



¿RASGOS ECOFISIOLÓGICOS PUEDEN EXPLICAR EL ÉXITO DE LA PLANTA INVASORA *TARAXACUM OFFICINALE* SOBRE UN AMPLIO GRADIENTE LATITUDINAL?

¿ECOPHYSIOLOGICAL TRAITS CAN EXPLAIN THE SUCCESS OF THE INVASIVE PLANT OF *TARAXACUM OFFICINALE* ALONG A BROAD LATITUDINAL GRADIENT?

Marco A. Molina-Montenegro^{1,3}, Lohengrin A. Cavieres^{2,3} & Luís J. Corcuera²

¹Centro de Estudios Avanzado en Zonas Áridas (CEAZA), La Serena, Chile. ²Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Chile. ³Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago, Chile.

RESUMEN

Plasticidad fenotípica y diferenciación ecotípica son características muy difundidas en plantas con un amplio rango de distribución. Estas estrategias han sido sugeridas como factores claves en los procesos de naturalización y posterior colonización de muchas plantas invasoras. Los aspectos reproductivos como la adecuación biológica, esfuerzo reproductivo y el sistema de cruzamiento, son vitales para un éxito de invasión, y estos a su vez dependen de un buen desempeño fisiológico en diversos ambientes. De esta manera, el poseer una alta plasticidad y/o especialización local en atributos eco-fisiológicos permitirá aumentar el éxito de invasión en muchas especies. En el presente estudio, se evaluó si la especie invasora *Taraxacum officinale* debe su éxito de invasión en parte a una alta plasticidad y/o a un avanzado grado de diferenciación local. Para responder esta pregunta, se utilizaron individuos originados de semillas de 5 localidades a lo largo de un extenso gradiente latitudinal (0° a 53° S). Todos los individuos fueron sometidos a un tratamiento de temperatura (5 o 25 °C). Posterior al periodo de aclimatación se les midió la eficiencia fotoquímica, fotosíntesis máxima, tolerancia al frío y rasgos morfológicos. Adicionalmente, se evaluaron diferencias a nivel de cromosomas mediante análisis citológicos. Los resultados muestran evidencia de plasticidad y diferenciación poblacional. Los promedios de los rasgos evaluados aumentaron con la temperatura, no obstante la magnitud del aumento sería dependiente del origen. Adicionalmente, los análisis citológicos muestran signos de adaptación local, siendo los individuos de menores latitudes diploides y aquellos provenientes de las zonas más australes triploides. Nuestros resultados sugieren fuertemente que *T. officinale* presenta ambas estrategias para poder colonizar y establecerse en ambientes climáticamente heterogéneos. La presencia de un juego cromosómico extra en aquellos individuos de las zonas australes podría sugerir la presencia de genes multipropósitos, los cuales han sido sugeridos como rasgos claves en las especies invasoras. Finalmente, concluimos que la plasticidad en atributos ecofisiológicos puede ser una estrategia exitosa para la colonización de nuevos hábitat y una vez establecidos la adaptación local permitiría finalmente el éxito de invasión de *T. officinale* en los diferentes ambientes.

Palabras claves: Plasticidad fenotípica, Adaptación local, diferenciación ecotípica, plantas invasoras, amplitud ecológica, *Taraxacum* sp.

INTRODUCCIÓN

La amplia tolerancia ambiental (plasticidad) y la adaptación local (formación de ecotipos) han sido sugeridas como las principales estrategias usadas por especies vegetales ampliamente distribuidas para colonizar amplias áreas geográficas (Williams and Black 1993, Richards et al. 2006, Geng et al. 2007). Por definición, las especies invasoras son aquellas que se establecen de manera exitosa en zonas donde no son nativas, generando un efecto negativo sobre las comunidades nativas (Rejmanek et al. 2005). Considerando que muchas especies invasoras pueden colonizar amplias áreas geográficas, se ha comenzado a estudiar las diversas estrategias que permiten este éxito de colonización (Geng et al. 2007).

La plasticidad fenotípica es un rasgo que le permite a una especie ser ventajosa en su proceso de expansión geográfica y posterior colonización (Teramura et al. 1991, Bazzaz 1996, Gianoli 2004). Por otro lado, la diferenciación ecotípica también ha sido reportada como otra estrategia ventajosa en los procesos de invasión (Sexton et al. 2002). La plasticidad fenotípica y la diferenciación ecotípica no son mutuamente excluyente (Sexton et al. 2002, Maron et al. 2004), de hecho algunos estudios indican que la plasticidad fenotípica podría inicialmente permitir a las especies introducidas volverse naturalizadas a través de un rango de ambientes heterogéneos (Sexton et al. 2002), y una vez naturalizadas, la recombinación genética de los fenotipos heredables podría responder a la presión de selección local formando genotipos con una mayor adecuación biológica (Ellstrand and Schierenbeck 2000).

Muchos estudios han sugerido que una alta producción de semillas, alta tasa de germinación y reproducción apomíctica pueden influir de manera positiva en el establecimiento de especies invasoras (Mullin 1998). Adicionalmente, un buen éxito reproductivo podría depender de un adecuado funcionamiento fisiológico en un determinado ambiente. No obstante, los mecanismos fisiológicos que influyen en un buen funcionamiento son escasamente descritos en la literatura (Nagel and Griffin 2004).

Taraxacum officinale (Dandelion) es una hierba perenne originada de Europa y distribuida actualmente en todos los continentes. Es considerada una de las especies invasoras más agresivas en el mundo (Holm et al. 1997). En Sud-América, tiene un extenso rango de distribución latitudinal creciendo desde Colombia (12°N) hasta Tierra del Fuego en Chile (54°S), tolerando ambientes cálidos-húmedos y fríos-secos, no obstante se sabe poco de los mecanismos involucrados que permiten a esta especie colonizar de manera exitosa este extenso gradiente latitudinal.

En el presente estudio se evaluó si el mecanismo de *T. officinale* para establecerse a lo largo de un extenso gradiente latitudinal es la plasticidad fenotípica, diferenciación ecotípica o ambos. Específicamente evaluamos rasgos morfológicos y fisiológicos en individuos de *T. officinale* provenientes de semillas colectadas en 5 poblaciones a lo largo de un gradiente latitudinal, en un experimento de jardín común sometidos a dos temperaturas representativas de los extremos del gradiente. Adicionalmente, mediante técnicas de citología se evaluó el nivel de ploidía como otro indicador de adaptación local sobre el gradiente ambiental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las semillas de *T. officinale* fueron colectadas desde 5 poblaciones: Manta (Ecuador), Trujillo (Perú), La Serena, Valdivia y Punta Arenas (Chile). Este gradiente latitudinal se extiende desde 0° hasta 54°S, mostrando un notorio gradiente térmico (Fig. 1). Todas las poblaciones fueron ubicadas a nivel del mar para evitar el efecto altitudinal (Fig. 1). En cada población se colectó un pequeño número de semillas (4-5) desde un gran número de individuos (40-45). Las semillas fueron posteriormente mezcladas y aleatoriamente fueron destinadas a los diferentes tratamientos. Las semillas fueron germinadas en cuartos de germinación 24° ± 2°C, en placas Petri con papel filtro humedecido. Posteriormente las plántulas fueron transplantadas en recipientes plásticos de 300-mL llenados con una mezcla de tierra y arena. Individuos de dos semanas y con un par de hojas verdaderas fueron asignados a cada uno de los tratamientos de temperatura. Cada tratamiento consistió en transferir 40 individuos de cada población a cámaras de crecimiento calibradas a 5°C y 25°C por 45 días. Las plantas fueron diariamente irrigadas y suplementadas con nutrientes Phostrogen® (Solaris, NPK, 14:10:27) cada 15 días.

Después de 45 días de aclimatación por cada tratamiento se utilizó una sub-muestra de individuos de cada población y se les midió la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/ Fm y FPS II) mediante la fluorescencia de la clorofila, la capacidad fotosintética máxima y la conductancia estomática (Amax y g) mediante un analizador de gases en el infrarrojo (IRGA), tolerancia al congelamiento y atributos

morfológicos. Se analizaron las placas metafísicas de las radículas de individuos provenientes de cada población. El conteo, interpretación y análisis de los cromosomas se realizó mediante un microscopio y una cámara digital. Los cromosomas fueron medidos mediante el programa "MicroMeasure 3.3". Finalmente, con la información de calculó la razón de los brazos, posición del centrómero, índice de asimetría del cariotipo, el índice de asimetría intracromosomal y el valor R (par más largo/ par más corto).

RESULTADOS

Todas las poblaciones aumentaron de manera significativa la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm y FPSII) a 25°C, mostrando dos grupos bien definidos (grupo Manta-Trujillo y La Serena y grupo Valdivia- Pta. Arenas). Por otro lado, el grupo formado por Manta y Trujillo aumentaron su Fv/ Fm con mayor intensidad que las otras poblaciones. De manera similar la tasa fotosintética máxima (Amax) y la conductancia estomática (g) fueron significativamente mayores en individuos sometidos a 25°C. Nuevamente se observó la formación de 2 grupos, siendo aquellos individuos originados desde las poblaciones más australes (Valdivia- Pta. Arenas), aquellas que presentaron un mayor aumento en ese rasgo fisiológico. En general, los individuos que fueron aclimatados a 5°C mostraron una disminución en la temperatura de nucleación de hielo apoplástico, no obstante esta tendencia se evidenció de manera notoria solamente en los individuos provenientes de Manta. Los individuos de *Taraxacum officinale* mostraron significativamente una mayor concentración de azúcar cuando fueron expuestas a 5°C. Los análisis mostraron la presencia de tres grupos, siendo aquellos individuos provenientes de Manta los que presentaron un cambio más notorio entre las temperaturas. En general, todos los atributos morfológicos aumentaron con la temperatura. Se evidenció una marcada diferencia en los valores promedios entre las distintas poblaciones siendo los individuos originados desde semillas provenientes de Trujillo los que evidenciaron una notoria y una mayor alteración.

Todas las poblaciones presentaron cariotipos asimétricos. Para las poblaciones de menores latitudes (Manta y Trujillo) se registraron individuos principalmente diploides, mientras que los individuos de poblaciones más australes fueron triploides.

DISCUSIÓN

En general los resultados muestran plasticidad y adaptación local significativa para la mayoría de los rasgos ecofisiológicos muestreados en los individuos de *T. officinale* de los diferentes orígenes. Las respuestas fisiológicas variaron con la exposición a las dos temperaturas y fueron aumentadas acorde a las condiciones climáticas similares a cada origen. Estos resultados sugieren que tanto la plasticidad como la diferenciación ecotípica no son estrategias excluyentes en *T. officinale*, y podrían ayudar a explicar el éxito de invasión de esta especie. Adicionalmente, la presencia de una diferenciación en los niveles de ploidía entre aquellos individuos provenientes de latitudes bajas y altas, sugiere una diferenciación local marcada. La presencia de una dotación cromosómica extra en algunos orígenes podría sugerir la presencia de genes multipropósitos, los cuales han sido señalados como rasgos claves en especies invasoras para el éxito de colonización (Richards et al. 2006).

Un buen desempeño fotoquímico, tolerancia a bajas temperaturas, producción de azúcares como estabilizadores de membranas y adaptaciones morfológicas, han sido descritas como indicadores de una rápida adaptación ambiental y éxito en la colonización de ambientes heterogéneos (Bazzaz 1996, Joshi et al. 2001). Basado en nuestros resultados, sugerimos que *T. officinale* es capaz de invadir un amplio gradiente latitudinal principalmente por causa tanto de la estrategia de plasticidad fenotípica como la de adaptación local. De hecho, en un reciente artículo Richards et al. (2006) sugiere que las invasiones biológicas deberían ser beneficiadas por la plasticidad fenotípica, jugando un rol importante en el éxito de invasión sobre amplios gradientes. De esta manera, la plasticidad podría aumentar la amplitud de nicho y por lo tanto conferir una mayor adecuación biológica. Una vez establecidos, los factores locales podrían actuar sobre el fenotipo seleccionando algunos genotipos permitiendo una adaptación al ambiente local, produciendo descendencia con una mayor capacidad de colonización.

Finalmente, considerando que *T. officinale* ha sido introducida hace menos de 500 años en Sud-América y esta presente sobre un gran rango latitudinal, podría sugerir que la presencia de una alta plasticidad

en atributos ecofisiológicos junto con una rápida adaptación local han sido alguno de los factores claves en el éxito de invasión de esta especie en el hemisferio sur.

REFERENCIAS

- Bazzaz, F.A. 1996. Plant in changing environments. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ellstrand, N. C. and Schierenbeck, K. A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants. - Proc. Natl. Acad. Sci. 97: 7043-7050.
- Geng, Y. P. et al. 2007. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allow the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. - Biol. Invasions 9: 245-256.
- Gianoli, E. 2004. Plasticity traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. - Int. J. Pl. Sci. 165: 825-832.
- Holm, L. et al. 1997. World Weeds. Natural Histories and Distributions. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Joshi, J. et al. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. - Ecol. Letters 4: 536-544.
- Maron, J. L. et al. 2004. Rapid evolution of an invasive plant. - Ecol. Monographs 74: 261-280.
- Mullin, B. H. 1998. The biology and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). - Weed Tech. 12: 397-401.
- Nagel, J. M. and Griffin, K. L. 2004. Can gas-exchange characteristics help explain the invasive success of *Lythrum salicaria*? - Biol. Invasions 6: 101-111.
- Rejmánek, M. 1989. Invisibility of plant communities. - In: Drake, J. R. et al. (eds), Biological invasions: a global perspective. John Wiley and Sons Press, Chichester, pp. 3691-488.
- Richards, C. L. et al. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic in plant invasions. - Ecol. Letters 9: 981-993.
- Sexton, J. P. et al. 2002. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. - Ecol. Appl. 12: 1652-1660.
- Teramura, A. H. et al. 1991. Physiological ecology of mesic, temperate woody vines. - In: Putz, F. E. and Mooney, H. A. (eds), The biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 245-285.
- Williams, D. G. and Black, R. A. 1993. Phenotypic variation in contrasting temperature environments: growth and photosynthesis in *Pennisetum setaceum* from different altitudes on Hawaii. - Funct. Ecol. 7: 623-633.

Figura 1. Mapa con la distribución geográfica latitudinal de las 5 poblaciones de *Taraxacum officinale* utilizadas en el estudio. Se muestra la elevación, latitud y longitud de cada sitio donde fueron colectadas las semillas.



Tabla 1. Análisis de los rasgos ecofisiológicos medidos en *Taraxacum officinale* provenientes de los 5 orígenes en el gradiente latitudinal: Manta (MA), Trujillo (TR), La Serena (LA), Valdivia (VA) y Punta Arenas (PA). Los rasgos fueron medidos 45 días después de la aclimatación térmica. Letras diferentes corresponde a diferencias significativas en las medias del atributo medido.

Rasgo	5° C		25° C		VA	
	MA	TR	LA	MA		
PA				TR	LA	
VA	PA					
Fv/ Fm	FPS	IIFotosíntesis	máxima	Conductancia	estomatica	Temperatura
de nucleación	Azúcares	solubles	totales	Ancho de hojas	Longitud de hojas	Peso seco
BDBC	BABBC	BEBBC	ACAB	ABA	AAAA	AAAA
BAAE	AAD	AAD	BAC	BBB	CB	CB
EA	AD	AD	BBB	BBB	BA	BA
AD	AB	AB	BBB	BBB	BA	BA
ABC	BCC	BCC	BAB	CABA	ABABC	ABABC