han encontrado correlaciones significativas entre la concentración de las disoluciones y el tiempo para todos los elementos en ambos tratamientos (Tabla 4.5, Figura 4.2).

	R²	p-valor	F	Función
C azida	0.912	0.011	30.955	$y=55.784x^{0.774}$
N azida	0.977	0.002	126.08	$y=6.252x^{0.614}$
P azida	0.959	0.004	69.745	$y=4.031x^{0.363}$
C no azida	0.990	0.002	284.193	$y=19.103x^{1.035}$
N no azida	0.918	<0.001	33.489	$y=1.106x+3.894$
P no azida	0.850	0.026	16.951	$y=0.216x^{1.166}$

Tabla 4.5. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en *S. litoralis*.

Respecto a *Juncus subulatus*, la concentración de estos tres elementos varía entre los dos tipos de tratamientos (T-Student, $p<0.05$). Al igual que en el resto de especies, el elemento con mayor concentración en las disoluciones es el C, del orden de 320 a 1233 veces mayor (sin azida y con azida, respectivamente) que el contenido inicial (Tabla 4.6, Figura 4.3).

	C (mg/L)		N (mg/L)		P (mg/L)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	3.4 ± 0.8	2.0 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0
T21	1233.3 ± 66.7	320.0 ± 65.6	70.0 ± 0.0	48.7 ± 6.7	20.7 ± 0.7	8.0 ± 0.6

Tabla 4.6. Concentraciones medias (± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de *Juncus subulatus*.

En cuanto a la especie *J. subulatus*, solamente se ha encontrado correlación significativa en todos los tratamientos con azida (Tabla 4.7, Figura 4.3).

	R²	p-valor	F	Función
C azida	0.889	0.016	23.937	$y=1.994x + 693.135$
N azida	0.963	0.003	78.399	$y=24.124x^{0.389}$
P azida	0.946	0.005	52.069	$y=8.375x^{0.269}$

Tabla 4.7. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en *J. subulatus*.

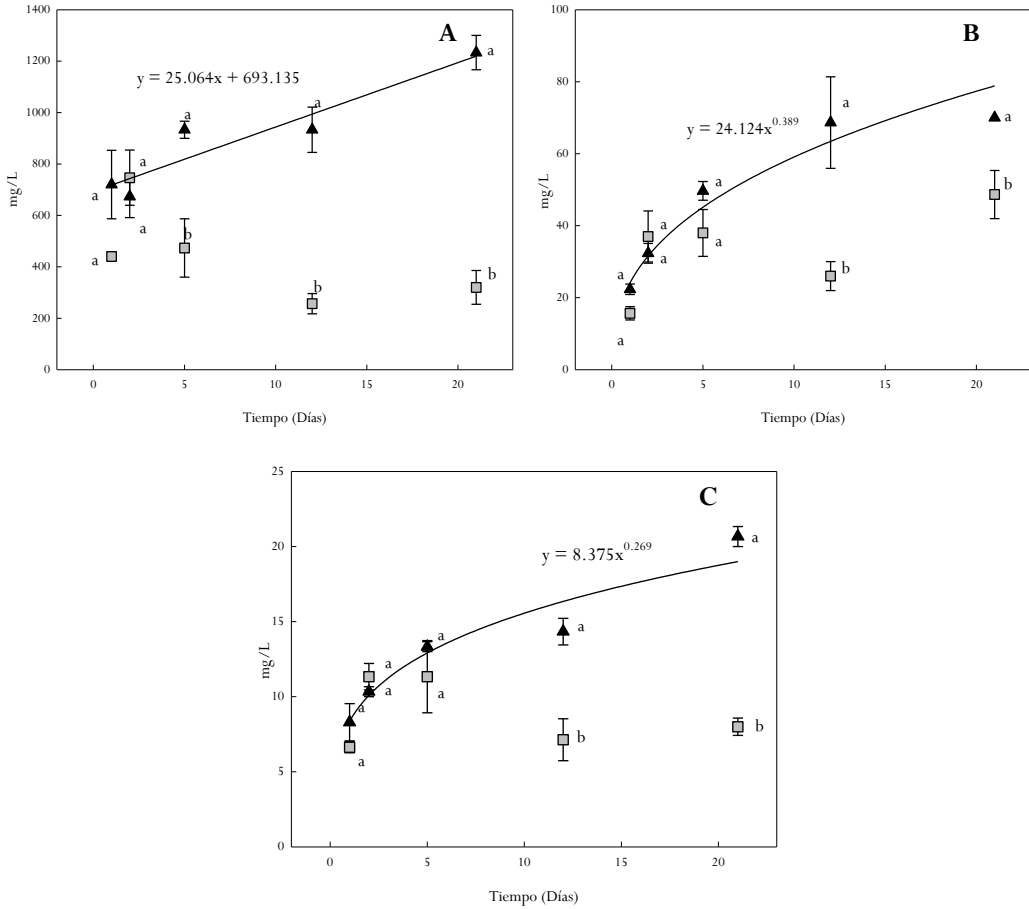


Figura 4.3. Concentraciones medias (mg/L \pm ES) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadros grises, línea discontinua) provenientes de *Juncus subulatus*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student).

Para la especie invasora *Spartina densiflora*, el contenido de los tres elementos (C, N, P) en la disolución acuosa no varía entre los dos tipos de tratamiento con/sin azida (T-Student, $p > 0.05$). Como los casos anteriores, la concentración de C es superior en 397 y 508 veces más que el contenido inicial (sin/con azida, respectivamente). El resto de los elementos aumenta su concentración, pero en menor cuantía (Tabla 4.8, Figura 4.4).

	C (mg/L)		N (mg/L)		P (mg/L)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	1.5 ± 0.3	1.5 ± 0.3	2.0 ± 0.0	2.0 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0
T21	746.3 ± 26.9	582.3 ± 41.5	67.0 ± 2.0	63.7 ± 4.1	15.3 ± 1.2	12.0 ± 0.0

Tabla 4.8. Concentraciones medias (± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de *Spartina densiflora*.

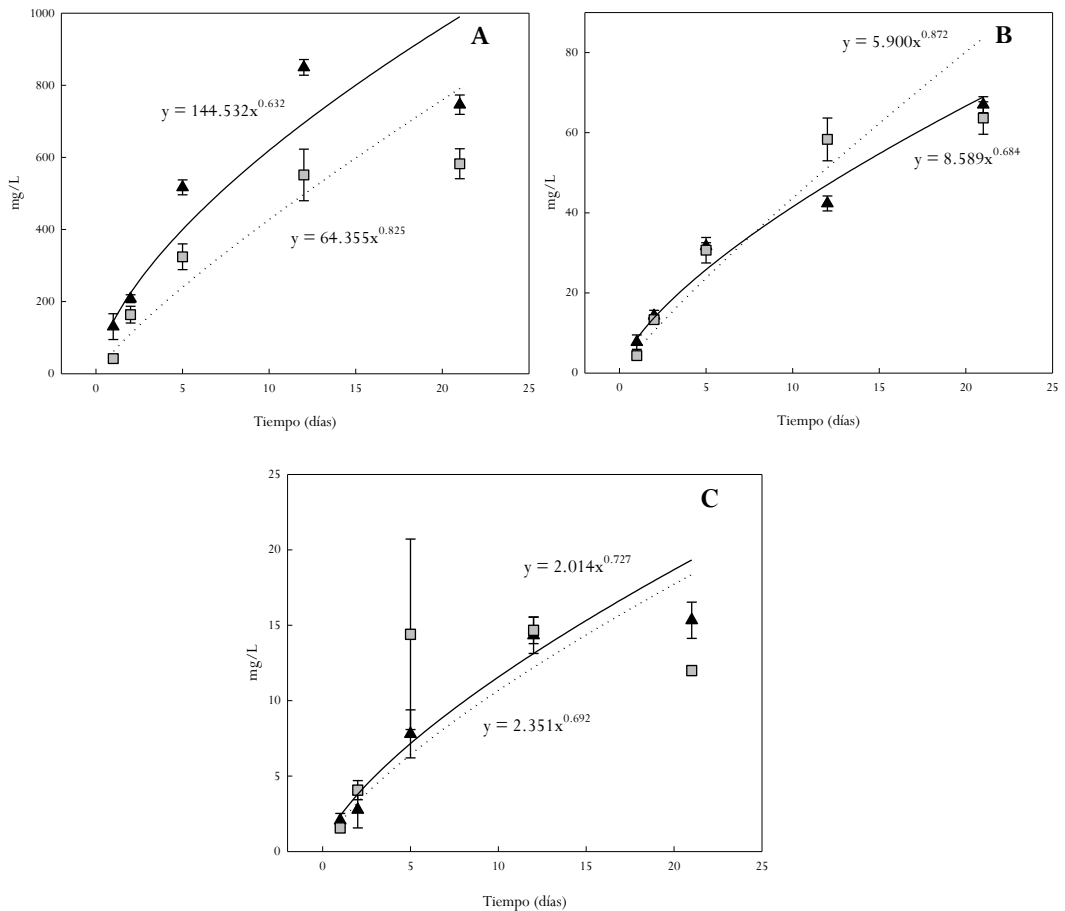


Figura 4.4. Concentraciones medias (mg/L ± SE) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de *Spartina densiflora*. Las letras indican que existen diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student).

Para todos los elementos en ambos tratamientos se han podido correlacionar significativamente la concentración encontrada en las disoluciones respecto del tiempo (Tabla 4.9, Figura 4.4).

	R²	p-valor	F	Función
C azida	0.925	0.009	37.060	$y=144.532x^{0.632}$
N azida	0.978	0.003	133.214	$y=8.589x^{0.684}$
P azida	0.963	0.003	78.009	$y=2.014x^{0.727}$
C no azida	0.894	0.015	25.400	$y=64.355x^{0.825}$
N no azida	0.943	0.006	49.855	$y=5.900x^{0.872}$
P no azida	0.770	0.051	10.019	$y=2.351x^{0.692}$

Tabla 4.9. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en *S. densiflora*.

4.3.1.2. Agua: comparación entre las cuatro especies

Al comparar la concentración de los tres elementos (C, N, P) entre las cuatro especies, en las disoluciones con presencia de azida en el medio, los análisis de la varianza practicados indican que existen diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$). La T-Tukey se ha empleado como *posthoc* para ver dónde se localizan las diferencias.

Las disoluciones procedentes de *J. subulatus* presentan las mayores concentraciones finales de C, N y P, duplicando y triplicando su concentración en el caso del C, respecto al resto de especies después de los 21 días (Tablas 4.2, 4.4, 4.6, 4.8). Asimismo, no se han encontrado diferencias entre los valores de *S. maritimus* y *S. densiflora*, que sí se diferencian del resto de especies. En cuanto al P, *S. litoralis* presenta diferencias significativas con las otras tres especies (Tabla 4.10, Figura 4.5).

En cuanto a las disoluciones con ausencia de azida también existen diferencias entre las distintas especies ($p < 0.05$, KW), por lo que se realizó el test de Mann – Whitney como *post hoc*. El contenido del C es 242 y 397 veces mayor en *S. maritimus* y *S. densiflora*, respectivamente, que el contenido inicial. *Spartina* y *S. maritimus* no muestran diferencias entre ellas, pero sí con el resto de las especies. La concentración de N en las disoluciones de *Spartina* resulta ser más alta que en el resto en relación a la inicial. No se han encontrado diferencias significativas entre el contenido de N de *Spartina* y *Juncus*, ni tampoco entre *S. maritimus* con *S. litoralis*. Por otro lado, no se observan diferencias significativas en las concentraciones de P entre *S. maritimus*, *J. subulatus* y *S. densiflora*,

aunque sí existen diferencias de estas respecto a *S. litoralis*, siendo las muestras de *S. densiflora* las que mayor contenido en P presentan al final del experimento (Tabla 4.10, Figura 4.5).

	C		N		P	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
<i>S. maritimus</i>	B	A	A, B	B	A, B	A
<i>S. litoralis</i>	C	B	B	B	C	B
<i>J. subulatus</i>	A	C	A	A	A	A
<i>S. densiflora</i>	B	A	A, B	A	B	A

Tabla 4.10. Resultados de las pruebas *post hoc* que explican las diferencias encontradas en disoluciones con azida y sin azida. En medios con azida se han analizado mediante la T de Tukey, y en medios sin azida se han realizado con el test de Mann - Whitney. Las letras indican las diferencias significativas entre especies para cada elemento y tratamiento.

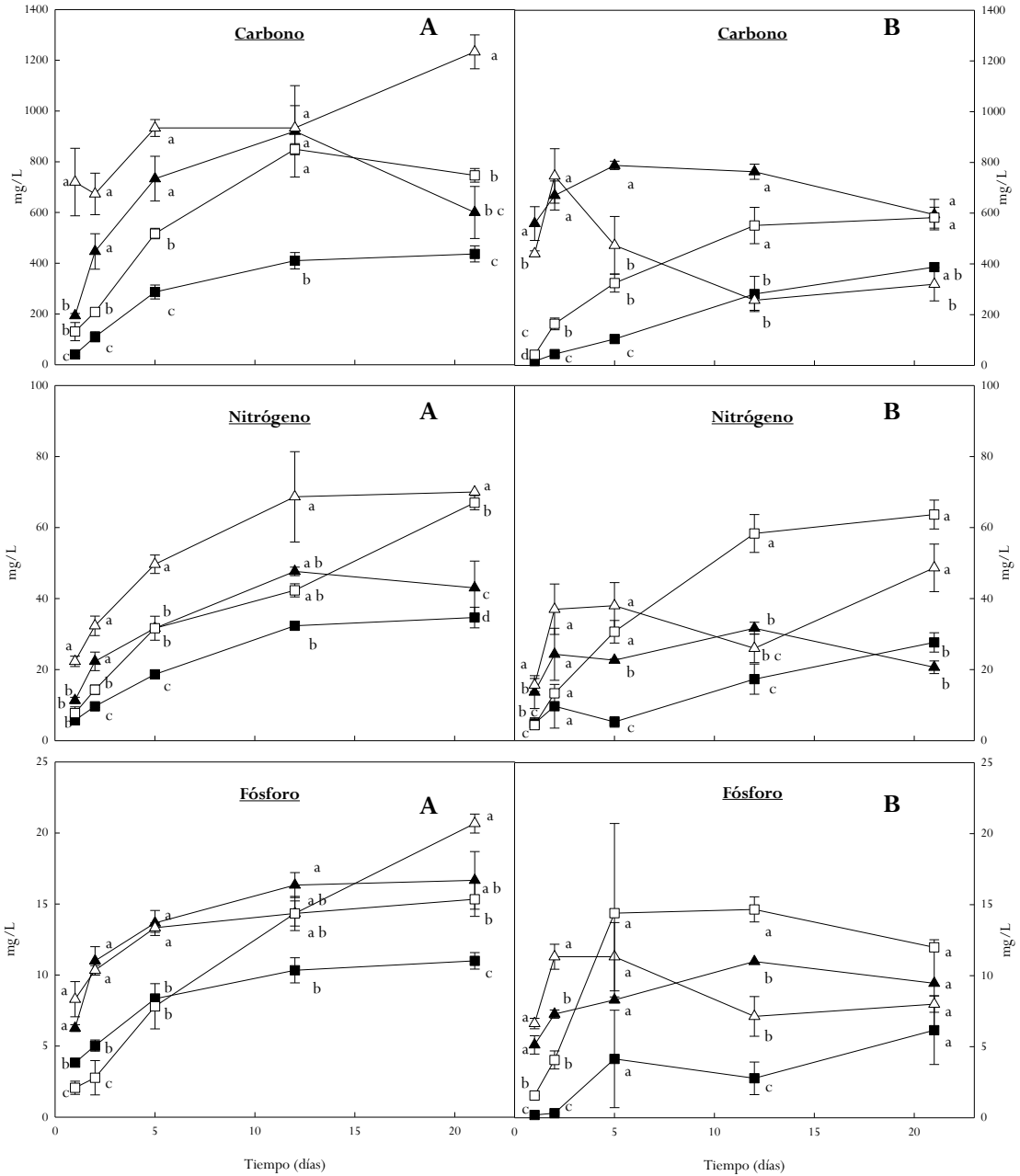


Figura 4.5. Concentraciones medias (mg/L \pm SE) de carbono, nitrógeno y fósforo respecto al tiempo en las disoluciones con azida (A) y sin azida (B) procedentes de *Scirpus maritimus* (triángulos negros), *Scirpus litoralis* (cuadrados negros), *Juncus subulatus* (triángulos blancos) y *Spartina densiflora* (cuadrados blancos). Las letras indican que existen diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$) mediante ANOVA (*post hoc* T de Tukey) y H de Kruskal – Wallis (*post hoc* U de Mann – Whitney).

4.3.1.3. *Material vegetal*

Al analizar las muestras foliares de *S. maritimus* se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos con/sin azida para los contenidos de C, N, P y la pérdida de biomasa seca (MS), (T-Student, Mann – Whitney, $p < 0.05$). La mayor tasa de pérdida corresponde con el C, al perder un 77 % y 52 % en los tratamientos con/sin azida respectivamente. Para el N no se aprecia una disminución respecto al control para el tratamiento con azida, y sí se produce una pérdida del 12 % en la disolución sin azida. El P disminuye respecto al inicio del experimento un 44 % y un 58 % en las muestras expuestas con azida y sin azida respectivamente. La pérdida de biomasa es mayor en medio sin azida que con azida, 51 % frente a un 32 % (Tabla 4.11, Figura 4.6).

	C (%)		N (%)		P (%)		MS (%)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	4.8 ± 0.2	6.1 ± 0.1	2.5 ± 0.0	1.6 ± 0.6	2.1 ± 0.1	0.1 ± 0.0	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0
T21	1.1 ± 0.1	2.9 ± 0.1	2.6 ± 0.2	1.4 ± 0.9	1.2 ± 0.0	0.0 ± 0.0	67.7 ± 9.3	48.7 ± 2.8

Tabla 4.11. Concentraciones medias (% ± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida de *S. maritimus*.

Se han encontrado correlaciones significativas entre la tasa de pérdida de los elementos respecto del tiempo en cuatro casos: C en azida, P en ambos tratamientos y MS en azida (Tabla 4.12, Figura 4.6).

	R ²	p-valor	F	Función
C azida	0.678	0.044	8.408	$y = 2.946e^{-0.056x}$
P azida	0.629	0.049	6.793	$y = 3.056e^{-0.048x}$
P no azida	0.759	0.024	12.624	$y = 0.104e^{-0.037x}$
MS azida	0.953	0.001	81.361	$y = 96.4e^{-0.023x}$

Tabla 4.12. Valores de la regresión de la materia vegetal de *S. maritimus* expuesta a medios con/sin azida.

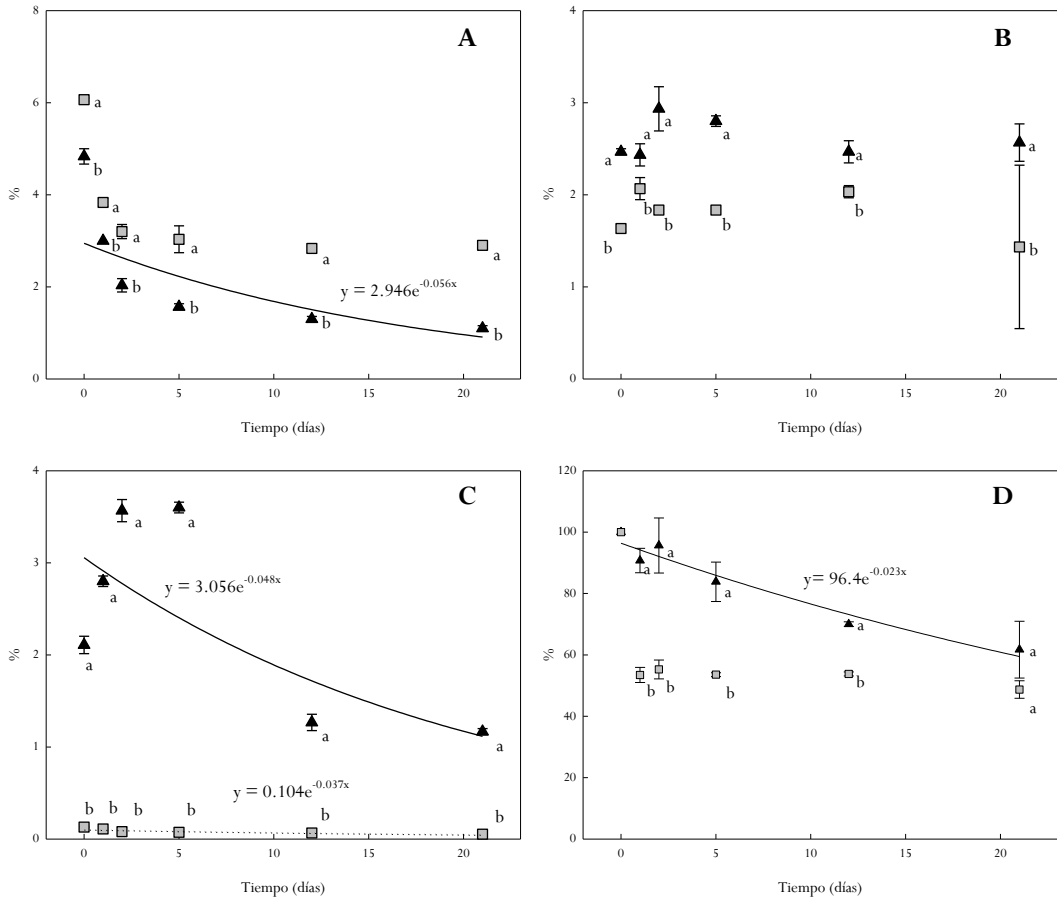


Figura 4.6. Tasas de pérdida media (% \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadros grises, línea discontinua) procedentes de *S. maritimus*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).

Al igual que en el caso anterior, existen en las muestras de *S. litoralis* diferencias significativas en los valores obtenidos de los distintos elementos (C, N, P) y la biomasa seca remanente en ambos tratamientos (con/sin azida). Las mayores disminuciones se corresponden al C y al P en el medio con presencia de azida en torno al 70-72 %, frente al 43 y 25 % en el medio sin azida respectivamente. En el caso del N se produce un aumento al final del experimento, hecho que no sucedió en las muestras con azida. La mayor pérdida de biomasa seca ocurrió en el tratamiento sin azida, donde se redujo un 68 % (Tabla 4.13, Figura 4.7).

	C (%)		N (%)		P (%)		MS (%)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	7.0 ± 0.6	9.3 ± 0.2	1.9 ± 0.0	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.1	0.1 ± 0.0	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0
T21	2.0 ± 0.1	5.2 ± 0.4	1.7 ± 0.1	2.7 ± 1.3	0.4 ± 0.1	0.1 ± 0.0	73.7 ± 6.1	32.3 ± 1.0

Tabla 4.13. Concentraciones medias (% ± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida de *S. litoralis*.

Las relaciones más significativas entre la tasa de pérdida de nutrientes respecto del tiempo se han encontrado en el C en ambos tratamientos, en el P en azida, en el N en medio sin azida y MS para con/sin azida (Figura 4.7, Tabla 4.14).

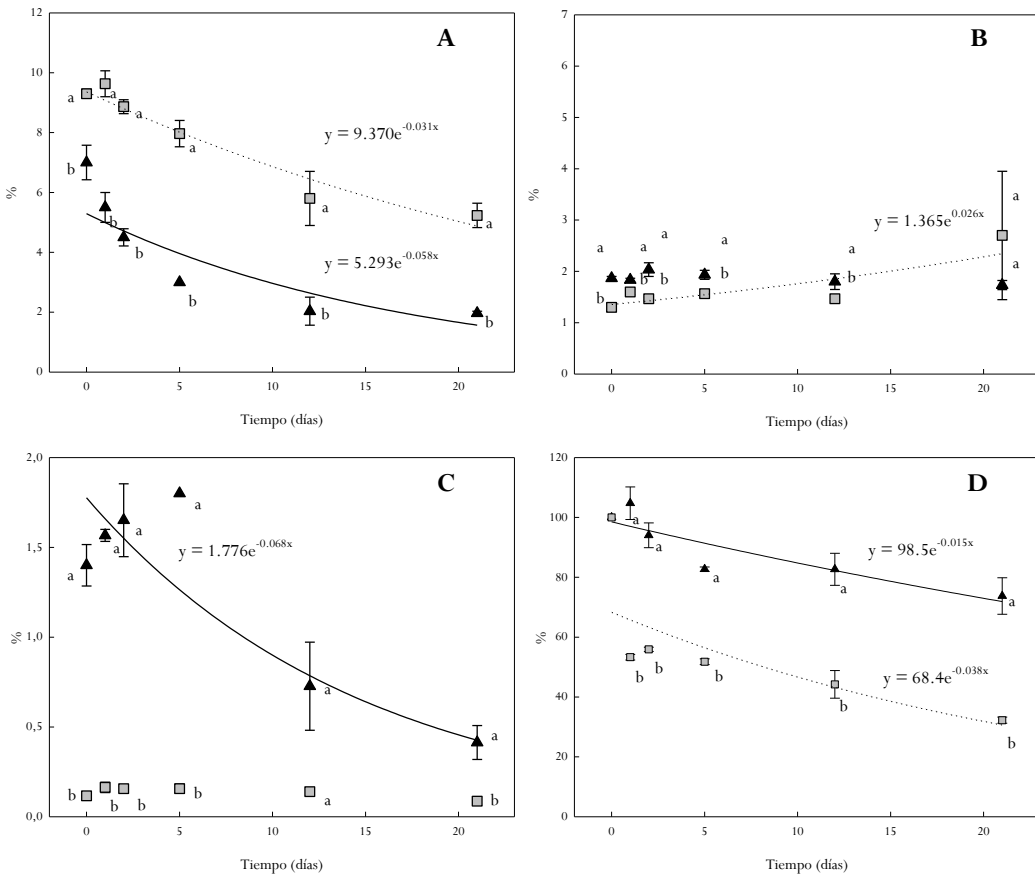


Figura 4.7. Tasas de pérdida media (% ± SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de *S. litoralis*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).

	R ²	p-valor	F	Función
C azida	0.794	0.017	15.381	y=5.293e ^{-0.058x}
P azida	0.887	0.005	31.497	y=1.776e ^{-0.068x}
C no azida	0.941	0.001	64.112	y=9.370e ^{-0.031x}
N no azida	0.709	0.035	9.756	y=1.365e ^{0.026x}
MS azida	0.809	0.015	16.896	y=98.5e ^{-0.015x}
MS no azida	0.690	0.040	8.911	y=68.4e ^{-0.038x}

Tabla 4.14. Valores de la regresión de la materia vegetal de *S. litoralis* expuesta a medios con/sin azida.

Con respecto a *J. subulatus*, para el C no existen diferencias significativas (valores transformados 1/x², T-Student, p>0.05), aunque sigue siendo el elemento con mayor tasa de pérdida en la materia vegetal en ambos tratamientos (54 % y 63 % en medios con/sin azida). Para el resto de elementos sí se han encontrado diferencias significativas (T-Student, p<0.001), donde el N en ausencia de azida sitúa su tasa de pérdida en torno a la del C (55 %), al igual que el P en presencia de azida, que se aproxima a una reducción del 51 % respecto al inicio del experimento. Con respecto a la biomasa seca se produce una mayor pérdida de ésta en el tratamiento sin azida que con azida (62.5 % frente a 10 %) (Tabla 4.15, Figura 4.8).

	C (%)		N (%)		P (%)		MS (%)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	3.5 ± 0.5	3.5 ± 0.5	1.6 ± 0.0	1.6 ± 0.0	1.6 ± 0.0	1.6 ± 0.0	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0
T21	1.0 ± 0.1	1.37 ± 0.1	1.5 ± 0.0	0.7 ± 0.0	0.8 ± 0.1	1.7 ± 0.3	89.7 ± 3.4	37.5 ± 1.2

Tabla 4.15. Concentraciones medias (% ± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida de *J. subulatus*.

En cuanto a la tasa de pérdida de nutrientes respecto del tiempo, solamente se han hallado diferencias para P y N en medios con y sin azida respectivamente, y en MS sin azida (Tabla 4.16, Figura 4.8).

	R ²	p-valor	F	Función
P azida	0.749	0.026	11.966	y=0.052x - 1.670
N no azida	0.903	0.004	37.322	y=1.636e ^{-0.040x}
MS no azida	0.964	<0.001	107.668	y=96.5e ^{-0.049x}

Tabla 4.16. Valores de la regresión de la materia vegetal de *J. subulatus* expuesta a medios con/sin azida.

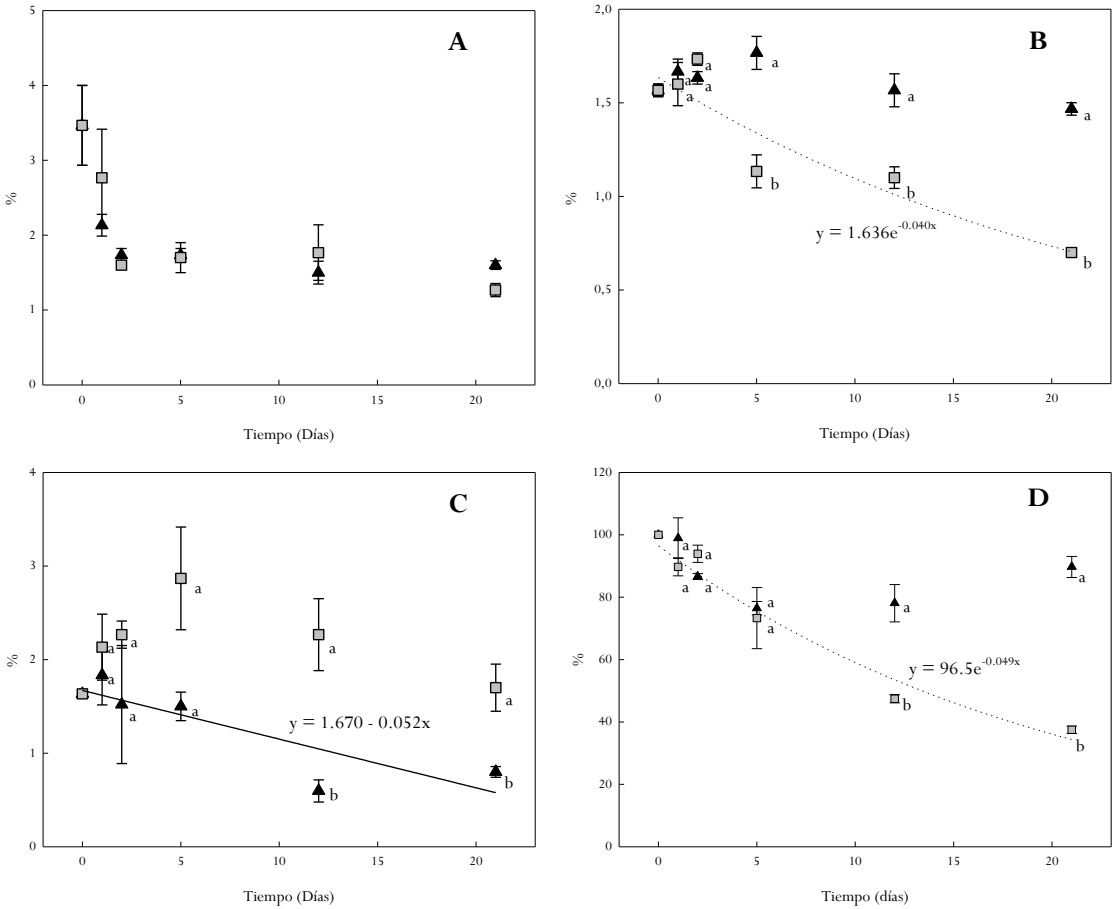


Figura 4.8. Tasas de pérdida media (% ± SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de *J. subulatus*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).

En relación con *S. densiflora*, y a diferencia del resto de especies, la exótica no muestra diferencias significativas en las tasas de pérdidas para ninguno de los tres elementos ni tampoco para la biomasa seca remanente (Mann – Whitney, T-Student, $p > 0.05$). El C sigue siendo el elemento con mayor disminución respecto al contenido inicial, al reducirse un 72 % y 69 % en los tratamientos con y sin azida, respectivamente. El resto de elementos también reduce sus contenidos, pero con una dinámica diferente en relación a las especies autóctonas. La pérdida de biomasa seca se sitúa entre un 20 % para la disolución de azida y un 24 % para la disolución sin azida (Tabla 4.17, Figura 4.9).

	C (%)		N (%)		P (%)		MS (%)	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
T0	4.8 ± 0.2	4.8 ± 0.2	1.1 ± 0.0	1.1 ± 0.0	1.5 ± 0.2	1.5 ± 0.2	100.0 ± 0.0	100.0 ± 0.0
T21	1.3 ± 0.1	1.5 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.5 ± 0.0	0.9 ± 0.1	0.8 ± 0.1	80.1 ± 0.6	75.9 ± 1.8

Tabla 4.17. Concentraciones medias (% ± SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida provenientes de *S. densiflora*.

Por otro lado, se han obtenido relaciones entre los distintos elementos respecto del tiempo, aunque no en todos los casos son significativas (Figura 4.9, Tabla 4.18).

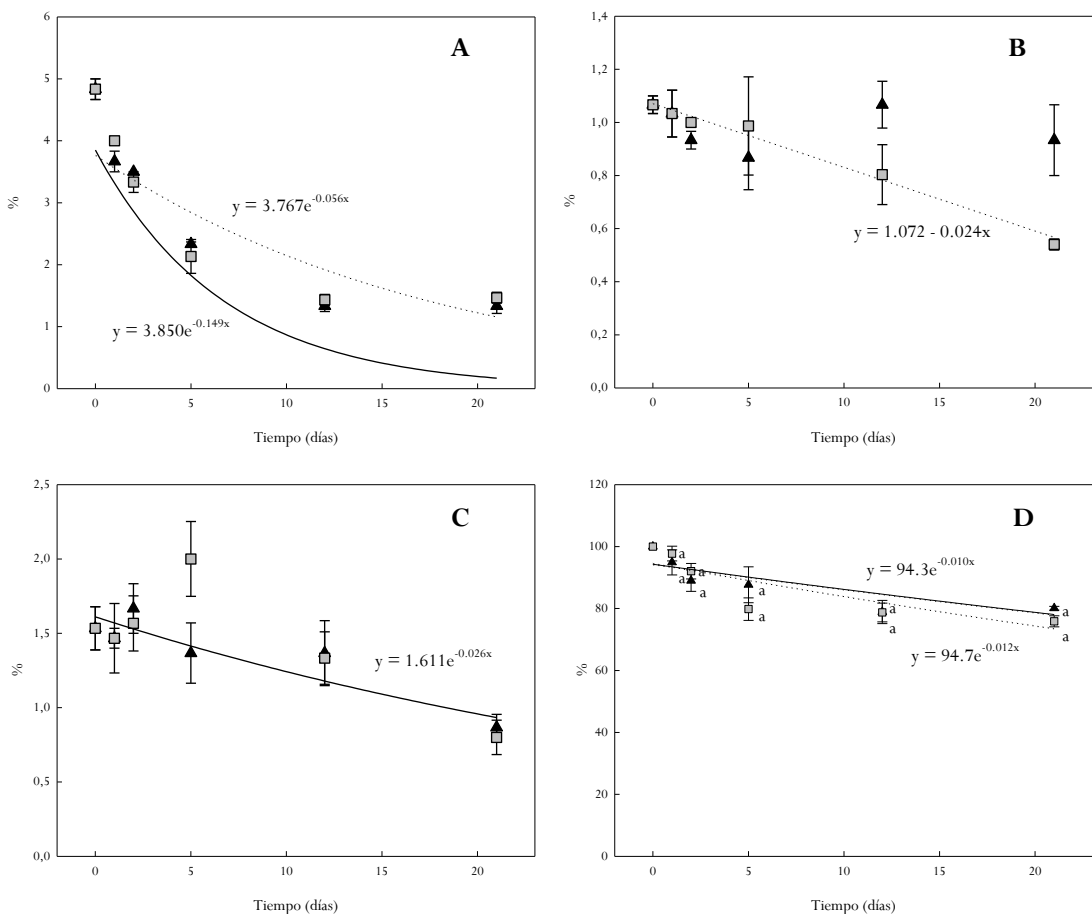


Figura 4.9. Tasas de pérdida media (% ± SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de *S. densiflora*. Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).

	R ²	p-valor	F	Función
C azida	0.834	0.026	20.126	$y=3.850e^{-0.149x}$
P azida	0.836	0.011	20.332	$y=1.611e^{-0.026x}$
C no azida	0.776	0.020	13.862	$y=3.767e^{-0.056x}$
N no azida	0.984	<0.001	244.922	$y=1.072 - 0.024x$
MS azida	0.743	0.026	11.862	$y=94.3e^{-0.010x}$
MS no azida	0.730	0.030	10.834	$y=94.7e^{-0.012x}$

Tabla 4.18. Valores de la regresión de la materia vegetal de *S. densiflora* expuesta a medios con/sin azida.

4.3.1.4. Materia vegetal: comparación entre los cuatro elementos

Al comparar las tasas de pérdidas de los tres elementos (C, N, P) en la biomasa, en presencia de azida, se observan diferencias significativas entre las cuatro especies vegetales (KW, $p < 0.05$). Para el C, las mayores pérdidas corresponden a *S. maritimus* (77 %), *S. densiflora* (72 %) y *S. litoralis* (71 %), mientras *J. subulatus* sólo pierde la mitad de su contenido en C (53 %). Los análisis *post hoc* realizados (U Mann-Whitney) establecen que no existen diferencias entre *S. litoralis*, *J. subulatus* y *S. densiflora*, y tampoco entre la especie invasora con *S. maritimus*. Para el N, la mayor tasa de pérdida se encuentra en la especie invasora *S. densiflora* (12 %), siendo el doble que el resto de especies. En este caso todas las especies muestran diferencias significativas entre sí (M-W, $p < 0.05$). En el caso del P, *S. densiflora* (43 %) y *S. maritimus* (44 %) tuvieron las menores tasas de pérdida. Además se encontraron diferencias de *S. maritimus* con *S. litoralis*, *J. subulatus* y *S. densiflora*, pero no entre estas tres últimas especies (Tabla 4.19, Figura 4.10).

En relación con la tasa de pérdida de los elementos de biomasa en ausencia de azida, se han encontrado diferencias entre las cuatro especies (KW, $p < 0.05$). Para el C, las mayores disminuciones se hallaron en *S. densiflora* y *J. subulatus*, que pierden un 69 % y un 63 % del contenido inicial respectivamente, mientras que las especies de *Scirpus* están en torno al 40 y 50 %. No se aprecian diferencias entre *J. subulatus* y *S. densiflora* (MW, $p > 0.05$), pero sí con las otras dos especies. Con respecto al N, al igual que en el caso anterior, las mayores pérdidas se encontraron en *Juncus* y *Spartina* que se sitúan por encima del 50 % respecto del t0. Los análisis *post hoc* efectuados indican que no hay diferencias entre estas dos especies.

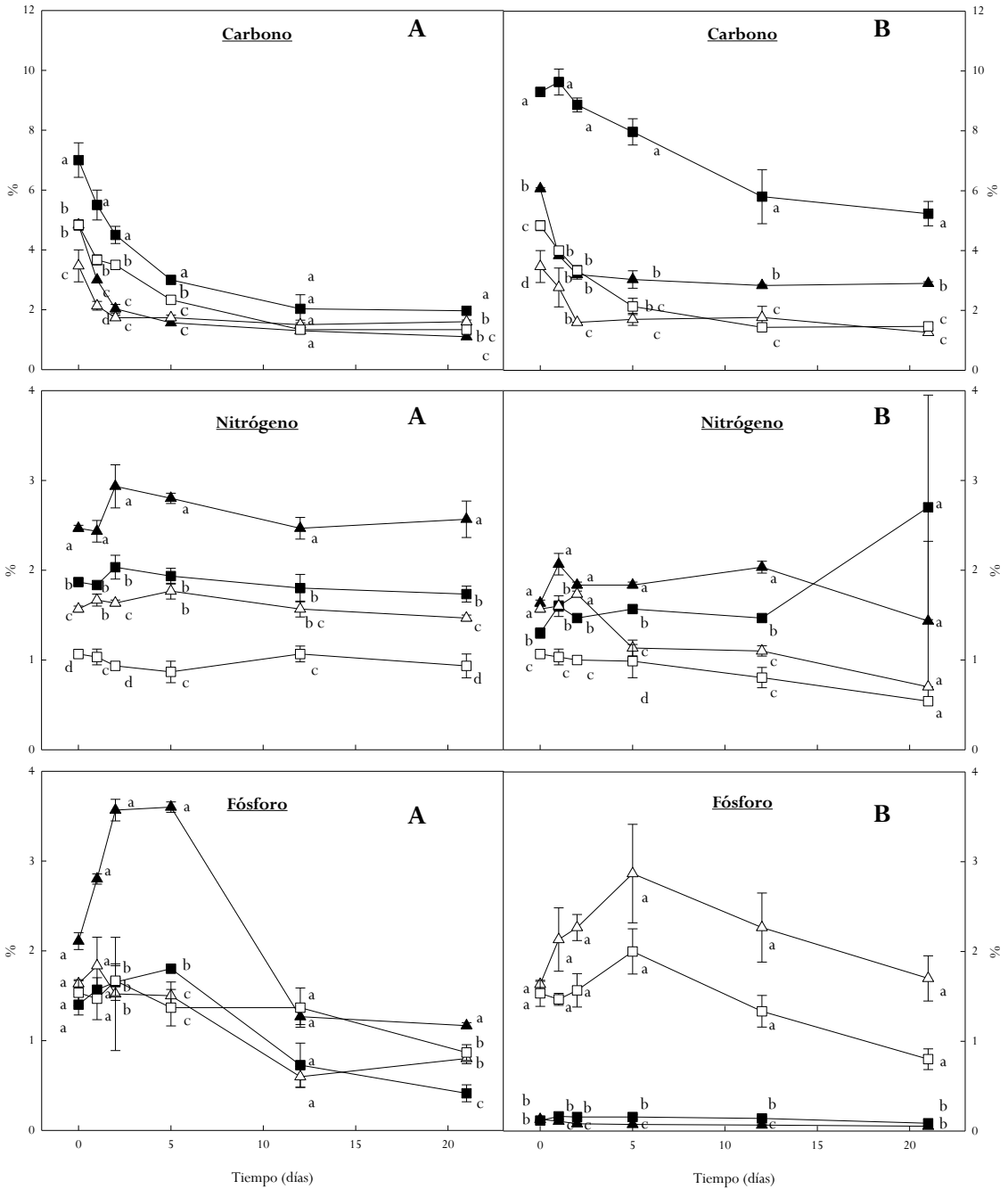


Figura 4.10. Tasa media de pérdida (% \pm SE) de carbono, nitrógeno y fósforo respecto al tiempo en la disolución de azida (A) y sin azida (B) procedentes de *S. maritimus* (triángulo negro), *S. litoralis* (cuadrado negro), *J. subulatus* (triángulo blanco) y *S. densiflora* (cuadrado blanco). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mediante ANOVA (*post hoc* T de Tukey) y H de Kruskal – Wallis (*post hoc* U de Mann – Whitney).

Para el P, las mayores pérdidas ocurrieron en *S. densiflora* y *S. maritimus*, con un 48 y 61 % respectivamente. En este caso todas las especies se diferencian entre sí en la disminución de la concentración de este elemento en el material vegetal al final del experimento de lixiviado (Tabla 4.19, Figura 4.10).

	C		N		P	
	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida	Con azida	Sin azida
<i>S. maritimus</i>	A	B	A	C	B	C
<i>S. littoralis</i>	B	A	B	A	A	D
<i>J. subulatus</i>	B	C	C	B	A	A
<i>S. densiflora</i>	A,B	C	D	B	A	B

Tabla 4.19. Resultados de las pruebas post hoc (MW) que explican las diferencias halladas en la materia vegetal en medios con y sin azida. Las letras indican las diferencias significativas entre especies para cada elemento y tratamiento.

Respecto a la disminución de la biomasa seca, en el tratamiento con azida no existen diferencias significativas entre las cuatro especies vegetales (ANOVA, $p=0.415$), oscilando entre el 10 % de *J. subulatus* y 20 % de *S. densiflora*, frente al 38 % de *S. maritimus*, tras 21 días de exposición. Además, la dinámica de la pérdida de biomasa por lixiviado respecto del tiempo es muy similar entre las cuatro especies (Figura 4.11). Sin embargo, en el tratamiento sin azida, se observaron diferencias entre las cuatro especies (ANOVA, $p<0.001$), fluctuando los valores entre sólo el 24 % de pérdida de biomasa de la exótica frente a las especies autóctonas, situadas éstas por encima del 50 %. Destaca la notable reducción con respecto al peso seco inicial de *S. littoralis*, que alcanza hasta un 67 % de pérdida durante las tres semanas de ensayos. Por el contrario, resalta la escasa pérdida de biomasa de *S. densiflora*, solo el 24 %, resultando estar muy por debajo de las especies autóctonas. Este hecho podría implicar una disminución en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, al mantenerse éstos durante más tiempo formando parte de la materia orgánica de las hojas sin descomponer. Asimismo, son notables las distintas dinámicas de las tasas medias de pérdida de biomasa seca en *S. densiflora* respecto a las autóctonas, ya que desde el quinto día muestran diferencias significativas entre ellas (Figura 4.11).

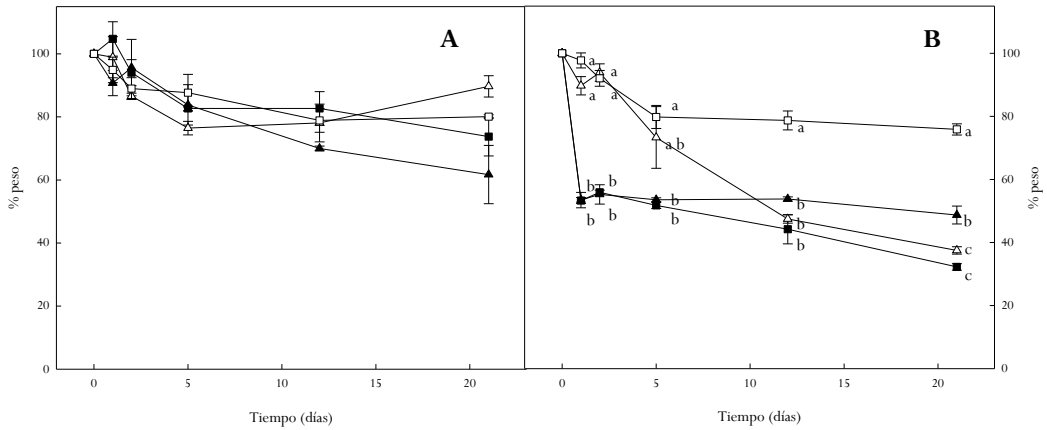


Figura 4.11. Tasas medias de pérdida de biomasa seca (% \pm SE) respecto al tiempo en la disolución de azida (A) y sin azida (B) procedentes de *S. maritimus* (triángulo negro), *S. litoralis* (cuadrado negro), *J. subulatus* (triángulo blanco) y *S. densiflora* (cuadrado blanco). Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$) mediante ANOVA (*post hoc* T-Tukey).

4.3.2. Resultados del experimento de descomposición

4.3.2.1. Pérdida de biomasa

En cuanto al material vegetal remanente durante el lixiviado, se han encontrado algunas diferencias significativas entre las bolsas depositadas en el lado mareal y no mareal, a excepción de la biomasa aérea de *Scirpus maritimus*, *Spartina densiflora* y la biomasa enterrada de todas las especies. Con respecto a los distintos tipos de malla, de 1 mm (malla fina –MF–) y de 3 mm (malla gruesa –MG–), se han encontrado diferencias significativas para todos los casos, excepto para la biomasa aérea de *S. maritimus* y *S. densiflora* y de *J. subulatus* del lado no mareal, así como la biomasa enterrada de todas las especies (Tabla 4.20).

	Mareal		No Mareal	
	Fina (%)	Gruesa (%)	Fina (%)	Gruesa (%)
Biomasa aérea				
<i>A. macrostachyum</i>	28.6 ± 3.2 (a)	15.1 ± 5.0 (b)	21.2 ± 0.7 (a)	12.4 ± 2.5 (b)
<i>S. maritimus</i>	38.6 ± 1.6	29.3 ± 1.6	38.5 ± 2.8	36.1 ± 7.8
<i>S. litoralis</i>	15.4 ± 5.1 (a)	7.2 ± 3.3 (b)	13.86 ± 3.0 (a)	23.8 ± 6.7 (b)
<i>J. subulatus</i>	63.2 ± 8.6 (a)	66.7 ± 8.9 (b)	58.2 ± 2.97	63.1 ± 3.0
<i>S. densiflora</i>	52.3 ± 3.7	47.1 ± 1.0	54.2 ± 4.3	45.6 ± 3.8
Biomasa enterrada				
<i>A. macrostachyum</i>	72.9**	57.8 ± 1.5	76.8 ± 0.8	63.9 ± 2.9
<i>S. maritimus</i>	60.8**	66.2 ± 0.63	58.0 ± 4.5	61.9 ± 1.6
<i>S. litoralis</i>	52.8 ± 6.3*	40.1 ± 6.2*	54.7 ± 2.7	54.5 ± 1.8
<i>J. subulatus</i>	70.2 ± 2.3	69.9 ± 0.8	67.5 ± 0.8	65.8 ± 1.8
<i>S. densiflora</i>	47.9 ± 1.2	50.0**	61.8 ± 5.8	58.2 ± 1.5

Tabla 4.20. Porcentajes medios de la materia vegetal (\pm SE) sin descomponer respecto a la inicial al final del experimento (757 días).

Las letras indican diferencias significativas entre los distintos tipos de mallas y de la localización por especie.

*Valores correspondiente a t8 (688 días tras el final del experimento), al no encontrarse muestras de t9.

**Sólo disponemos de una muestra.

S. densiflora y *J. subulatus* son las dos únicas especies en las que permaneció sin descomponer más del 45 % de la biomasa aérea, independientemente de la zona y del tipo de malla. Por el contrario, *A. macrostachyum* y *S. litoralis* presentaron las mayores tasas de descomposición de biomasa aérea, permaneciendo solo un 7 % sin descomponer de la materia vegetal de *S. litoralis* situada en el lado mareal (MG) y un 12.4 % de *A. macrostachyum* en el lado no mareal (MG).

En cambio, tras una exposición de 757 días en el campo, casi ninguna especie perdió más de un 50% de biomasa subterránea, y no se encontraron diferencias significativas en la descomposición de la materia subterránea entre las distintas especies vegetales (KW, $p=0.23$).

Para el tratamiento de datos posteriores, se agruparon los valores de biomasa correspondientes, en los casos entre los que no hubiera diferencias significativas, para así aumentar el número de muestras.

En el estudio de las tasas de descomposición respecto del tiempo se ha seguido el modelo de regresión negativa univariante propuesto por Bolsón (1963), pero en aquellos casos donde la regresión exponencial no fue significativa se han buscado otros tipos de aproximaciones, sin obtener en ningún caso otras relaciones relevantes.

En el caso de la biomasa aérea, el coeficiente de determinación (R^2) de las regresiones para cada especie oscila entre 0.447 para las muestras de *Scirpus litoralis* del lado no mareal (MG) y 0.915 de la misma especie del lado no mareal (MF). Mientras que para la biomasa enterrada, R^2 fluctúa entre 0.703 de *J. subulatus* y 0.936 de *S. maritimus*. Todas las regresiones de la materia vegetal frente al tiempo fueron significativas (Tablas 4.21 – 4.25, Figuras 4.12 – 4.16).

Con respecto a las variaciones en el tiempo de la descomposición media (T_{50}) de la biomasa aérea se han encontrado notables diferencias, pues oscilan entre los 246 ± 18 días de media en *S. litoralis* y los 1124 ± 219 días de *J. subulatus*, es decir, entre 0.67 años y algo más de 3 años, respectivamente. En el caso de la especie invasora es necesario el transcurso de casi 2 años (720 días) para que se reduzca a la mitad la biomasa aérea puesta a descomponer. Del mismo modo, y para hacerse una idea, el tiempo indispensable que debe transcurrir para alcanzar el 99 % de la descomposición (T_{99}) de la biomasa aérea inicial, es decir, la degradación de casi toda la materia, varía entre 1781 ± 126 días (4.88 años) de *Scirpus litoralis* y los 8104 ± 1579 días (22.20 años) de *J. subulatus*. Para *Spartina*, este valor se logra a los 5198 días (14.24 años), representando un 35 % menos de tiempo que la especie con mayor T_{99} .

Por el contrario, la biomasa subterránea, en general, tarda más tiempo en descomponerse que la aérea, siendo necesario para lograr una tasa de descomposición del 50 % un plazo de unos 920 días (2.52 años) en el caso de *S. densiflora*, hasta los 1980 días (5.42 años) de *J. subulatus*. Del mismo modo, el T_{99} en *J. subulatus* se alcanza a los 14286 días (39.14 años), mientras que el menor T_{99} se logra a los 6640 días (18.20 años) en *S. densiflora*. Es decir, la invasora invierte un 45% menos del tiempo necesario que *Juncus* para alcanzar el 99 % de la descomposición de su materia orgánica subterránea. Cabe resaltar que la T_{99} de la biomasa aérea para *S. litoralis* es inferior incluso al T_{50} de la biomasa enterrada de *J. subulatus*, es decir, que el 99 % de la biomasa aérea de *S. litoralis* se descompone antes de que lo haga la mitad de la biomasa enterrada de *J. subulatus*. La especie vegetal con mayores tasas de descomposición tanto de la biomasa aérea como de la enterrada es *S. litoralis*. En cambio, *J. subulatus* posee la menor tasa de descomposición en ambos compartimentos entre las geófitas.

Arthrocnemum macrostachyum

	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Aéreo M-F	0.717	0.002	20.275	68.873	-0.001599	433	1876	3127
Aéreo M-G	0.738	0.001	22.529	62.401	-0.002245	309	1336	2227
Aéreo NM-F	0.858	0.000	48.359	68.636	-0.001996	347	1503	2505
Aéreo NM-G	0.779	0.001	28.242	60.822	-0.002785	249	1077	1795
Enterrada	0.785	0.001	29.130	88.915	-0.000511	1356	5871	9785

Tabla 4.21. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en *Arthrocnemum macrostachyum*. M: mareal. NM: no mareal. F: malla fina. G: malla gruesa.

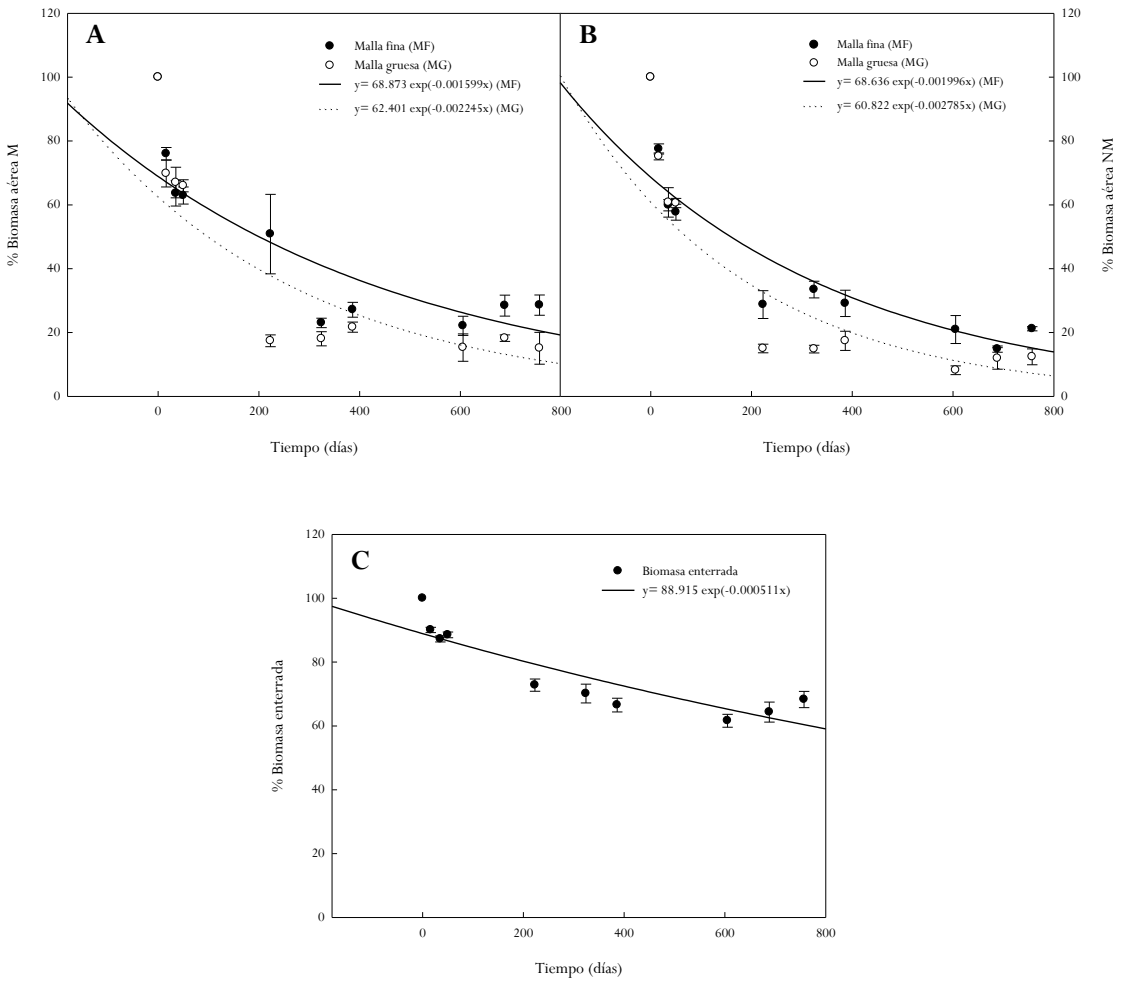


Figura 4.12. Proporción de biomasa de *Arthrocnemum macrostachyum* descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A: Biomasa aérea en zona mareal; B: Biomasa aérea zona no mareal; C: Biomasa enterrada. MF: malla fina. MG: malla gruesa.

<i>Scirpus maritimus</i>								
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Aéreo	0.896	0.000	68.958	86.237	-0.001323	524	2268	3779
Enterrada	0.936	0.000	117.582	91.219	-0.000554	1251	5415	9025

Tabla 4.22. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en *Scirpus maritimus*.

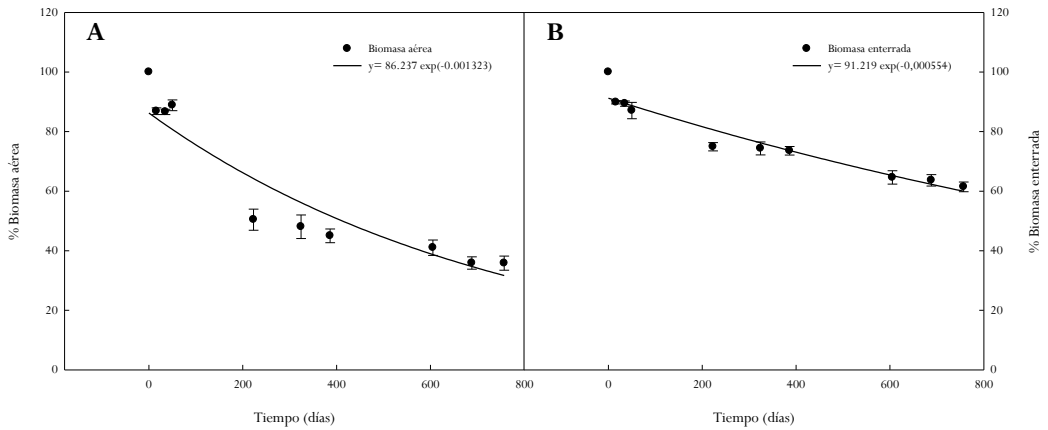


Figura 4.13. Proporción de biomasa de *Scirpus maritimus* descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A: Biomasa aérea; B: Biomasa enterrada.

<i>Spartina densiflora</i>								
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Aéreo	0.852	0.000	45.974	86.707	-0.000962	720	3119	5198
Enterrada	0.726	0.000	31.184	87.156	-0.000753	920	3984	6640

Tabla 4.23. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en *Spartina densiflora*.

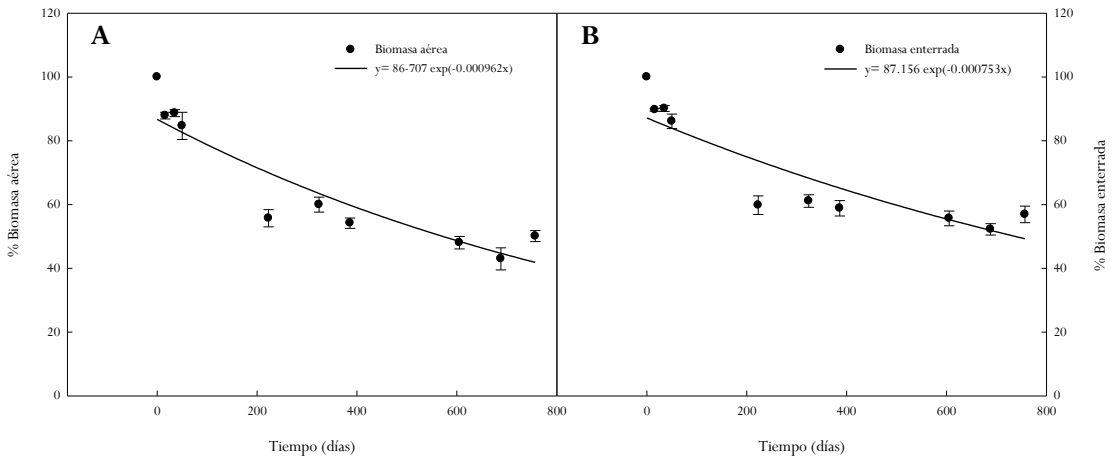


Figura 4.14. Proporción de biomasa de *Spartina densiflora* descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A: Biomasa aérea; B: Biomasa enterrada.

<i>Scirpus litoralis</i>								
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Aéreo M-F	0.832	0.000	39.535	79.862	-0.002545	272	1179	1965
Aéreo M-G	0.769	0.001	26.702	68.991	-0.003520	197	852	1420
Aéreo NM-F	0.915	0.000	85.844	79.554	-0.002573	269	1166	1943
Aéreo NM-G	0.447	0.035	6.458	53.063	-0.002782	249	1078	1797
Enterrada	0.705	0.002	19.106	81.330	-0.000704	985	4261	7102

Tabla 4.24. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en *Scirpus litoralis*. M: mareal. NM: no mareal. F: malla fina. G: malla gruesa.

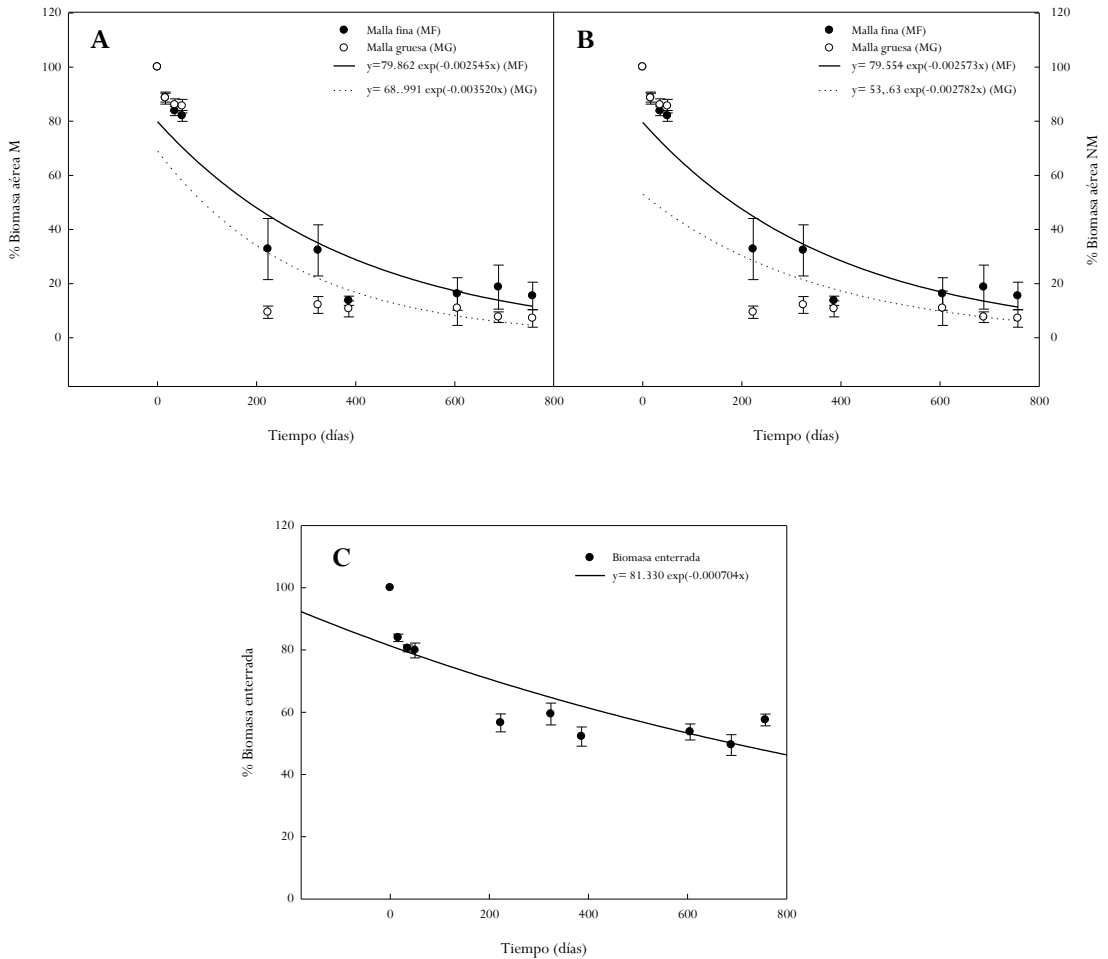


Figura 4.15. Proporción de la biomasa de *Scirpus litoralis* descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A: Biomasa aérea en zona mareal; B: Biomasa aérea zona no mareal; C: Biomasa enterrada. MF: malla fina. MG: malla gruesa.

<i>Juncus subulatus</i>								
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Aéreo M-F	0.864	0.000	51.029	96.003	-0.000445	1558	6742	11236
Aéreo M-G	0.537	0.016	9.295	87.214	-0.000809	857	3708	6180
Aéreo NM	0.689	0.003	17.764	85.981	-0.000725	956	4138	6897
Enterrada	0.703	0.002	18.914	87.461	-0.000350	1980	8571	14286

Tabla 4.25. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en *Juncus subulatus*. M: mareal. NM: no mareal. F: malla fina. G: malla gruesa.

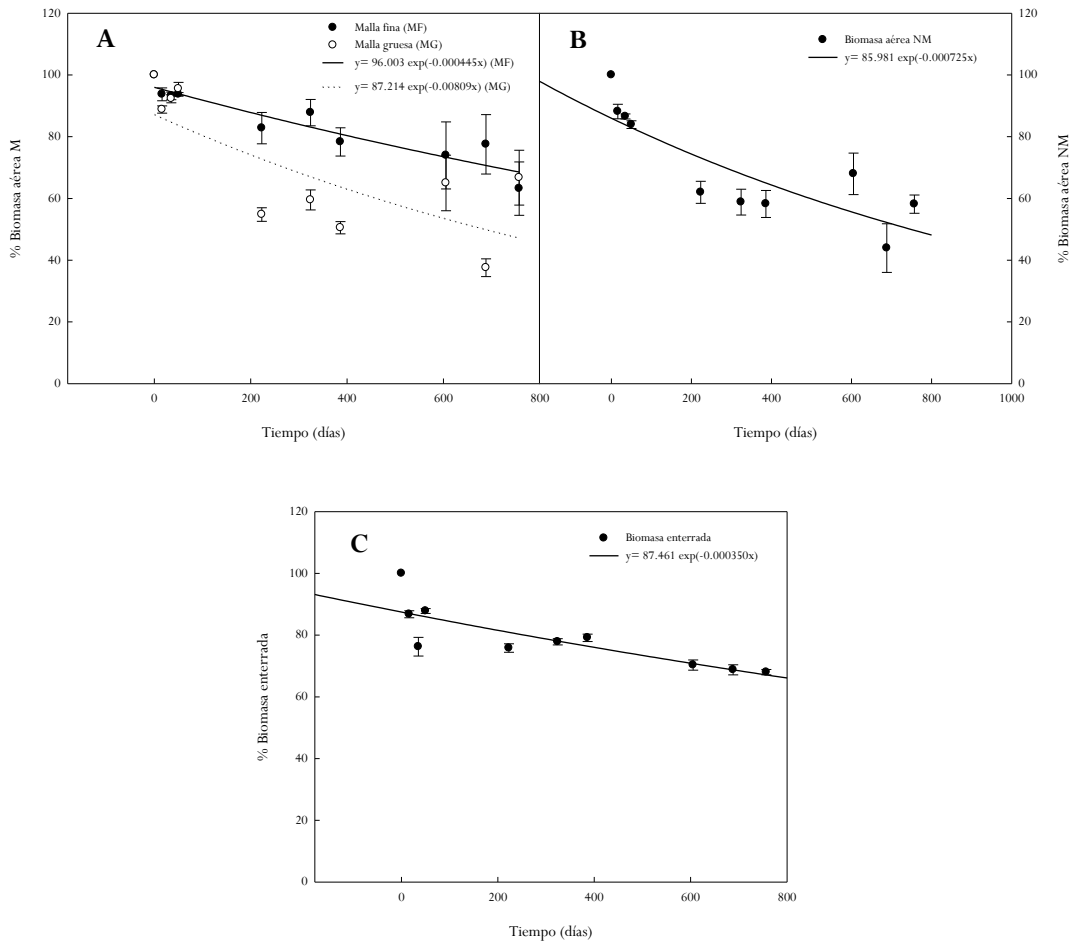


Figura 4.16. Proporción de la biomasa de *Juncus subulatus* descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A Biomasa aérea en zona mareal; B: Biomasa aérea zona no mareal; C: Biomasa enterrada. MF: malla fina. MG: malla gruesa.

4.3.2.2. Componentes iniciales

- Composición inicial

El análisis de los componentes iniciales revela que la concentración de celulosa en la biomasa aérea es semejante a la enterrada en cada especie, excepto en *S. densiflora*, que difiere en torno al 10%. Respecto a la biomasa aérea, *J. subulatus* ronda el 40 % de celulosa, mientras que en el resto de las especies se sitúa entre el 20-29 %, es decir, entre el 50-75 % aproximadamente de la primera, encontrándose diferencias significativas entre *J. subulatus* y el resto de especies estudiadas (ANOVA, $F=7.681$, $p=0.006$), presentando *Spartina* un contenido de celulosa en sus hojas del 30

% aproximadamente. En cambio, en la biomasa enterrada de *Spartina* se ha encontrado el menor contenido de celulosa, con el 20.7 % de su peso seco. Destaca nuevamente la alta concentración de celulosa en *J. subulatus*, que supera el 38 %, casi el doble que la invasora (KW, $\chi^2=8.995$, $p=0.029$) (Tabla 4.26). Estos resultados son muy relevantes en relación con las tasas de descomposición de todas las especies estudiadas.

Con respecto a la lignina, en primer lugar, se observa una mayor concentración de este compuesto en la biomasa enterrada que en la aérea para todas las especies. El contenido en *S. litoralis* no alcanza el 5 % de la biomasa aérea, mientras que en el resto de las especies, incluida *S. densiflora*, ronda entre el 8-10 %, aproximadamente (KW, $\chi^2=8.009$, $p=0.046$), pudiendo ser esta baja proporción una de las causas de la alta tasa de descomposición en *S. litoralis*. Para la biomasa enterrada, en cambio, no hay diferencias significativas en el contenido de lignina entre las especies analizadas (ANOVA, $F=0.2153$, $p=0.8837$), situándose todas en un reducido intervalo, entre el 12-14 %.

En cuanto al contenido inicial de COT en la biomasa aérea, encontramos lo contrario respecto a lo comentado sobre la lignina, ya que *S. litoralis* alcanza el valor máximo, un 8 % de su composición, mientras que en el resto de especies oscila entre el 3-5 % aproximadamente (KW, $\chi^2=2.556$, $p=0.011$). En cambio, en la parte enterrada, no existen diferencias entre las distintas especies (ANOVA, $F=3.512$, $p=0.052$).

La mayor concentración de fósforo en la parte aérea se encuentra en la especie invasora, $1.1 \% \pm 0.2$, mientras que el mínimo se obtiene en *S. litoralis*, $0.2 \% \pm 0.0$; es decir, un 20 % de la anterior (ANOVA, $F=34.189$, $p<0.001$). En la biomasa subterránea, por el contrario, el máximo se alcanza en *J. subulatus*, $7.5 \% \pm 0.3$, siendo del orden de 2-5.5 veces superior al resto. En este caso, *S. densiflora* y *S. litoralis* presentan las menores concentraciones en todas las especies. Asimismo, se observa que la biomasa enterrada posee mayores valores de fósforo que la biomasa aérea, aunque para la especie invasora la variación es menor (KW, $\chi^2=11.370$, $p=0.010$). Esta mayor concentración en la parte enterrada podría indicar que este compartimento actúa como reservorio de fósforo.

En cuanto a la concentración de nitrógeno, no existen diferencias significativas entre las partes aéreas de las distintas especies (KW, $\chi^2=2.556$, $p=0.465$), siendo *Spartina* y *S. maritimus* las que

poseen los mayores porcentajes ($0.4 \% \pm 0.1$). Por el contrario, se han encontrado diferencias significativas entre la biomasa subterránea de las geófitas autóctonas y la de la invasora (KW, $\chi^2=8.546$, $p=0.036$), correspondiendo el menor contenido a esta última ($0.7 \% \pm 0.1$). Asimismo, se observa que las concentraciones de N en la biomasa subterránea son mayores que en la aérea en cada especie.

	Cl (%)	L (%)	COT (%)	P (%)	N (%)
Biomasa aérea					
<i>S. maritimus</i>	26.0 \pm 0.3 (a)	8.8 \pm 0.2 (a)	5.0 \pm 0.0 (a)	0.9 \pm 0.1 (a)	0.4 \pm 0.1
<i>S. litoralis</i>	20.6 \pm 3.3 (a)	4.9 \pm 1.1 (b)	8.0 \pm 0.6 (b)	0.2 \pm 0.0 (b)	0.3 \pm 0.0
<i>J. subulatus</i>	40.8 \pm 1.5 (b)	10.2 \pm 0.9 (c)	3.1 \pm 0.1 (c)	0.3 \pm 0.0 (b)	0.3 \pm 0.0
<i>S. densiflora</i>	29.4 \pm 4.5 (a)	8.5 \pm 1.0 (a)	3.8 \pm 0.3 (c)	1.1 \pm 0.2 (a)	0.4 \pm 0.1
Biomasa enterrada					
<i>S. maritimus</i>	24.9 \pm 1.6 (a)	12.5 \pm 0.4	2.7 \pm 0.2	3.8 \pm 0.9 (a)	1.1 \pm 0.1 (a)
<i>S. litoralis</i>	22.0 \pm 3.3 (a)	14.1 \pm 3.3	4.2 \pm 0.8	1.4 \pm 0.8 (a,b)	0.9 \pm 0.1 (a,b)
<i>J. subulatus</i>	38.2 \pm 2.5 (b)	13.1 \pm 0.4	2.0 \pm 0.1	7.5 \pm 0.3 (c)	1.1 \pm 0.1 (a)
<i>S. densiflora</i>	20.7 \pm 2.2 (a)	12.1 \pm 1.2	2.4 \pm 0.5	1.4 \pm 0.1 (b)	0.7 \pm 0.1 (b)

Tabla 4.26. Composición química inicial ($t_0 = 0$ días) del material vegetal seco de la biomasa aérea y enterrada. Cl: celulosa; L: lignina; COT: carbono orgánico total; P: fósforo; N: nitrógeno. Las letras entre paréntesis indican diferencias entre las especies (ANOVA, KW).

▪ Descomposición de los componentes iniciales de la biomasa

Este experimento se mantuvo realmente durante 800 días (T9). Sin embargo, algunas de las últimas muestras que había que retirar en ese momento no se lograron rescatar en el campo, por lo que para hacer comparables todos los resultados se ha trabajado hasta el T8 (700 días).

Para conocer la pérdida de componentes con respecto a su contenido inicial, se han buscado regresiones exponenciales negativas entre los porcentajes de las concentraciones de los distintos compuestos y elementos (lignina, celulosa, carbono-COT, fósforo y nitrógeno) en la biomasa seca frente al tiempo (días), siguiendo el modelo de Olson (1963). Se probaron otras aproximaciones no siendo en ningún caso relevantes. Sólo se muestran aquellas regresiones exponenciales negativas significativas. Como en el caso de la biomasa, se han agrupado los valores en los casos entre los que no hubiera diferencias significativas, para así aumentar el número de muestras.

Respecto a la pérdida de celulosa con el tiempo, sólo se ha encontrado relación exponencial negativa significativa en la materia orgánica subterránea de *Juncus subulatus*. En este caso, la tasa de descomposición diaria (k) es de -0.0007 día^{-1} . Tras más de dos años de exposición de la biomasa enterrada a la intemperie, el contenido de celulosa ha disminuido al 40 % del inicial. El 50 % del contenido en celulosa se alcanzaría a los 1070 días (2.93 años), siendo necesario que transcurran 7716 días (21.14 años) para llegar a perder el 99 % de la concentración inicial de este compuesto (Tabla 4.27, Figura 4.17).

Celulosa								
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Js-Enterrada	0.845	0.027	16.298	35.169	-0.000648	1070	4630	7716

Tabla 4.27. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de pérdida de celulosa a lo largo del tiempo. Js: *Juncus subulatus*.

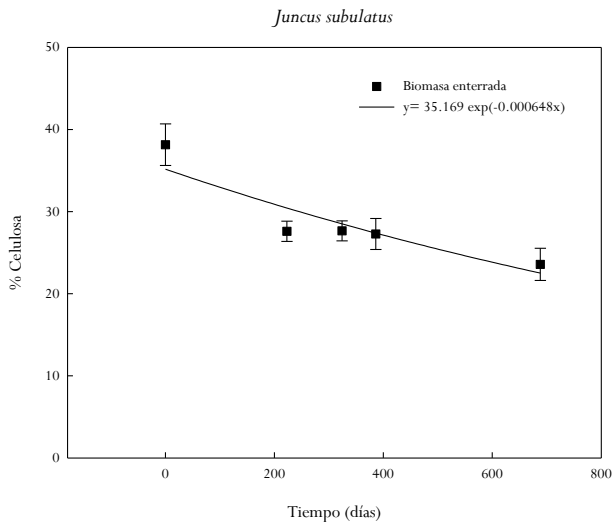


Figura 4.17. Proporción media de celulosa en la materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de *Juncus subulatus*.

En cuanto al contenido de lignina, no se han relaciones exponenciales negativas significativas en la descomposición de la materia orgánica con el tiempo.

En el caso de la concentración de COT, solo se observa una relación negativa en la biomasa aérea de *S. litoralis* (no mareal) en la cual disminuye con el tiempo a una tasa de 0.0007 día^{-1} , reduciéndose la concentración final en un 40 % respecto al inicial (Tabla 4.28, Figura 4.18).

	COT							
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Scl-Aéreo NM	0.791	0.043	11.043	8.458	-0.000718	965	4178	6964

Tabla 4.28. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de COT a lo largo del tiempo. NM: no mareal. Scl: *Scirpus litoralis*.

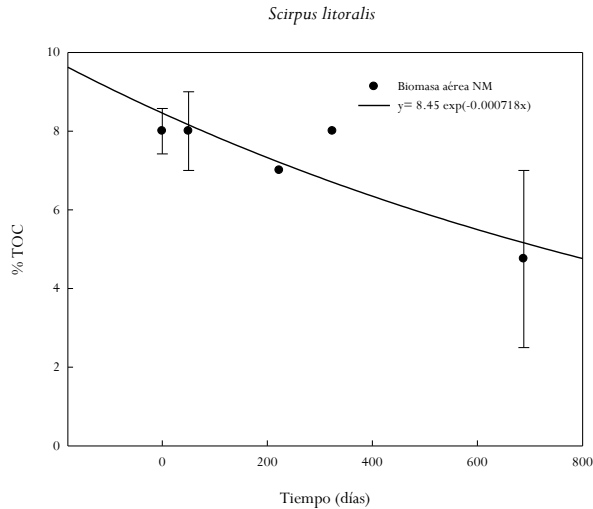


Figura 4.18. Proporción media de COT en la materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa aérea de *S. litoralis*. NM: no mareal.

En cuanto al fósforo, se han encontrado relaciones exponenciales negativas entre la biomasa enterrada de las tres geófitas autóctonas respecto del tiempo, pues este nutriente, que se encuentra en bajas concentraciones en el suelo, se moviliza rápidamente (Davies *et al.* 2006). Estas tres especies, que parten de valores iniciales muy diferentes (3.83 % para *S. maritimus*, 1.42 % para *S. litoralis*, 7.5 % para *J. subulatus*), poseen unas tasas de descomposición (*k*) muy similares. De hecho, para estas tres especies, su T₅₀ coincide prácticamente con el tiempo t₄ de recogida de las muestras (223 días). Al final del periodo de muestreo han conseguido reducir al 90 % el contenido inicial de fósforo (Tabla 4.29, Figura 4.19).

Fósforo								
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Scm-Enterrada	0.761	0.023	12.762	2.296	-0.002990	232	1003	1672
Scl-Enterrada	0.660	0.0495	7.757	0.866	-0.002981	233	1007	1677
Js-Enterrada	0.824	0.012	18.779	4.912	-0.003001	231	1000	1666

Tabla 4.29. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de fósforo a lo largo del tiempo. Scm: *Scirpus maritimus*. Scl: *Scirpus litoralis*. Js: *Juncus subulatus*.

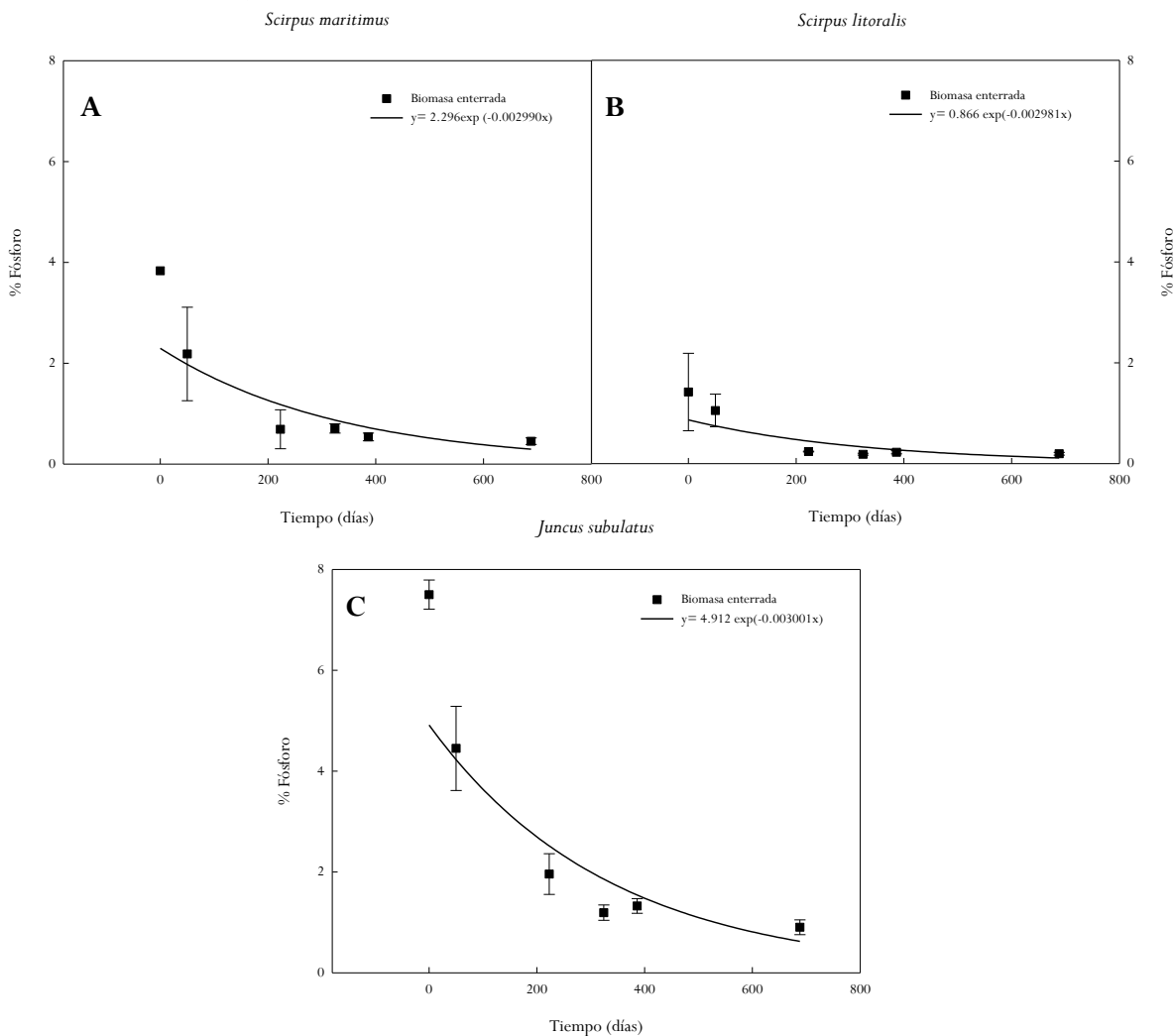


Figura 4.19. Proporción media de fósforo en la materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de *S. maritimus* (A) y *S. litoralis* (B) y *Juncus subulatus* (C).

Con respecto al nitrógeno, la tasa de descomposición en *S. litoralis* es mucho más baja que en *J. subulatus*, lo que nos indica que la liberación de nitrógeno es más lenta en la primera. De hecho, tras dos años desde el inicio del experimento, *S. litoralis* perdió un 45 % de la cantidad inicial frente al 65 % de *J. subulatus* (Tabla 4.30, Figura 4.20).

	Nitrógeno							
	R ²	p-valor	F	B	K	T ₅₀ (días)	T ₉₅ (días)	T ₉₉ (días)
Scl-Enterrada	0.839	0.01	20.878	0.789	-0.000724	957	4144	6906
Js-Enterrada	0.682	0.043	8.573	0.879	-0.001583	438	1895	3159

Tabla 4.30. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de nitrógeno a lo largo del tiempo. Scl: *Scirpus litoralis*. Js: *Juncus subulatus*.

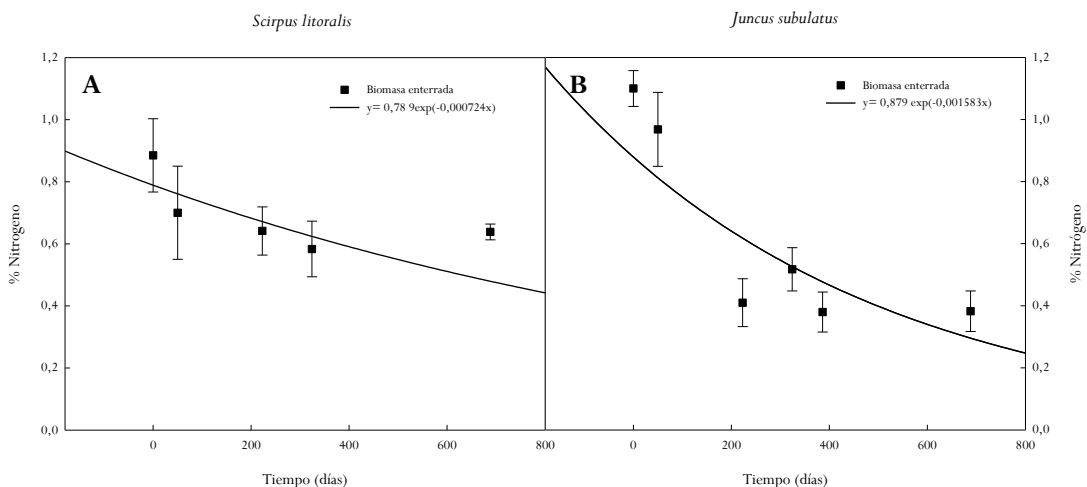


Figura 4.20. Proporción media de nitrógeno en la materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de *S. litoralis* (A) y *Juncus subulatus* (B).

4.4. DISCUSIÓN

En este estudio se trata de conocer el papel en el ciclo de nutrientes que tiene la invasora *S. densiflora* respecto a varias especies autóctonas en las marismas del Parque Nacional de Doñana. Para ello se han llevado a cabo dos experimentos distintos, el lixiviado y la descomposición de materia vegetal en el campo. Ambos, aunque están relacionados con el proceso general de descomposición, tienen distintas escalas temporales. La lixiviación transcurre en un corto período de tiempo, mientras que la descomposición en el campo tiene una mayor temporalidad. El lixiviado es un fenómeno que ocurre durante los primeros días, como consecuencia de la transferencia, mediante su lavado, de las sustancias solubles presentes en la materia orgánica.

Asimismo, el experimento de lixiviado se hizo en un medio controlado, mientras que el de descomposición en el campo se realizó en el medio natural, sin control de los factores ambientales que inciden en este proceso.

Aunque la reabsorción de nutrientes antes de abscisión de las hojas puede ser un medio eficaz para la conservación de los elementos vitales de muchas plantas, existe un flujo importante de nutrientes orgánicos e inorgánicos de las especies vegetales a través de la senescencia foliar y la descomposición (Davies *et al.* 2006). Davies *et al.* 2003 llegaron a señalar al proceso de lixiviación como la principal ruta de pérdida de biomasa y nutrientes en la vegetación de ecosistemas estuarinos en espacios cortos de tiempo.

El proceso de lixiviado estudiado en nuestro experimento demuestra que en las disoluciones de *J. subulatus* se han registrado las mayores concentraciones de elementos liberados de las hojas en medios con azida sódica. En esta situación, la presencia de este inhibidor de la respiración, nos puede dar idea de las concentraciones máximas de sustancias solubles que pueden liberarse en cada especie, ya que al estar inhibido el crecimiento de los microorganismos, los elementos del medio no son reciclados por estos, y por tanto, permanecen en la disolución. En cuanto a esto, *Spartina densiflora* ha sido la segunda especie, en casi todos los casos, en la liberación de nutrientes, mostrando valores relativamente elevados en la disolución. Por tanto, se puede deducir que en el lixiviado de elementos al medio, la invasora tiene un comportamiento similar a las especies autóctonas, es decir que no retiene los nutrientes durante un periodo de tiempo más prolongado que estas, pues son liberados en concentraciones intermedias con respecto a las autóctonas.

Por otro lado, en las disoluciones sin azida sódica, las concentraciones de elementos obtenidas son más variables que en presencia de azida. Esto puede ser debido a que al carecer de este inhibidor del crecimiento de microorganismos, las disoluciones han podido contaminarse de distinta forma y, por tanto, producirse dinámicas diferenciales en la actividad bacteriana en cada una de las muestras. La formación de biofilms observados en los botes a partir del quinto día tras el inicio del experimento, ha podido jugar un papel activo en las diferencias entre las muestras expuestas o no a la azida (Van der Moortel *et al.* 2012). Los elementos lixiviados son retirados por los microorganismos que forman parte de este biofilm, pues están reutilizando los elementos de la disolución y, por tanto, no quedan registrados en los análisis (Davies *et al.* 2006, Maie *et al.* 2006). De hecho, se advierte que las concentraciones en las disoluciones con azida son mayores que en su ausencia. Teniendo en cuenta esto, y suponiendo que todas las muestras hayan estado afectadas por

el mismo grado de contaminación al realizarse el experimento bajo las mismas condiciones (espacio y tiempo), hemos encontrado que las disoluciones sin azida de *Spartina densiflora* presentan las mayores concentraciones de nitrógeno y fósforo (C fue la segunda, aunque sin diferencias significativas con la primera, *S. maritimus*) con respecto a las especies autóctonas. De este modo, desde el punto de vista de los elementos obtenidos en las disoluciones con sendos tratamientos, *S. densiflora*, aun mostrando altas concentraciones en las disoluciones, tiene un comportamiento similar a *Juncus subulatus* y *Scirpus maritimus*. Por tanto, en relación con el proceso de lixiviado, nuestros resultados indican que la invasora no muestra un claro comportamiento diferencial que permita confirmar que retiene más nutrientes que las especies autóctonas analizadas.

De la misma forma, aunque los datos demuestran que no existen diferencias significativas entre las cuatro especies en presencia de azida, *J. subulatus* y *S. densiflora* son las especies que manifiestan una menor pérdida de biomasa foliar durante el lixiviado. Durante este proceso en un medio con azida, los análisis revelan solo unas pérdidas en torno al 10 y 20 % de materia seca, respectivamente; frente al 26 y 38 % de *S. litoralis* y *S. maritimus*. Este hecho indica que aunque *J. subulatus* y *S. densiflora* son las especies que lixivian unas mayores concentraciones de elementos solubles al medio, mantienen gran parte de su estructura orgánica durante los 21 días de experimento.

Un dato relevante, aunque no concluyente (puede deberse a otros factores) es que la pérdida de biomasa foliar de *S. densiflora* en un medio sin azida es extremadamente baja en relación con las otras tres especies, ya que tan solo perdió el 24 % de su biomasa frente a una media del 60 % de las autóctonas. Como se ha comentado anteriormente, al no existir inhibidor del crecimiento de microorganismos en estas disoluciones, estos han podido actuar de forma diferencial y con dinámicas variables. Pero sí es reseñable que la biomasa perdida de *S. densiflora* tanto en medio con y sin azida es relativamente baja (20 y 24 %, respectivamente), sin obviar los datos de *J. subulatus* (10 y 65 %), otra especie con escasa pérdida de biomasa. Todo esto indicaría que la estructura foliar de la invasora permanece durante más tiempo que la de las tres especies autóctonas durante esta fase de la descomposición. Estos datos están avalados también por la evolución de la escasa pérdida de biomasa durante todo el tratamiento, es decir, no es solo un dato puntual final (Fig. 4.11). Además, se observa una reducida dispersión de los datos en los distintos días de análisis que podría indicar que no se debe a errores del método, ya que parece poco probable que solo los tres botes de la invasora por cada día que se retiraron del experimento tuvieran un bajo grado de contaminación por microorganismos descomponedores, habiendo estado en las mismas condiciones que las demás muestras de las otras especies. Por tanto, todas estas evidencias parecen

demostrar que la biomasa aérea de *S. densiflora* persiste durante más tiempo que las autóctonas durante el proceso de lixiviado.

En general, las cuatro especies conservan altas concentraciones de N del material foliar en presencia de azida, y en torno al 50% en *J. subulatus* y *S. densiflora* en ausencia de este inhibidor. Mientras que, mayormente, las cuatro especies liberan en torno al 50% de P al medio entre ambos tratamientos. En relación con esto, Davies *et al.* 2006 encontraron que, en otra especie del género *Spartina*, *S. alterniflora*, situada en ecosistemas dominados por manglares en Norte América, liberaban poco P debido a las limitaciones de este elemento en sus respectivos escenarios naturales. Parece ser que las especies vegetales tienden a ser más eficaces en la retención de los elementos cuando menos disponibilidad haya en el medio, tratando de reabsorber de las hojas o retener la mayor cantidad de nutrientes antes de la senescencia foliar. En nuestro caso, la especie que liberó mayor concentración de N fue *S. densiflora*, mientras que esta fue de las especies que menos cantidad de P soltó al medio. Estas oscilaciones en el contenido del N y P en la biomasa foliar tienen posiblemente un origen distinto para cada elemento. Así, mientras que los cambios en N parecen estar relacionado con el contenido de proteínas solubles presentes en los tejidos de las hojas, la lixiviación del P en macrófitas de estuarios puede deberse al resultado de la fracción inorgánica del tejido foliar (Twilley *et al.* 1986, Davies *et al.* 2003).

Durante el proceso de lixiviado, la exótica fue capaz de retener mayores cantidades de nutrientes y de perder menos cantidad de biomasa en los dos medios, con y sin azida, a diferencia de las especies autóctonas, aunque para determinados componentes éstas fueron capaces de superar a la invasora. Esto puede deberse a que *Spartina* puede variar su fenotipo y es capaz de optimizar el uso de los recursos, incrementando, incluso, su éxito dentro de una determinada comunidad (Bortolus, 2004). Las variaciones existentes entre la lixiviación de las distintas especies pueden deberse también a las diferencias entre los fragmentos de las hojas usadas, debido probablemente a que las fracciones más grandes tienen menos superficie de contacto con el agua (Svensson *et al.* 2013). En nuestro caso, se evitó seleccionar aquellas hojas rotas y partidas, intentando no romperlas a la hora de introducirlas en el interior de los botes de plásticos. Por otro lado, en el caso del uso de los tallos para las especies *J. subulatus* y *S. litoralis*, se intentó que los fragmentos fueran del mismo tamaño.

Ostojíć *et al.* 2013 también relacionaron las oscilaciones de los procesos de lixiviación a que la materia orgánica y los nutrientes liberados desde las hojas pudieran ser diferentes en calidad, en

biodisponibilidad y en edad. En nuestro caso, para intentar evitar esta última variable se seleccionaron siempre las hojas completamente verdes más distales. De este modo nos aseguramos que estaban completamente maduras y posiblemente de la misma clase de edad. Otros factores a tener en cuenta que pueden controlar la lixiviación son las inundaciones, pues en el medio natural pueden causar una rápida lixiviación de nutrientes a partir de hojas secas presentes en la superficie del suelo (Ostojić *et al.* 2013). Además, los efectos de las mareas hacen que las halófitas situadas en medios intermareales se humedezcan con regularidad, siendo más propensas a la liberación de nutrientes y a la excreción de sales (Turner, 1993.)

En relación con los análisis de la descomposición del material vegetal depositado en el campo, los resultados muestran que tanto *J. subulatus* como *S. densiflora* son las especies más resistentes a su descomposición foliar (Tabla 4.20). Estos resultados son acordes a los encontrados en el experimento de lixiviado, en el que estas dos primeras especies mostraron en general una escasa pérdida de biomasa aérea (medio con azida). Además, al comparar estos resultados con los obtenidos en los análisis de la composición de la biomasa, se observa en ambas especies un mayor contenido en ligninas y celulosas, compuestos muy refractarios y que, por tanto, ofrecen una alta resistencia a la descomposición. Por el contrario, *S. litoralis* es la que ha mostrado mayores tasas de descomposición. Resulta llamativo el notable contraste de los periodos necesarios para que el 99 % de la biomasa aérea se descomponga, unos 4 años en *Scirpus litoralis* frente a los 22.2 años precisos para *J. subulatus*, aun cuando son especies autóctonas en estos ecosistemas de marismas. Asimismo es interesante añadir que el T_{99} para la biomasa aérea de la invasora es de unos 14.24 años, un periodo de tiempo relativamente alto, si bien intermedio entre los de las citadas autóctonas.

Al comparar estos datos con el contenido de los elementos refractarios en *Scirpus litoralis* y *J. subulatus* se observa que en la primera, la suma de estos es del 25.5 % (4.9 % lignina + 20.6 % celulosa), mientras que en *J. subulatus* alcanza el 51 % (10.2 % lignina + 40.8 % celulosa). Y como se apuntó anteriormente, las diferencias en las concentraciones de estos compuestos entre estas especies fueron significativas (Tabla 4.26). Es, por esto, que la elevada concentración en estos compuestos hace que la biomasa aérea de *J. subulatus* muestre bajas tasas de descomposición. De hecho, en observaciones directas en el campo se aprecian escasos restos de biomasa aérea de *S. litoralis* transcurrido poco tiempo después de morir, mientras que los restos de *J. subulatus* se observan durante bastante más tiempo. Asimismo, y como se comentó en el apartado 4.2.2. (Material y métodos del experimento de descomposición), para este ensayo se utilizaron tallos de

J. subulatus en su biomasa aérea, y se podría pensar que este es el motivo de obtener una concentración tan elevada de materiales refractarios en este compartimento. Pero creemos que esta no es la causa exclusivamente, ya que con *S. litoralis* también se utilizaron tallos y, sin embargo, esta especie revela las concentraciones más bajas de lignina y celulosa de todas las analizadas.

La lignina, un componente estructural de las paredes celulares de las plantas vasculares y el segundo polímero de origen natural más abundante en la biosfera (después de la celulosa), tiene un alto potencial de conservación (Klap *et al.* 1999). En muchos casos se puede observar un incremento del porcentaje de lignina y celulosa durante la descomposición, tanto en la biomasa aérea como en la subterránea. Pero esto no indica, evidentemente, que se esté creando materia, sino que al degradarse más lentamente que otros componentes y elementos de la materia vegetal, se produce una acumulación relativa de lignina en la biomasa que se está descomponiendo, y se aprecia, por tanto, como un incremento. Esta conservación puede deberse a la formación de compuestos muy resistentes y estables por la combinación de taninos, fenoles y proteínas juntos con estos polisacáridos (Dinka *et al.* 2004). La lignina y la celulosa son reservorios de COT, pudiendo ser usado por la acción microbiana, de ahí que pueda aumentar la concentración de COT a lo largo del tiempo (Hodson *et al.* 1984).

Por otro lado, las tasas de descomposición entre la biomasa aérea y enterrada son notablemente distintas, siendo menores las segundas. Esta desigualdad puede ser explicada por las diferencias en el contenido de nutrientes y de fibras (celulosa y lignina), con una mayor concentración en la biomasa enterrada (Gessner, 2000; Eid *et al.* 2014). Las tasas de descomposición de hojas y tallos son mucho mayores que en raíces y rizomas (Fresch *et al.* 2013). La principal diferencia se debe al contenido de fibras, llegándose a convertir en unos de los mejores predictores de la tasa de descomposición. Altas concentraciones de lignina en el detrito hacen que se descomponga significativamente más lento que aquellos que tienen más bajas concentraciones (Murphy *et al.* 1998).

Las concentraciones de ligninas en la biomasa subterránea de las cuatro especies son más elevadas que las aéreas, lo que junto con las altas cantidades de celulosa contribuyen a una menor tasa de descomposición de la biomasa subterránea respecto de la aérea. Esta menor pérdida de biomasa subterránea se observa más claramente en los prolongados periodos de descomposición obtenidos mediante los modelos analizados en todas las especies (T_{50} , T_{95} y T_{99}). La especie con mayor

concentración de componentes refractarios en la biomasa subterránea, debido principalmente a la alta proporción de celulosa que es significativamente distinta a las concentraciones de las otras especies, es *J. subulatus*, como en el caso de la biomasa aérea. El tiempo necesario para que se descomponga el 50 % de la biomasa enterrada, en esta especie es el doble que para *J. subulatus* y *S. densiflora*, siendo esta última la que menor tiempo precisa.

Sin embargo, la concentración de compuestos refractarios, tanto de celulosa como de lignina, en la biomasa subterránea de *S. densiflora* pasa a ser la menor entre todas las especies analizadas, si bien no existen diferencias significativas en la composición inicial de la biomasa subterránea entre *S. maritimus*, *S. litoralis* y la invasora. Esta baja proporción de elementos refractarios en el material enterrado de *S. densiflora* contrasta con las relativas altas concentraciones de aquéllos en su biomasa aérea. A pesar de esto, el T_{99} de la biomasa subterránea de *S. densiflora* es mayor que la aérea. Esta diferencia podría deberse a la presencia de otros compuestos relativamente resistentes a la biodegradación en la biomasa aérea y ausentes en la subterránea que no han sido analizados, como podría ser la hemicelulosa. Asimismo, la presencia de sustancias secundarias vegetales en alta concentración en una especie invasora puede generar que la actividad metabólica de los descomponedores sea distinta, incluso producir bajas tasas de descomposición (Ehrenfeld, 2003).

En relación con la descomposición a la biomasa, los resultados obtenidos sugieren que existen diferencias entre las cinco especies estudiadas. Las tasas de descomposición (k) de *S. densiflora*, junto con la de *J. subulatus*, resultan ser las más bajas en relación con el resto de especies. Esta última es la que más lentamente se descompone, con tasas de descomposición que oscilan entre $0.0004 - 0.0008 \text{ día}^{-1}$ para la biomasa aérea y 0.0005 día^{-1} para la biomasa enterrada. En relación con otras especies del mismo género, se encuentra muy por debajo de los valores de *J. maritimus* en las lagunas de Santa Olalla y Dulce en el propio Parque Nacional de Doñana, $0.009 - 0.0162 \text{ día}^{-1}$ (Álvarez *et al.* 2001) y de *J. roemerianus* con 0.0016 día^{-1} (Williams y Murdoch, 1972).

De modo similar, la biomasa aérea de *Spartina* posee una tasa de 0.0009 día^{-1} . Ésta la sitúa muy por debajo de los valores registrados para esta misma especie en Portugal (0.003 día^{-1} , Simões *et al.* 2011), e inferior también a los reportados por otros autores para otras especies del mismo género: 0.004 día^{-1} para *S. anglica* (Buth y De Wolf, 1985), $0.003-0.004 \text{ día}^{-1}$ en *S. alterniflora* (Marinucci *et al.*, 1983; Halupa y Howes, 1995), 0.005 día^{-1} en *S. maritima* (Castro y Freitas, 2000), y 0.002 día^{-1} para *S. versicolor* (Menéndez y Sanmartí, 2007). Respecto a *S. patens*, en un estudio similar en

duración al realizado (2 años) se obtuvieron valores parecidos a los hallados en nuestro trabajo (0.0007 día^{-1} ; Foote y Reynolds, 1997). En cuanto a la biomasa enterrada, los datos obtenidos para la exótica son muy similares a los de la biomasa aérea, con una tasa de 0.0007 día^{-1} .

En el resto de especies estudiadas, las tasas de descomposición se encuentran entre resultados próximos a los registrados en la bibliografía. Así, en *S. maritimus* y *S. litoralis* hemos encontrado valores en torno a 0.0013 y 0.0029 día^{-1} respectivamente, muy parecidos a los descritos por Sanmartí y Menéndez (2007) de 0.0019 día^{-1} para la primera especie. En el caso de *A. macrostachyum*, cuya tasa oscila entre $0.00159 - 0.00278 \text{ día}^{-1}$, está ligeramente por encima de los estudiados por Simões *et al.* (2011) en Portugal, 0.009 día^{-1} , pero casi cinco veces más que otra quenopodiácea como *Sarcocornia fruticosa* en el Mediterráneo, 0.004 día^{-1} (Curco *et al.* 2004).

Resulta llamativo desde el punto de vista ecológico que *S. densiflora* no sea la especie que más prolongue su descomposición al tratarse de una exótica, como proponemos en nuestra hipótesis, sino que lo sea una de las especies autóctonas como es *J. subulatus*. La especie invasora tarda 2 y más de 14 años para descomponer su biomasa aérea el 50 % y 99 % respectivamente y algo más de 2.5 y 18 años para que ocurra lo mismo en la biomasa enterrada. En cambio, el tiempo se dilata hasta los 3 y los más de 20 años para que la biomasa aérea de *J. subulatus* se descomponga el 50 % y el 90 % respectivamente, y más de 5 y cerca de 40 años para su biomasa enterrada. Esta circunstancia nos puede hacer pensar que no existe una estrategia por parte de la invasora que produzca una dinámica en su descomposición muy diferente a la de las autóctonas. A pesar del relativamente corto periodo de tiempo que esta especie invasora lleva en nuestras marismas muestra, en general, muestra un comportamiento similar a las autóctonas respecto a la descomposición de su biomasa. Parece que *S. densiflora* se ha incorporado en la estructura en este ecosistema como una especie más, y que la microbiota descomponedora actúa sobre ella exactamente igual que las geófitas autóctonas.

Por otro lado, las diferencias en la descomposición de las distintas especies de este estudio pueden estar relacionadas con las propias características intrínsecas de la biomasa y con variables ambientales. Estos factores intrínsecos dependen de la morfología vegetal, la composición inicial de la biomasa y la dureza del material a descomponer (Gallardo y Merino, 1993; Simões *et al.* 2011), como ya hemos tratado anteriormente. Y las diferencias ambientales pueden estar relacionadas con la afección mareal, frecuencia de la inundación diaria, y la permanencia de la lámina de agua, entre ambos lados del muro de la Montaña del Río, pues el acceso de las mareas

hacia el interior de las marismas se encuentra controlado por un sistema de compuertas y canales. La descomposición en medio acuáticos y mareales va estar sujeta a cambios de temperatura, pH e hidropériodo, así como las características del detrito y la composición de éste (Balasubramanian *et al.* 2012). En el caso de haber estado sumergidas o parcialmente sumergidas, también puede hacer que haya diferencias entre las zonas de estudio (mareal vs. no mareal), si bien en nuestro caso no siempre ha sucedido. Esta lámina de agua, en el caso de que tenga signos de eutrofización, puede acelerar incluso la descomposición (Álvarez *et al.* 2001).

En relación con esto, la localización de las muestras en distintas zonas (mareal/no mareal) no es una variable determinante en el proceso de descomposición para todas las especies, pues no siempre se han encontrado claras diferencias en la pérdida de biomasa rotundamente discriminantes. Algo similar ha ocurrido con el tipo de malla utilizado en las bolsas. Tanto para *Spartina* como para *S. maritimus* y en algunos casos *J. subulatus* (lado NM), el empleo de la malla fina no ha sido un inconveniente para la actividad de la macrofauna descomponedora, pues no se han encontrado diferencias entre los resultados procedentes del uso de los dos tipos de mallas (MF y MG) para la biomasa de estas especies (Álvarez *et al.* 2001, Menéndez *et al.* 2001), y como se ha comentado, ni en la localización (Van der Moortel *et al.* 2012). Sin embargo, en algunas especies autóctonas, como *Arthrocnemum macrostachyum* y *Scirpus litoralis*, sí se han encontrado diferencias en la pérdida de biomasa aérea en función del tipo de malla utilizada. La primera contiene las concentraciones más bajas de celulosa y lignina, y las tasas de descomposición más elevadas de todos los taxones estudiados. La segunda especie, aunque no se analizó su composición inicial, suponemos que al ser una especie suculenta, el contenido de fibras en su biomasa aérea no es muy elevado. Esta coincidencia podría sugerir la posible relación entre aquellas especies que muestran mayores tasas de descomposición (el caso de estas dos especies) y el tipo de malla empleada. Sin embargo, las diferencias contempladas entre las mallas usadas en el lado mareal para *J. subulatus*, con muy bajas tasas de descomposición, impiden dar un resultado concluyente. En relación con la materia vegetal subterránea, no se han encontrado diferencias significativas en la pérdida de biomasa en ningún caso para ninguna especie, ni para distintos tipos de mallas, ni zona mareal/no mareal. Por tanto, de estos resultados se puede deducir que al ser permeabilizado el muro de la Montaña del Río con posterioridad a nuestro estudio a través de la Actuación N° 8 del Proyecto Doñana 2005, las diferencias en las variables ambientales no son suficientes para que se produzcan diferencias en la descomposición en todas las especies, incluida *S. densiflora*.

Por otro lado, se han encontrado grandes fluctuaciones en las concentraciones de COT, P y N durante el proceso de descomposición, de ahí que no aparezcan relaciones significativas en la mayoría de los casos. Estas fluctuaciones han podido deberse a la existencia de distintas concentraciones iniciales de estos elementos en las muestras dejadas en el campo para su degradación, o bien a las variaciones estacionales de la actividad microbiana (Dinka *et al.* 2004). La colonización por parte de microorganismos del material detrítico puede suponer la inmovilización del N y el P, incrementando la concentración del material a descomponer (Corstanje, 2006). En nuestro estudio se ha registrado en algunos casos, un aumento del contenido de estos elementos en la biomasa al final del experimento con respecto a la concentración inicial, como también citan Simões *et al.* (2011). En ocasiones, se ha asociado el alto contenido del N en las plantas con una descomposición mucho más rápida, incluso su adición puede acelerar este proceso (Dutta y Agrawal, 2001, Davies *et al.* 2006; Balasubramanian *et al.* 2012). También hemos observado mayores concentraciones de N y P en la biomasa subterránea respecto a la aérea en todas las especies, lo que podría indicar que este compartimento actúa como reservorio de estos elementos en todas ellas.

Las tasas de descomposición de plantas invasoras y de especies nativas a menudo difieren. Cuando una comunidad es ocupada por una invasora, ésta puede llegar a alterar la cantidad de material depositado y la mineralización de los nutrientes, pudiendo cambiar la estructura de la comunidad, la composición de especies y las propiedades del ecosistema (Hata *et al.* 2012). La baja descomponibilidad de *S. densiflora* puede estar asociado con la baja proporción de materiales lixiviados (Simões *et al.* 2012), que está en los niveles de otras especies del mismo género, como *S. alterniflora* (10–20 %; White y Howes, 1994), y *S. patens* (12–24 %, Foote y Reynolds, 1997), aunque a diferencias del resto de especies es capaz de liberar al medio mayores cantidades de P, uno de los elementos más móviles (Davies *et al.* 2006; Simões *et al.* 2012).

En este trabajo, se ha comprobado que *S. densiflora*, tanto en el proceso de lixiviado como durante la descomposición a largo plazo en el campo, ha mostrado una pérdida de biomasa relativamente baja, con valores intermedios entre los obtenidos en las especies autóctonas, siendo una de éstas, *J. subulatus*, la que ha presentado las tasas de descomposición más bajas. Con todo ello, también hay que tener en cuenta que el material muerto que permanece estante tras dejar de ser fotosintéticamente activo, tarda más en descomponerse que el detrito que ha sido sumergido en agua. Asimismo, *S. densiflora* es una especie capaz de mantener gran cantidad de biomasa estante

(ver Capítulo 3) durante periodos relativamente largos. Todo esto puede ayudar a comprender la elevada cantidad de nutrientes retenidos en la biomasa de esta especie durante períodos tan prolongados. Esta biomasa se descompondrá muy lentamente, ralentizando considerablemente el proceso de mineralización de la materia orgánica y su incorporación al ciclo de nutrientes de este ecosistema. Sin embargo, con *Juncus subulatus* ocurre algo parecido, pues tiene mayores tasas de descomposición que *S. densiflora*, e igualmente su biomasa permanece estante durante largos periodos. Por esto, no podría considerarse a la exótica como una especie que altere el ciclo de nutrientes de forma más determinante que otras especies naturales del ecosistema.

4.5. CONCLUSIONES

- *Spartina densiflora* junto con *Juncus subulatus* presentan las mayores concentraciones de componentes refractarios (lignina y celulosa), materiales que condicionan sus bajas tasas de descomposición.
- El tipo de malla (MF/MG) y la localización (M/NM) de las muestras no son variables concluyentes que determinen, en general, diferencias entre la descomposición de la invasora y de las otras especies estudiadas, por lo que la permeabilización de la Montaña del Río no afectaría a los procesos de descomposición de *Spartina densiflora*.
- Desde el punto de vista de la descomposición, *Spartina densiflora* no muestra un comportamiento diferente a las especies autóctonas estudiadas que indique que pueda alterar el ciclo de nutrientes, pues su tasa de descomposición es inferior a la de *Scirpus litoralis* y superior a la de *Juncus subulatus*. Sin embargo, la invasora mantiene gran parte de su estructura orgánica estante durante periodos prolongados de tiempo antes de su descomposición, lo que ralentiza la mineralización de la materia, aunque no más que la autóctona *J. subulatus*.

4.6. BIBLIOGRAFÍA

Álvarez, S.; Rico, E.; Guerrero, M.C.; Montes, C. (2001). Decomposition of *Juncus maritimus* in two shallow lakes of Doñana National Park. *International Review of Hydrobiology* **86**, 541–554.

Balasubramanian, D.; Arunachalam, K.; Das, A.K.; Arunachalam, A. (2012). Decomposition and nutrient release of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. under different trophic conditions in wetlands of eastern Himalayan foothills. *Ecological Engineering* **44**, 111–122.

Bortolus, A. (2004). Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora* Brong. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**, 97–107.

Bortolus, A. (2006). The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography* **33**, 158–168.

Bouchard, V.; Lefevre, J.C. (2000). Primary production and macro-detritus dynamics in a European Salt Marsh: carbon and nitrogen budgets. *Aquatic Botany* **67**, 23–42.

Brinson, M.M.; Lugo, A.E.; Brown, S. (1981). Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecological Systems* **12**, 123–161.

Buth, G.J.C.; De Wolf, L. (1985). Decomposition of *Spartina anglica*, *Elytrigia pungens* and *Halimione portulacoides* in a Dutch salt marsh in association with faunal and habitat influences. *Vegetatio* **62**, 337–355.

Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Mateos Naranjo, E.; Redondo, S; Castillo, J.M.; Figueroa, M.E.; Green, A.J. (2010). Implicaciones ecológicas de la presencia de flora exótica invasora en ecosistemas de marismas. Estudio de un caso: *Spartina densiflora*. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía. pp. 124-131.

Castro, P.; Freitas, H. (2000). Fungal biomass and decomposition in *Spartina maritima* leaves in the Mondego salt marsh (Portugal). *Hydrobiologia* **428**, 171–177.

Corstanje, R.; Reddy, K.R.; Portier, K.M. (2006). *Typha latifolia* and *Cladium jamaicense* litter decay in response to exogenous nutrient enrichment. *Aquatic Botany* **84**, 70–78.

Curcó, A.; Ibáñez, C.; Day, J.W.; Prat, N. (2002). Net primary production and decomposition of salt marshes of the Ebre Delta (Catalonia, Spain). *Estuaries* **25**, 309–324.

Davis, S.E.; Coronado-Molina, C.; Childers, D.L.; Day, J.W. (2003). Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany* **75**, 199-215.

Davis, S.E.; Childers, D.L.; Noe, G.B. (2006). The contribution of leaching to the rapid release of nutrients and carbon in the early decay of wetland vegetation. *Hydrobiologia* **569**, 87-97.

Dinka, M.; Agoston-Szabo, E.; Toth, I. (2004). Changes in nutrient and fibre content of decomposing *Phragmites australis* Litter. *International Review of Hydrobiology* **89**, 519–535.

Dutta, R.K.; Agrawal, M.A. (2001). Litterfall, litter decomposition and nutrient release in five exotic plant species planted on coal mine spoils. *Pedobiologia* **45**, 298–312

Ehrenfeld, J.G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* **6**, 503–523.

Eid, E.M.; Shaltout, K.H.; Al-Sodany, Y.M. (2014). Decomposition dynamics of *Phragmites australis* litter in Lake Burullus, Egypt. *Plant Species Biology* **29**, 47–56.

Figueroa, M.E.; Castellanos, E.M. (1988). Vertical structure of *Spartina maritima* and *Spartina densiflora* in mediterranean marshes. En: *Plant form and vegetation structure*. M.J.A. Werger; P.J.M. van der Aart & H.J. During; J.T.A. Verhoeven. (Eds.). SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. pp. 105-108.

Foote, A.L.; Reynolds, K.A. (1997). Decomposition of saltmeadow cordgrass (*Spartina patens*) in Louisiana coastal marshes. *Estuaries* **20**, 579–588.

Freschet, G.T.; Cornwell, W.K.; Wardle, D.A.; Elumeeva, T.G.; Liu, W.; Jackson, B.G.; Onipchenko, V. G.; Soudzilovskaia, N.A.; Tao, J.; Cornelissen, J. H.C. (2013). Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology* **101**, 943–952.

Gallardo, A.; Merino, J. (1993). Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* **74**, 152-161.

Garbutt, A.; Wolters, M. (2008). The natural regeneration of salt marsh on formerly reclaimed land. *Applied Vegetation Science* **11**, 335–344.

Gessner, M. O. (2000). Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites australis* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake. *Aquatic Botany* **66**, 9–20.

Godshalk, G.L.; Wetzel, R.G. (1978). Decomposition of aquatic angiosperms. III. *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. *Aquatic Botany* **5**, 329–354.

Halupa, P.J.; Howes, B.L. (1995). Effects of tidally mediated litter moisture content on decomposition of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens*. *Marine Biology* **123**, 379–391.

Hata, K.; Kato, H.; Kachi, N. (2012). Leaf litter of the invasive *Casuarina equisetifolia* decomposes at the same rate as that of native woody species on oceanic islands but releases more nitrogen. *Weed Research* **52**, 542–550.

Hodson, R.E.; Christian, R.R.; Maccubbin, A.E. (1984). Lignocellulose and lignin in the salt marsh grass *Spartina alterniflora*: initial concentrations and short-term, post-depositional changes in detrital matter. *Marine Biology* **81**, 1-7.

IBM Corp. Released (2012). IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Klap, V.; Louchouart, P.; Boon, J.J.; Hemminga, M.A.; Van Soelen, J. (1999). Decomposition dynamics of six salt marsh halophytes as determined by cupric oxide oxidation and direct temperature-resolved mass spectrometry. *Limnology and Oceanography* **44**, 1458–1476.

Luque, C.J.; Castellanos, E.M.; Mateos-Naranjo, E.; Álvarez-López, A.A.; Rubio-Casal, A.E.; Redondo, S.; Figueroa, M.E. (2006). Distribución y ocupación de *Spartina densiflora* en el litoral de la provincia de Huelva. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía. Talleres provinciales 2004-2006*. Junta de Andalucía. Sevilla.

Maie, N.; Jaffé, R.; Miyoshi, T.; Childers, D.L. (2006). Quantitative and qualitative aspects of dissolved organic carbon leached from plants in an oligotrophic wetland. *Biogeochemistry* **78**, 285–314.

Mann, K.H. (1972). Macrophyte production and detritus food chains in coastal waters. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* **29**, 353–383.

Marinucci, A.C.; Hobbie, J.E.; Helfrich, J.V.K. (1983). Effect of litter nitrogen on decomposition and microbial biomass in *Spartina alterniflora*. *Microbial Ecology* **9**, 27–40.

Mateos-Naranjo, E.; Redondo-Gómez, S.; Castillo, J.M.; Nieva, F.J.J.; Castellanos, E.M.; Luque, C.J.; Álvarez, A.A.; Rubio-Casal, A.; Muñoz, J.; Figueroa, M.E. (2006). Invasiones biológicas y ecosistemas costeros. Situación de *Spartina densiflora* en la provincia de Cádiz. En: *Especies exóticas invasoras en Andalucía. Talleres provinciales 2004-2006*. Junta de Andalucía. Sevilla.

Menéndez, M.; Martínez, M.; Hernández, O.; Comín, F.A. (2001). Comparison of leaf decomposition in two Mediterranean rivers: a large eutrophic river and an oligotrophic stream (S Catalonia, NE Spain). *International Review of Hydrobiology* **86**, 475–486.

Menendez, M.; Sanmartí, N. (2007). Geratology and decomposition of *Spartina versicolor* in a brackish Mediterranean marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **74**, 320–330.

Murphy, K.; Klopatek, J.M.; Klopatek, C.C. (1998). The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* **8**, 1061–1071.

Olson, J. S. (1963). Energy storage and the valance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**, 322–330.

Ostojić, A.; Rosado, J.; Miliša, M.; Morais, M.; Tockner, K. (2013). Release of Nutrients and Organic Matter from River Floodplain Habitats: Simulating Seasonal Inundation Dynamics. *Wetlands* **33**, 847–859.

Sanmartí, N.; Menéndez, M. (2007). Litter decomposition of *Scirpus maritimus* L. in a Mediterranean coastal marsh: importance of the meiofauna during the initial phases of detached leaves decomposition. *International Review of Hydrobiology* **92**, 211–226.

Simões, M.P.; Calado, M.L.; Madeira, M.; Gazarini, L.C. (2011). Decomposition and nutrient release in halophytes of a Mediterranean salt marsh. *Aquatic Botany* **94**, 119–126.

Sousa, A.I.; Lillebø, A.I.; Caçador, I.; Pardal, M.A. (2008). Contribution of *Spartina maritima* to the reduction of eutrophication in estuarine systems. *Environmental Pollution* **156**, 628–635.

Svensson, H.; Marques, M.; Kaczala, F.; Hogland, W. (2013). Leaching patterns from wood of different tree species and environmental implications related to wood storage areas. *Water and Environment Journal* **28**, 77–284.

Teal, J.M. (1962). Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* **43**, 614–624.

Turner, R.E. (1993). Carbon, nitrogen, and phosphorus leaching rates from *Spartina alterniflora* saltmarshes. *Marine Ecology Progress Series* **92**, 135 – 140.

Twilley, R.R.; Ejdung, G.; Romare, P.; Kemp, W.M. (1986). A comparative study of decomposition, oxygen consumption, and nutrient release for selected aquatic plants occurring in an estuarine environment. *Oikos* **47**, 190–198.

Valiela, I.; Teal, J.M.; Allen, S.D.; Van Etten, R.; Goehring, D.; Volkman, S. (1985). Decomposition in salt marsh ecosystems: the phases and major factors affecting disappearance of above-ground organic matter. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **89**, 29–54.

Van de Moortel, A.M.K.; Du Laing, G.; De Pauw, N.; Tack, F.M.G. (2012). The role of the litter compartment in a constructed floating wetland. *Ecological Engineering*. **39**, 71–80.

Williams, R.B.; Murdoch, M.B. (1972). Compartmental analysis of the production of *Juncus roemerianus* in a North Carolina marsh. *Chesapeake Science* **13**, 69–79.

White, D.S.; Howes, B.L. (1994). Nitrogen incorporation into decomposition litter of *Spartina alterniflora*. *Limnology and Oceanography* **39**, 133–140.

Zedler, J.B.; Kercher, S. (2004). Causes and consequences on invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences* **23**, 431-452.

CAPÍTULO 5

Transporte interno de las plantas exóticas y nativas por los gansos y patos: un estudio experimental

Este artículo ha sido publicado como:

García-Álvarez, A.; van Leeuwen, C. H. A.; Luque, C. J.; Hussner, A.; Vélez-Martín, A.; Pérez-Vázquez, A.; Green, A. J. and Castellanos, E. M. (2015). Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study. *Freshwater Biology* **60**, 1316–1329.

RESUMEN

1. Las plantas exóticas invasoras se están propagando rápidamente en los ecosistemas acuáticos de todo el mundo, causando graves efectos ecológicos. Son normalmente introducidas por los seres humanos, después de lo cual, los vectores naturales facilitan su posterior dispersión adicional. Las aves acuáticas migratorias han sido reconocidas durante mucho tiempo como importantes vectores de dispersión tanto para las plantas nativas como para acuáticas, pero su papel en la propagación de especies exóticas es poco conocido.
2. Se determinó experimentalmente el potencial para de la dispersión a larga distancia en plantas nativas y exóticas de humedales en Europa por dos aves acuáticas abundantes: los ánades reales *Anas platyrhynchos* y los gansos grises *Anser anser*. Se alimentaron, con semillas de dos plantas exóticas invasoras en Europa y dos plantas nativas, a 10 individuos de cada especie de aves, comprobando así los efectos de los animales y las plantas sobre el potencial de dispersión.
3. Las semillas intactas se recuperaron de las heces hasta 4 días después de la ingestión. La proporción de semillas recuperadas intactas varió significativamente entre las especies de plantas, pero no de entre las aves. La retención fue más elevada para la invasora *Ludwigia grandiflora* (> 35% de las semillas ingeridas), menor para la gramínea invasora *Spartina densiflora* (<3%) e intermedia para las especies nativas *Arthrocnemum macrostachyum* y *Suaeda vera* (5-10%).
4. Los patrones de recuperación de semillas a lo largo del tiempo variaron entre las especies de plantas y aves. Contrariamente a las expectativas, las semillas se mantuvieron en el intestino durante más tiempo en los patos que son más pequeños. Ninguna semilla de *Spartina* germinó después de la retención más allá de 8 h, mientras que algunas semillas de las otras especies germinaron incluso después de una retención de 72 h. La germinabilidad de las semillas de *Ludwigia* y *Arthrocnemum* se redujo por el paso intestinal. Las semillas de *Ludwigia* recuperadas de gansos eran fueron más propensas a germinar que las recuperadas de los ánades reales. El tiempo de

germinación disminuyó por el paso intestinal para *Spartina* y *Ludwigia*, pero aumentó con el tiempo de retención.

5. Acorde a las evidencias, patos y gansos tienen potencial para el transporte a larga distancia de semillas de plantas exóticas y nativas, con distancias de dispersión máximas de más de 1000 km. *Ludwigia* tiene mucho mayor potencial que *Spartina* para la dispersión por las aves acuáticas, pudiendo tener una expansión más rápida en toda Europa. Los tiempos de retención máximos de las semillas de los humedales han sido subestimados en estudios experimentales previos que duraron sólo 1-2 días. Contrariamente a los estudios anteriores, las plantas de humedales con semillas grandes, como *Ludwigia*, todavía pueden mostrar un elevado potencial de dispersión a larga distancia. Se debería prestar una mayor atención al papel de las aves acuáticas como vectores de plantas exóticas y al papel de los gansos migratorios como vectores de plantas en general.

CAPÍTULO 5

El artículo que forma parte de este apartado ha sido retirado de la tesis debido a restricciones de derechos de autor. En sustitución del artículo ofrecemos la siguiente información: referencia bibliográfica, enlace a la revista, y resumen.

García Álvarez, A., van Leeuwen, C.H.A., Luque, C. J., Hussner, A., Vélez, Martín, A., Pérez Vázquez, A., Green, A.J., Castellanos, E.M. (2015). Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study. *Freshwater Biology* 60, págs. 1316–1329. DOI: 10.1111/fwb.12567

Enlace al texto completo del artículo (solo para miembros de la UHU):

<https://doi.org/10.1111/fwb.12567>

RESUMEN:

1. Alien plant species are rapidly spreading in aquatic ecosystems around the world, causing major ecological effects. They are typically introduced by humans, after which natural vectors facilitate their further spread. Migratory waterbirds have long been recognised as important dispersal vectors for native and aquatic plants, yet little is known about their role in the spread of alien species.

2. We determined experimentally the potential for long-distance dispersal of native and alien wetland plants in Europe by two abundant waterfowl: mallards *Anas platyrhynchos* and greylag geese *Anser anser*. We fed seeds from two plants alien to Europe and two native plants to 10 individuals of each bird species, testing for the effects of bird and plant species on the potential for dispersal.

3. Intact seeds were retrieved from faeces for up to 4 days after ingestion. The proportion of seeds retrieved intact varied significantly between plant, but not bird, species. Retrieval was highest for the invasive water primrose *Ludwigia grandiflora* (>35% of ingested seeds), lowest for the invasive cordgrass *Spartina densiflora* (<3%) and intermediate for the native glasswort *Arthrocnemum macrostachyum* and seablite *Suaeda vera* (5–10%).

4. Seed retrieval patterns over time varied between both plant and bird species. Contrary to expectations, seeds were retained in the gut for longer in the smaller mallards. No *Spartina* seeds germinated after retention for over 8 h, whereas some seeds of the other species germinated even after retention for 72 h. Germinability was reduced by gut passage for *Ludwigia* and *Arthrocnemum* seeds. *Ludwigia* seeds recovered from geese were more likely to germinate than those recovered from mallards. Time to germination was reduced by gut passage for *Spartina* and *Ludwigia*, but increased with retention time.

5. Ducks and geese evidently have the potential for long-distance transport of alien and native plant seeds, with maximal dispersal distances of well over 1000 km. The much greater potential of *Ludwigia* than *Spartina* for dispersal by waterfowl is consistent with its faster expansion across Europe. Maximum retention times of wetland seeds have been underestimated in previous experimental studies that lasted only 1–2 days. Contrary to previous studies, wetland plants with large seeds, such as *Ludwigia*, can still show high potential for long-distance dispersal. More attention should be paid to the role of waterbirds as vectors of alien plants and to the role of migratory geese as vectors of plants in general.

Supplementary Material

Table S1 Statistical details corresponding to Fig. 3: multiple Tukey Comparisons of means between the proportion of germinated seeds for different treatments and plant species. Significant p values are shown in bold.

Plant species	Test	Estimate	SE	t-value	p-value
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	Geese vs. Control	-0.50611	0.14418	-3.51	0.0161
	Mallards vs. Control	-0.59839	0.15464	-3.87	<0.01
	Geese vs. Mallards	-0.09228	0.16105	-0.573	1
<i>Ludwigia grandiflora</i>	Geese vs. Control	-0.83777	0.11202	-7.479	<0.01
	Mallards vs. Control	-2.40986	0.17852	-13.499	<0.01
	Geese vs. Mallards	-1.57209	0.1747	-8.999	<0.01
<i>Spartina densiflora</i>	Geese vs. Control	-1.78339	0.97967	-1.82	0.7547
	Mallards vs. Control	-0.796	0.54706	-1.455	0.9329
	Geese vs. Mallards	0.98739	1.10539	0.893	0.9987
<i>Suaeda vera</i>	Geese vs. Control	0.4403	0.409	1.077	0.9932
	Mallards vs. Control	0.18633	0.44741	0.416	1
	Geese vs. Mallards	-0.25397	0.40649	-0.625	1

Table S2 Further results of Likelihood Ratio Tests corresponding to GLMMs on the retrieval patterns of seeds (GLMMs 3a and 3b) and for testing the effects of retention time on seed germination (GLMM4). GLMM4 was also run for LW, as indicated by 4_LW.

GLMM	interaction	Δ AIC	<i>df</i>	χ^2	<i>P</i> -value
3a	RT : bird species	2.0	1	0.01	0.90
3a	RT : seed species	143.4	3	149.4	<0.01
3a	RT ² : bird species	46.0	1	48.1	<0.001
3a	RT ² : seed species	287.0	3	293.0	<0.001
3b	RT : bird species	3.9	1	5.9	0.015
3b	RT : seed species	13.0	3	19.0	<0.001
4	RT : bird species	1.9	1	0.04	0.84
4	RT : seed species	3.8	3	9.7	0.02
4	RT ² : bird species	2.8	1	4.8	0.02
4	RT ² : seed species	35.1	3	41.1	<0.001
4_LW	RT : bird species	5.7	1	7.7	<0.01
4_LW	RT ² : bird species	59.1	1	61.1	<0.001

SUPPLEMENTARY FIGURES

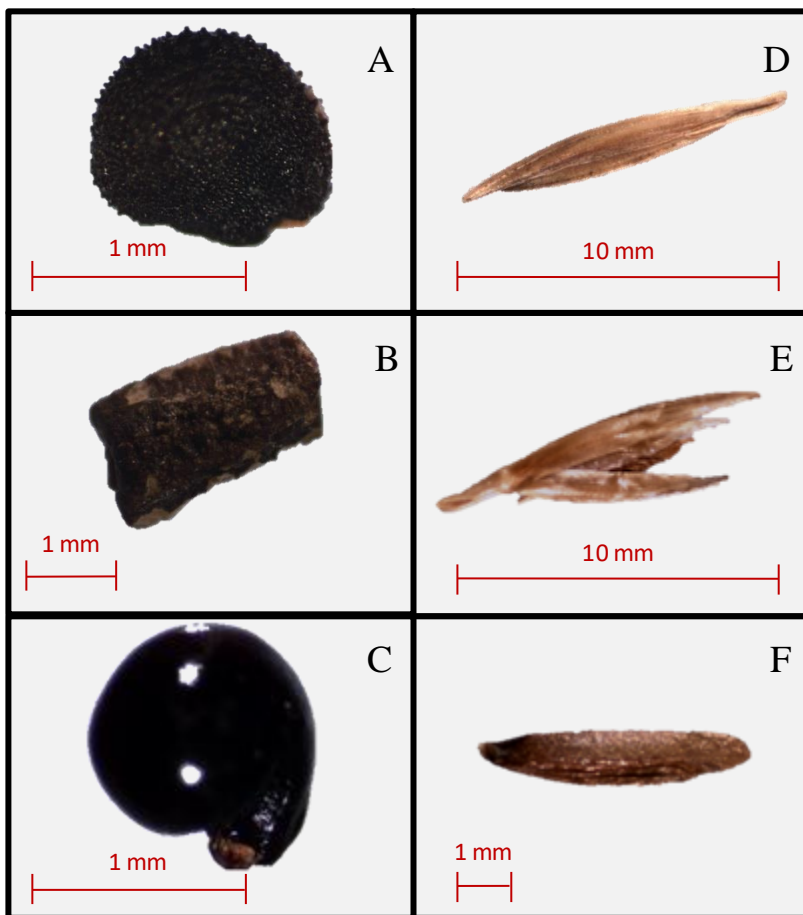


Figure S1. Seeds of *A. macrostachyum* (A), *L. grandiflora* (B), *S. vera* (C) and *S. densiflora* (D, E, F). D shows the spikelet with the seed inside, E shows the spikelet opened with the seed visible, F shows the seed itself.

Arthrocnemum macrostachyum

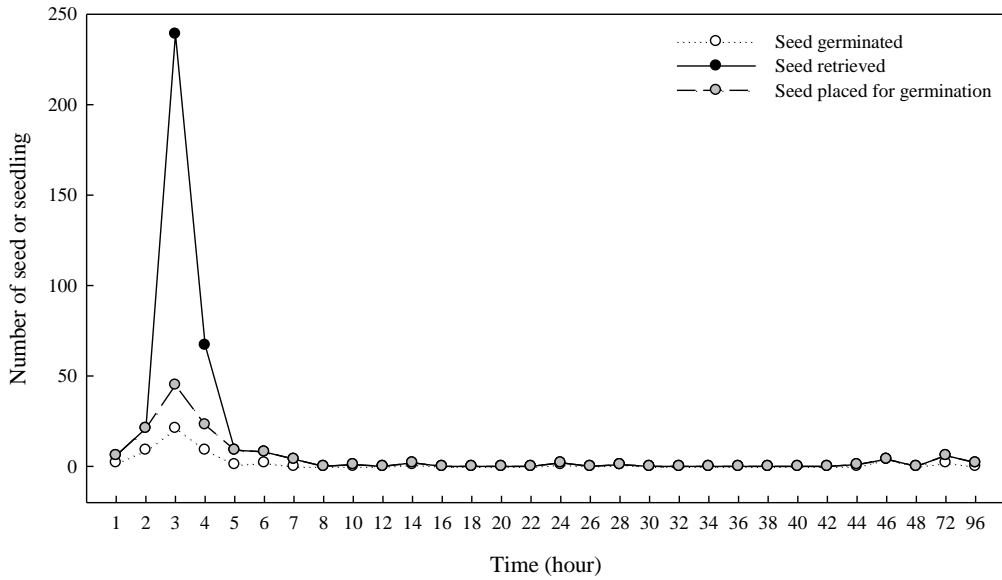


Fig. S2a. Total number of seeds of *A. macrostachyum* retrieved from greylag geese showing all birds summed together (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).

Arthrocnemum macrostachyum

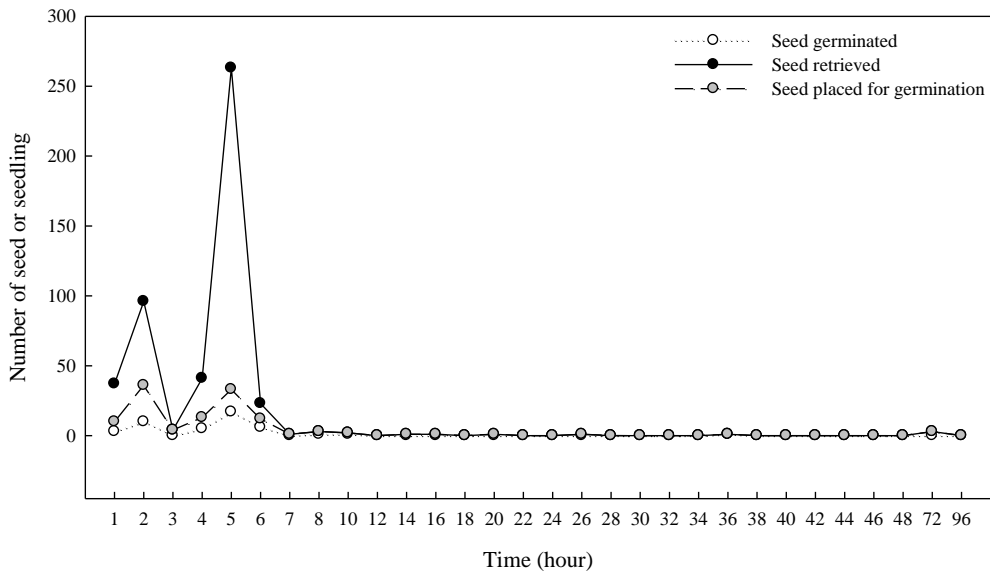


Fig. S2b. Number of seeds of *A. macrostachyum* retrieved (solid line) from mallard showing all birds summed together, the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).

Ludwigia grandiflora

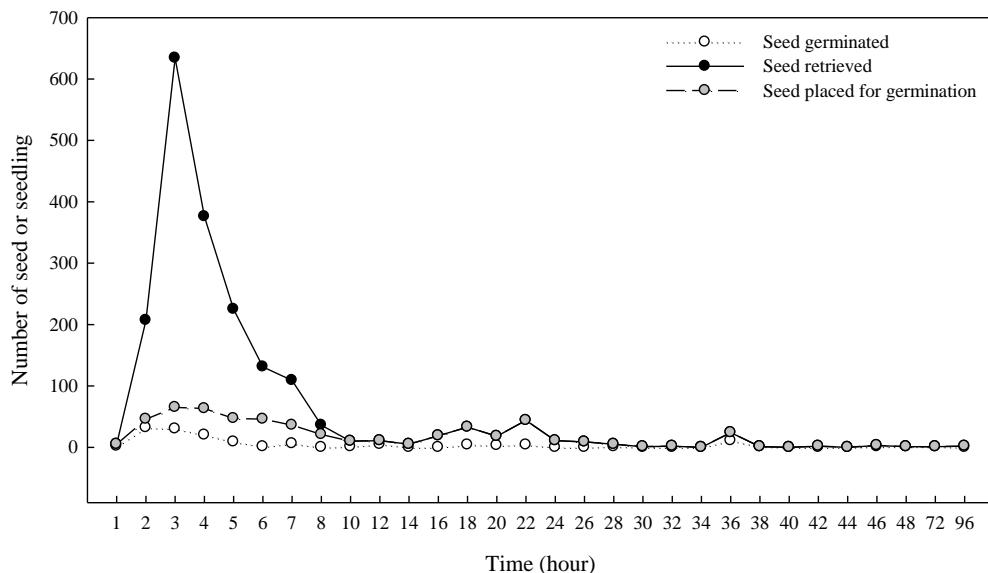


Fig. S2c. Number of seeds of *L. grandiflora* retrieved from greylag geese (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).

Ludwigia grandiflora

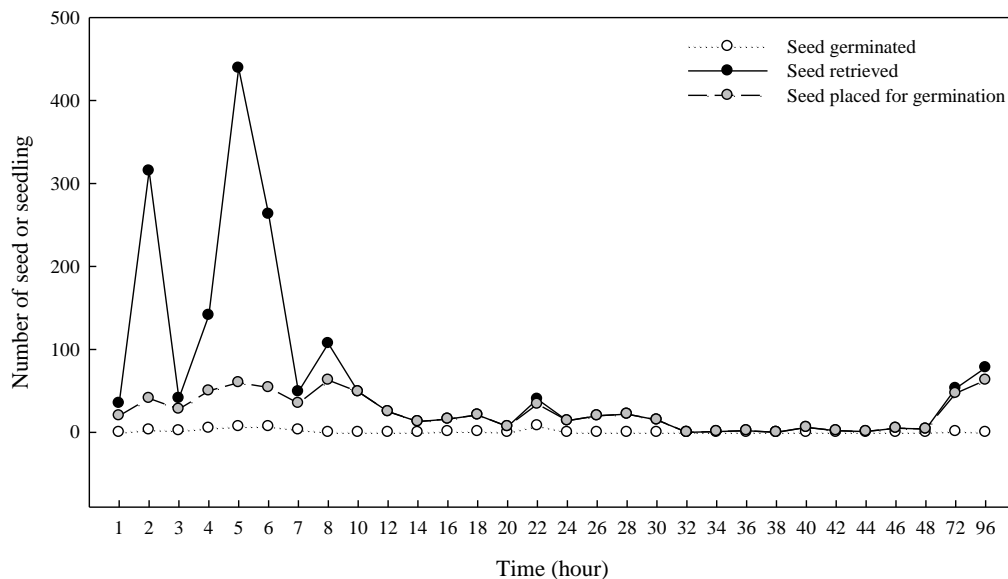


Fig. S2d. Number of seeds of *L. grandiflora* retrieved from mallard (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line). Note that the striking increase in retrieval at 72h and 96 h is due to seeds defecated by four individual ducks, but is largely explained by the fact that faeces were collected after an interval of 24 h, not 1-2h as at earlier retention times.

Spartina densiflora

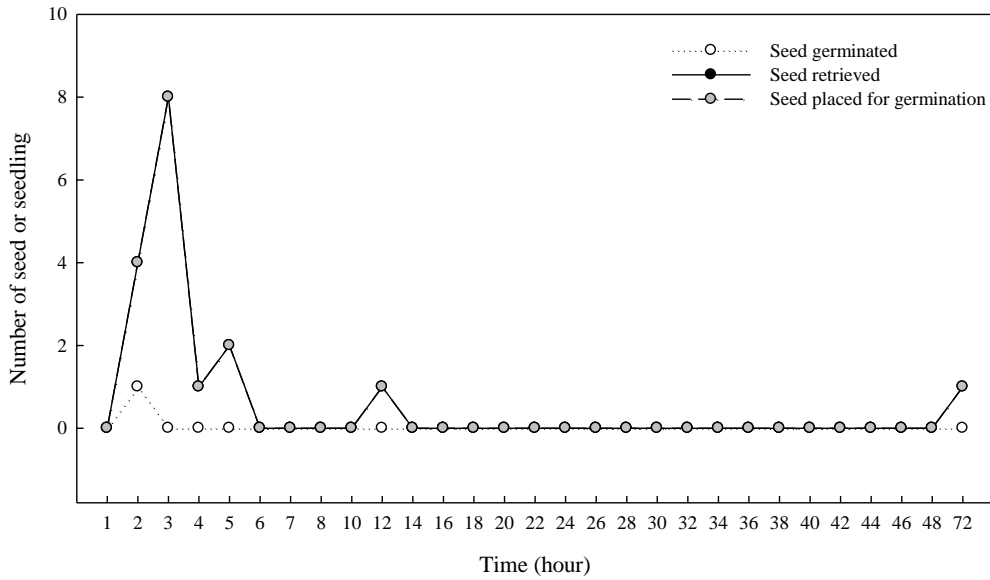


Fig. S2e. Number of seeds of *S. densiflora* retrieved from geese, all of which were placed for germination (solid line) and the number of seeds germinated (dotted line).

Spartina densiflora

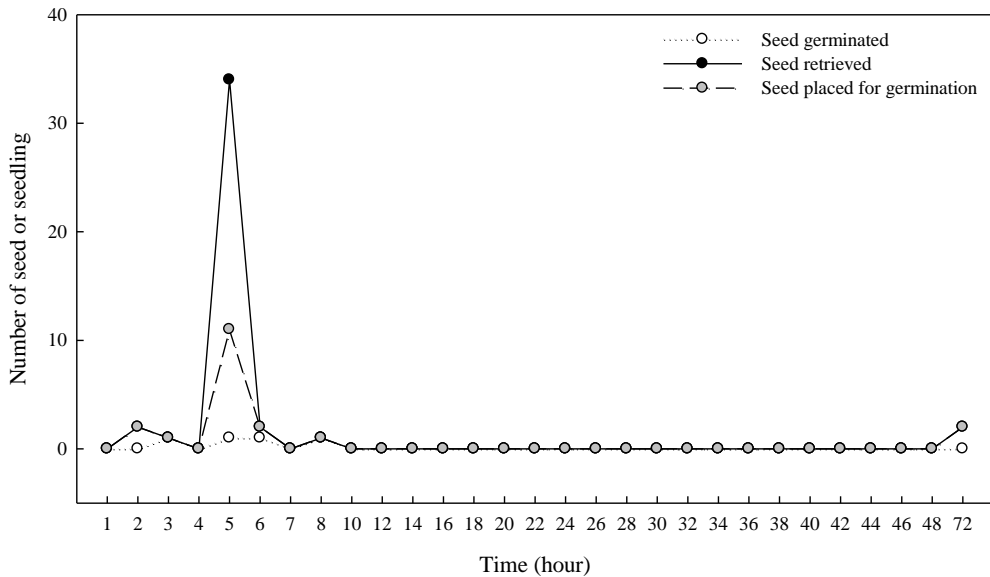


Fig. S2f. Number of seeds of *S. densiflora* retrieved from mallard (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).

Suaeda vera

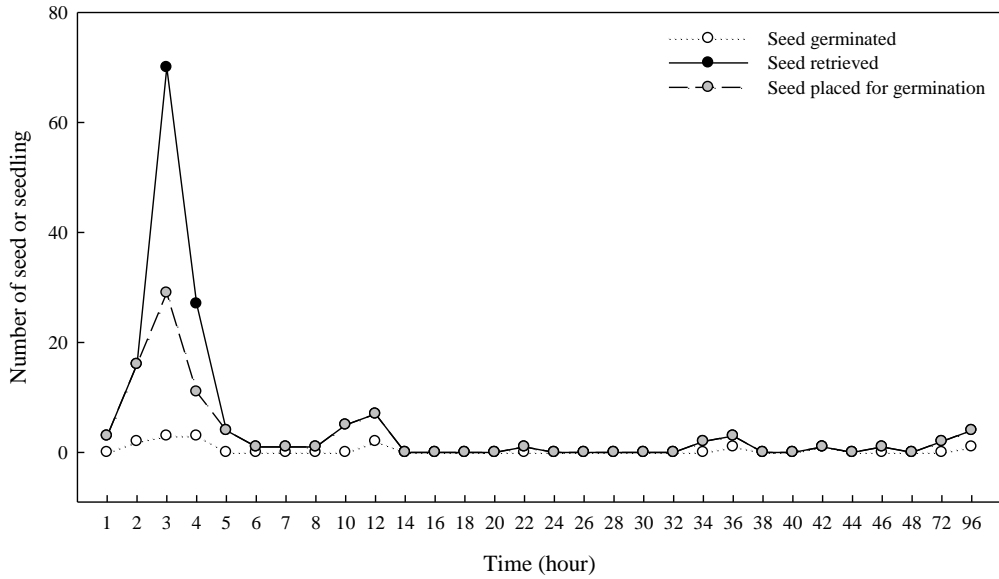


Fig. S2g. Number of seeds of *S. vera* retrieved from greylag geese (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).

Suaeda vera

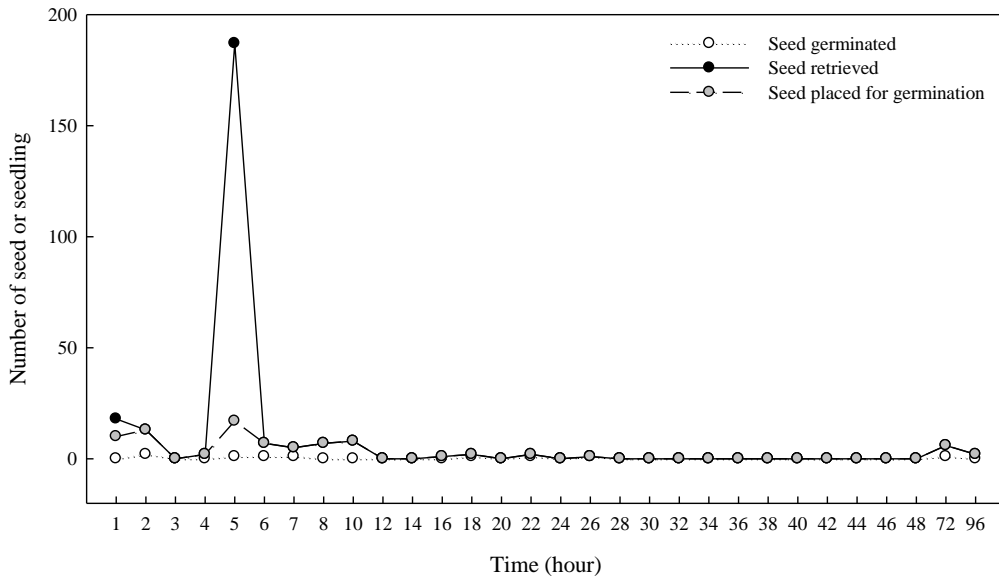


Fig. S2h. Number of seeds of *S. vera* retrieved from mallard (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).

CONCLUSIONES GENERALES

1. *Spartina densiflora* muestra en las marismas que ha invadido en el Parque Nacional de Doñana una gran plasticidad ambiental como ha ocurrido en otras marismas cercanas del Golfo de Cádiz (Paraje Natural de Marismas del Odiel y Paraje Natural Estero de Domingo Rubio).
2. Existen variaciones significativas de pH en el perfil de suelo estudiado (0-10 y 10-20 cm), que es más básico en profundidad (lo que no se observa en marismas mareales) y también hacia el interior del Parque Nacional. En las condiciones actuales (presencia de la Montaña del Río), esto podría estar limitando la accesibilidad de nutrientes para *S. densiflora*, con implicaciones ecológicas negativas para su invasión.
3. De igual modo, los potenciales redox negativos, mayoritariamente registrados en la estación húmeda y en suelos profundos, asociados a los periodos prolongados de inundación y baja cota topográfica podrían dificultar la supervivencia de *S. densiflora*.
4. Los valores de Pmax significativamente más bajos en las poblaciones con escasa o nula incidencia mareal en relación a los más elevados en poblaciones con afección diaria de las mareas, podrían reducir la penetración física de las raíces. Ello estaría afectando tanto al establecimiento de *Spartina* como a su capacidad para absorber nutrientes, especialmente durante el largo periodo de estío, suponiendo también en la actualidad una limitación natural al avance de su invasión en las marismas del Parque Nacional de Doñana sin influencia mareal.
5. Sin embargo, la conductividad eléctrica, con un carácter marcadamente estacional y valores significativamente menores durante la estación húmeda, parecen indicar que la incidencia pluvial pueda ser un factor facilitador para *S. densiflora* durante estos periodos, especialmente en bordes de lucios y de canales durante finales de otoño y principios de invierno cuando las espigas de esta especie maduran y caen sus semillas.
6. La permeabilización de la Montaña del Río a través de la Actuación N°8 conlleva un nuevo escenario, que podría variar los límites de distribución de esta especie en el Parque Nacional de Doñana. Los cambios en el régimen de inundaciones de la marisma (pluviales y mareales), en la permanencia de la lámina de agua (evitando un represamiento en épocas de gran inundación), la probable modificación de los factores ambientales (pH, redox, dureza del suelo), la mejora en la accesibilidad de propágulos y gran plasticidad de *S. densiflora* plantean muchas incertidumbres. Saber conjugar la información obtenida sobre el nicho ecológico de esta especie, en relación a los factores ambientales estudiados, puede suponer una excelente herramienta de gestión en el Parque Nacional para limitar la invasión de *S. densiflora*.

7. Los valores de biomasa aérea (B) y producción primaria ($NAPP$) obtenidos resultaron ser mucho más altos en *S. densiflora* que en las especies autóctonas estudiadas. Especialmente elevados han sido los valores de biomasa aérea y producción en poblaciones de *Spartina* aisladas de la influencia mareal.
8. Los tiempos de renovación de la biomasa aérea ($B/NAPP$) de *S. densiflora* no sólo fueron mayores que los de las especies geófitas locales estudiadas, sino también que los de la especie perenne nativa *A. macrostachyum*, cuyo valor máximo llegó a coincidir con la estima más baja para la especie invasora.
9. Tras la exposición de *Spartina* al fuego, la capacidad de rebrote de nuevos tallos aéreos fue muy elevada y no sólo se recuperaron los niveles de biomasa aérea y de producción, sino que se alcanzaron valores superiores a los de las poblaciones aledañas de esta misma especie.
10. Los largos tiempos de permanencia de hojas y tallos estantes muertos en los rodales de *S. densiflora* están en consonancia con las bajas tasas de renovación de su biomasa aérea. Ello unido a sus elevados valores de producción confirman el potencial invasor de esta especie y resaltan su capacidad para secuestrar materia orgánica (viva y muerta) en los ambientes que invade, lo que podría favorecerse tras episodios de fuego.
11. *Spartina densiflora* junto con *Juncus subulatus* presentan las mayores concentraciones de componentes refractarios (lignina y celulosa), materiales que condicionan sus bajas tasas de descomposición.
12. El tipo de malla (MF/MG) y la localización (M/NM) de las muestras no son variables concluyentes que determinen, en general, diferencias entre la descomposición de la invasora y de las otras especies estudiadas, por lo que la permeabilización de la Montaña del Río no afectaría a los procesos de descomposición de *Spartina densiflora*.
13. Desde el punto de vista de la descomposición, *Spartina densiflora* no muestra un comportamiento diferente a las especies autóctonas estudiadas que indique que pueda alterar el ciclo de nutrientes, pues su tasa de descomposición es inferior a la de *Scirpus litoralis* y superior a la de *Juncus subulatus*. Sin embargo, la invasora mantiene gran parte de su estructura orgánica estante durante periodos prolongados de tiempo antes de su descomposición, lo que ralentiza la mineralización de la materia, aunque no más que la autóctona *J. subulatus*.

14. *S. densiflora* tiene potencial para la dispersión por las aves acuáticas, pero resulta ser mucho menor que en otras especies invasoras, como *Ludwigia grandiflora*. El paso de las semillas por el tracto intestinal de patos y gansos redujo el tiempo de germinación de *Spartina*, aunque fue la especie con menor recuperación de semillas, no llegando a germinar tras más allá de 8 horas de tiempo de retención.

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

CAPITULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

Figura 1.1 Categorías de las vías de introducción de las especies exóticas en una nueva región (Hulme et al. 2008)	40
Figura 1.2 Rodal de <i>Spartina densiflora</i> (Lucio del Cangrejo)	45

CAPÍTULO 2: CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS POBLACIONES DE *SPARTINA DENSIFLORA*

Tabla 2.1 Relación de las poblaciones muestreadas en relación a la influencia mareal que reciben y respecto a su situación con la Montaña del Río	59
Figura 2.1 Mapa del Parque Nacional de Doñana y las localizaciones de los puntos de muestreo	60
Tabla 2.2 Valores mínimos, máximos y medios (\pm SE) de los parámetros abióticos y bióticos registrados y de los índices calculados en las poblaciones de estudio.	64
Tabla 2.3 Relación de los puntos de muestreo y tipos de suelo	65
Tabla 2.4. Valores (\pm SE) de pH, conductividad eléctrica (CE), potencial redox (Eh) y texturas de <i>Spartina densiflora</i> encontrados en la bibliografía. O: río Odiel. T: río Tinto	68
Tabla 2.5. Valores medios de los factores abióticos y bióticos analizados y de los índices calculados en las poblaciones de estudio (no se muestran el error estándar) (p): pH, conductividad eléctrica (CE), potencial redox (Eh). Estación húmeda (1), estación seca (2). Profundidad: A (0-10 cm); B (10-20 cm).	79
Tabla 2.6. Valores medios de los factores abióticos y bióticos analizados y de los índices calculados en las poblaciones de estudio (no se muestran el error estándar) (p): fuerza máxima media (Fmax), profundidad máxima media (Pmax), texturas del suelo (Ar, arenas; L, limos; Ac, arcillas), cota topográfica (cotas), riquezas de especies (R), cobertura de <i>Spartina densiflora</i> (CSd), índice de Shannon (H'), influencia mareal (IM: MD, mareal diaria; MV, mareas vivas; EN, escasa o nula), situación respecto a la Montaña del Río (Mr: Mu, interior a la Montaña del Río; NMu, exterior a la Montaña del Río). Estación húmeda (1), estación seca (2). Profundidad: A (0-10 cm); B (10-20 cm).	80

**CAPÍTULO 3: BIOMASA Y VIDA MEDIA DE HOJAS Y TALLOS DE SPARTINA
DENSIFLORA**

Figura 3.1. Localización de las poblaciones seleccionadas. Muestreo de biomasa (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B: <i>Spartina densiflora</i> (Sd-1, Sd-2, Sd-3, Sd-f, Sd-nf), <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (Am-D1, Am-D2, Am-O, Am-T), <i>Juncus subulatus</i> (Js), <i>Scirpus litoralis</i> (Sl), <i>Scirpus maritimus</i> (Sm). Muestro de hojas y tallos: <i>Spartina densiflora</i> (Sd-1, Sd-4, Sd-O, Sd-T).	86
Tabla 3.1. Valores medios (\pm SE) de biomasa aérea (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B de <i>S. densiflora</i> en 2012. Meses en los que se alcanzan los valores mínimos y máximos. Fb: febrero; Sp: septiembre; Nov: noviembre. Las letras indican diferencias significativas (ANOVA).	90
Tabla 3.2. Valores medios (\pm SE) de biomasa aérea (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B de <i>A. macrostachyum</i> en el año 2012. Meses en los que se alcanzan los valores máximo y mínimo. Fb: febrero; Mr: marzo; Ab: abril; Jl: julio; Ag: agosto.	90
Tabla 3.3. Valores medios (\pm SE) de biomasa aérea (B), producción primaria (NAPP) y NAPP/B de las especies geófitas en 2010 y 2011. * Existen diferencia entre los años de estudio.	91
Tabla 3.4. Estima mediante curvas de supervivencia del tiempo de permanencia de hojas vivas, esperanza de vida de hojas vivas y valor medio de ambas aproximaciones (días) para las poblaciones de <i>S. densiflora</i> . Entre paréntesis, el tiempo de muestreo en el que se inicia el seguimiento. N: número de hojas vivas al inicio del tiempo de muestreo. *Estimación hecha para $y=1$.	92
Figura 3.2. Ajuste de las curvas de supervivencias de hojas vivas en cada población	93
Figura 3.3. Ajuste de las curvas de supervivencias de hojas muertas en cada población	94
Tabla 3.5. Estima mediante curvas de supervivencia del tiempo de permanencia de hojas muertas, esperanza de vida de hojas muertas y valor medio de ambas aproximaciones (días) para las poblaciones de <i>S. densiflora</i> . Entre paréntesis el tiempo de muestreo en el que se inicia el seguimiento de las hojas muertas. N: número de hojas iniciales al inicio del tiempo de muestreo.*Estimación hecha para $y=1$.	95
Tabla 3.6. Tallos muertos marcados en cada población. Entre paréntesis, el tiempo a partir de cuál se realiza el seguimiento de la pérdida de altura en tallos.	95
Figura 3.4. Regresiones de las alturas de tallos muertos (%) registradas mensualmente en cada población. *Estimación hecha para $y=1$. Las letras indican diferencias significativas entre las poblaciones (ANOVA, $p<0.05$).	96
Tabla 3.7. Estimaciones de biomasa y de producción primaria neta anual (NAPP) publicadas por otros autores para la especie invasora <i>S. densiflora</i> y las especies nativas <i>A. macrostachyum</i> , <i>S. maritimus</i> , <i>S. litoralis</i> y <i>J. subulatus</i> .	98

CAPÍTULO 4

Tabla 4.1. Relación peso fresco/peso seco por especie vegetal. Error estándar (\pm SE).	116
Tabla 4.2. Concentraciones medias (\pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de <i>Scirpus maritimus</i> .	117
Tabla 4.3. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en <i>S. maritimus</i> .	117
Figura 4.1. Concentraciones medias (mg/L \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de <i>Scirpus maritimus</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).	118
Tabla 4.4. Concentraciones medias (\pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de <i>Scirpus litoralis</i> .	119
Figura 4.2. Concentraciones medias (mg/L \pm ES) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de <i>Scirpus litoralis</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).	119
Tabla 4.5. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en <i>S. litoralis</i> .	120
Tabla 4.6. Concentraciones medias (\pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de <i>Juncus subulatus</i> .	120
Tabla 4.7. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en <i>J. subulatus</i> .	120
Figura 4.3. Concentraciones medias (mg/L \pm ES) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de <i>Juncus subulatus</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student).	121
Tabla 4.8. Concentraciones medias (\pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en las disoluciones con y sin azida provenientes de <i>Spartina densiflora</i> .	122
Figura 4.4. Concentraciones medias (mg/L \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B) y fósforo (C) respecto al tiempo en la disolución de azida (triángulos negros, línea sólida) y en la disolución sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) provenientes de <i>Spartina densiflora</i> . Las letras indican que existen diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student).	122
Tabla 4.9. Valores de la regresión en las disoluciones con/sin azida en <i>S. densiflora</i> .	123
Tabla 4.10. Resultados de las pruebas post hoc que explican las diferencias encontradas en medios con azida y sin azida. En medios con azida se han analizado mediante la T de Tukey, y en medios sin azida se han realizado con el test de Mann - Whitney. Las letras indican las diferencias significativas entre especies para cada elemento y tratamiento.	124

Figura 4.5. Concentraciones medias (mg/L \pm SE) de carbono, nitrógeno y fósforo respecto al tiempo en las disoluciones con azida (A) y sin azida (B) procedentes de <i>Scirpus maritimus</i> (triángulos negros), <i>Scirpus litoralis</i> (cuadrados negros), <i>Juncus subulatus</i> (triángulos blancos) y <i>Spartina densiflora</i> (cuadrados blancos). Las letras indican que existen diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$) mediante ANOVA (post hoc T de Tukey) y H de Kruskal – Wallis (post hoc U de Mann – Whitney).	125
Tabla 4.11. Concentraciones medias (% \pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida de <i>S. maritimus</i> .	126
Tabla 4.12. Valores de la regresión de la materia vegetal de <i>S. maritimus</i> expuesta a medios con/sin azida.	126
Figura 4.6. Tasas de pérdida media (% \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de <i>S. maritimus</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).	127
Tabla 4.13. Concentraciones medias (% \pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida de <i>S. litoralis</i> .	128
Figura 4.7. Tasas de pérdida media (% \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de <i>S. litoralis</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).	128
Tabla 4.14. Valores de la regresión de la materia vegetal de <i>S. litoralis</i> expuesta a medios con/sin azida.	129
Tabla 4.15. Concentraciones medias (% \pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida de <i>J. subulatus</i> .	129
Tabla 4.16. Valores de la regresión de la materia vegetal de <i>J. subulatus</i> expuesta a medios con/sin azida.	129
Figura 4.8. Tasas de pérdida media (% \pm SE) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de <i>J. subulatus</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).	130
Tabla 4.17. Concentraciones medias (% \pm SE) al inicio (T0) y a los 21 días (T21) de carbono (C), nitrógeno (N), fósforo (P) y porcentaje de biomasa seca remanente (MS) en las disoluciones con y sin azida provenientes de <i>S. densiflora</i> .	131

Figura 4.9. Tasas de pérdida media ($\% \pm SE$) de carbono (A), nitrógeno (B), fósforo (C) y biomasa perdida (D) respecto al tiempo en los tratamientos con azida (triángulos negros, línea continua) y sin azida (cuadrados grises, línea discontinua) procedentes de <i>S. densiflora</i> . Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$, T-Student, MW).	131
Tabla 4.18. Valores de la regresión de la materia vegetal de <i>S. densiflora</i> expuesta a medios con/sin azida.	132
Figura 4.10. Tasa media de pérdida ($\% \pm SE$) de carbono, nitrógeno y fósforo respecto al tiempo en la disolución de azida (A) y sin azida (B) procedentes de <i>S. maritimus</i> (triángulo negro), <i>S. litoralis</i> (cuadrado negro), <i>J. subulatus</i> (triángulo blanco) y <i>S. densiflora</i> (cuadrado blanco). Las letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mediante ANOVA (post hoc T de Tukey) y H de Kruskal – Wallis (post hoc U de Mann – Whitney).	133
Tabla 4.19. Resultados de las pruebas post hoc (MW) que explican las diferencias halladas en la materia vegetal en medios con y sin azida. Las letras indican las diferencias significativas entre especies para cada elemento y tratamiento	134
Figura 4.11. Tasas medias de pérdida de biomasa seca ($\% \pm SE$) respecto al tiempo en la disolución de azida (A) y sin azida (B) procedentes de <i>S. maritimus</i> (triángulo negro), <i>S. litoralis</i> (cuadrado negro), <i>J. subulatus</i> (triángulo blanco) y <i>S. densiflora</i> (cuadrado blanco). Las letras indican diferencias significativas entre los dos tratamientos ($p < 0.05$) mediante ANOVA (post hoc T-Tukey).	135
Tabla 4.20. Porcentajes medios de la materia vegetal ($\pm SE$) sin descomponer respecto a la inicial al final del experimento (757 días).	136
Las letras indican diferencias significativas entre los distintos tipos de mallas y de la localización por especie.	
*Valores correspondiente a t8 (688 días tras el final del experimento), al no encontrarse muestras de t9.	
**Sólo disponemos de una muestra	
Tabla 4.21. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> . M: mareal. NM: no mareal. F: malla fina. G: malla gruesa.	138
Figura 4.12. Proporción de biomasa de <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> descompuesta respecto a la inicial ($\pm SE$). A: Biomasa aérea en zona mareal; B: Biomasa aérea zona no mareal; C: Biomasa enterrada. MF: malla fina. MG: malla gruesa.	138
Tabla 4.22. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en <i>Scirpus maritimus</i> .	139
Figura 4.13. Proporción de biomasa de <i>Scirpus maritimus</i> descompuesta respecto a la inicial ($\pm SE$). A: Biomasa aérea; B: Biomasa enterrada.	139
Tabla 4.23. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en <i>Spartina densiflora</i> .	139

Figura 4.14. Proporción de biomasa de <i>Spartina densiflora</i> descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A: Biomasa aérea; B: Biomasa enterrada.	140
Tabla 4.24. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en <i>Scirpus litoralis</i> . M: mareal. NM: no mareal. F: malla fina. G: malla gruesa.	140
Figura 4.15. Proporción de la biomasa de <i>Scirpus litoralis</i> descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A: Biomasa aérea en zona mareal; B: Biomasa aérea zona no mareal; C: Biomasa enterrada. MF: malla fina. MG: malla gruesa.	141
Tabla 4.25. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes de pesos medios a lo largo del tiempo en <i>Juncus subulatus</i> . M: mareal. NM: no mareal. F: malla fina. G: malla gruesa.	141
Figura 4.16. Proporción de la biomasa de <i>Juncus subulatus</i> descompuesta respecto a la inicial (\pm SE). A Biomasa aérea en zona mareal; B: Biomasa aérea zona no mareal; C: Biomasa enterrada. MF: malla fina. MG: malla gruesa.	142
Tabla 4.26. Composición química inicial (t0, 0 días) del material vegetal seco de la biomasa aérea y enterrada. Cl: celulosa; L: lignina; COT: carbono orgánico total; P: fósforo; N: nitrógeno. Las letras entre paréntesis indican diferencias entre las especies (ANOVA, KW).	144
Tabla 4.27. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de pérdida de celulosa a lo largo del tiempo. Js: <i>Juncus subulatus</i> .	145
Figura 4.17. Proporción media de celulosa respecto al contenido de materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de <i>Juncus subulatus</i> .	145
Tabla 4.28. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de COT a lo largo del tiempo. Scl: <i>Scirpus litoralis</i> .	146
Figura 4.18. Proporción media de COT respecto al contenido de materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de <i>S. litoralis</i> .	146
Tabla 4.29. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de fósforo a lo largo del tiempo. Scm: <i>Scirpus maritimus</i> . Scl: <i>Scirpus litoralis</i> . Js: <i>Juncus subulatus</i> .	147
Figura 4.19. Proporción media de fósforo respecto al contenido de materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de <i>S. maritimus</i> (A) y <i>S. litoralis</i> (B) y <i>Juncus subulatus</i> (C).	147
Tabla 4.30. Valores de la regresión exponencial de los porcentajes medios de nitrógeno a lo largo del tiempo. Scl: <i>Scirpus litoralis</i> . Js: <i>Juncus subulatus</i> .	148
Figura 4.20. Proporción media de nitrógeno respecto al contenido de materia orgánica (\pm SE) durante la descomposición de la biomasa enterrada de <i>S. litoralis</i> (A) y <i>Juncus subulatus</i> (B).	148

CAPÍTULO 5: Transporte interno de las plantas exóticas y nativas por los gansos y patos: un estudio experimental

Table 1 Mean mass and length (\pm SE) of the plant seeds used	173
--	-----

Table 2 Retention times and percentages of retrieved seeds from four plant species for greylag geese and mallard	174
Fig. 1 Proportion of seeds germinating ($\pm 95\%$ confidence interval) according to treatment: gut passage through mallard, through greylag geese or controls. AR = <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> , LW = <i>Ludwigia grandiflora</i> , SD = <i>Spartina densiflora</i> , SV = <i>Suaeda vera</i> . Bars with different letters within plant species differ significantly with $P < 0.05$ in post hoc tests from GLMM2 (see Table S1).	174
Fig. 2 Mean number of retrieved seeds ($\pm 95\%$ confidence interval) per individual bird from mallard and greylag geese over time for up to 24 h after ingestion. Seeds were retrieved every hour for the first 8 h, but summed to intervals of 2 h in the figure.	175
Fig. 3 Number of seeds retrieved per bird ($\pm 95\%$ confidence interval) for each plant species over time (a) in 2-h intervals up to 24 h after ingestion. (b) in 24 h intervals. AR = <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> , LW = <i>Ludwigia grandiflora</i> , SD = <i>Spartina densiflora</i> , SV = <i>Suaeda vera</i> . Additional <i>S. densiflora</i> seeds were ingested after 72 h (see Methods).	175
Fig. 4 Proportion of seeds germinated for (a) <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> , (b) <i>Ludwigia grandiflora</i> , (c) <i>Spartina densiflora</i> and (d) <i>Suaeda vera</i> , according to the retention time in greylag geese (black circles and solid line) and mallard (grey triangles and dotted line). The size of symbols is proportional to the number of seeds tested for germination. Regression lines were fitted in STATISTICA 8.0 software with a binomial error distribution and LOGIT link function (applied to raw data with 0 for seeds that did not germinate and 1 for those that did).	176
Table 3 Cox regression of the effects of gut passage and retention time on time to germination. Significant P values are shown in bold	176
Fig. 5 Box plots of germination time for (a) <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> , (b) <i>Ludwigia grandiflora</i> , (c) <i>Spartina densiflora</i> and (d) <i>Suaeda vera</i> for control (white), greylag geese (dark grey) and mallard (light grey). The lower and upper boundaries of the box mark the 25th and 75th percentiles, a line within the box marks the median, whiskers (error bars) indicate the 90th and 10th percentiles, and black dots are outliers.	177
Fig. 6 Day of germination (\pm SE) of (a, b) <i>Ludwigia grandiflora</i> and (c) <i>Spartina densiflora</i> against retention time in greylag geese (solid black circles) and mallards (grey filled circles). Ordinary least squares regression lines were fitted in SIGMAPLOT 11.0 (Systat Software, 2006).	177
Table 1 Statistical details corresponding to Fig. 3: multiple Tukey Comparisons of means between the proportion of germinated seeds for different treatments and plant species. Significant p values are shown in bold.	183
Table S2 Further results of Likelihood Ratio Tests corresponding to GLMMs on the retrieval patterns of seeds (GLMMs 3a and 3b) and for testing the effects of retention time on seed germination (GLMM4). GLMM4 was also run for LW, as indicated by 4_LW.	184

Figure S1. Seeds of <i>A. macrostachyum</i> (A), <i>L. grandiflora</i> (B), <i>S. vera</i> (C) and <i>S. densiflora</i> (D, E, F). D shows the spikelet with the seed inside, E shows the spikelet opened with the seed visible, F shows the seed itself.	185
Fig. S2a. Total number of seeds of <i>A. macrostachyum</i> retrieved from greylag geese showing all birds summed together (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).	186
Fig. S2b. Number of seeds of <i>A. macrostachyum</i> retrieved (solid line) from mallard showing all birds summed together, the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).	186
Fig. S2c. Number of seeds of <i>L. grandiflora</i> retrieved from greylag geese (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).	187
Fig. S2d. Number of seeds of <i>L. grandiflora</i> retrieved from mallard (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line). Note that the striking increase in retrieval at 72h and 96 h is due to seeds defecated by four individual ducks, but is largely explained by the fact that faeces were collected after an interval of 24 h, not 1-2h as at earlier retention times.	187
Fig. S2e. Number of seeds of <i>S. densiflora</i> retrieved from geese, all of which were placed for germination (solid line) and the number of seeds germinated (dotted line).	188
Fig. S2f. Number of seeds of <i>S. densiflora</i> retrieved from mallard (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).	188
Fig. S2g. Number of seeds of <i>S. vera</i> retrieved from greylag geese (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).	189
Fig. S2h. Number of seeds of <i>S. vera</i> retrieved from mallard (solid line), the number of seeds placed for germination (dashed line) and the number of seeds germinated (dotted line).	189

