



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
**ECOLOGÍA**

**INTERACCIÓN, COMPROMISOS FUNCIONALES Y EFECTOS DEL DISTURBIO  
ENTRE TRES ESPECIES HIDROFITAS DOMINANTES Y  
EFECTOS EN LA COMUNIDAD VEGETAL.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**MARIA ELENA PARAMO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMA Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

**COTUTOR DE TESIS: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTEPELLIER**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DRA. PATRICIA MORENO –CASASOLA BARCELÓ**  
INSTITUTO DE ECOLOGIA, A.C., INECOL

**MORELIA, MICHOACAN.**

**MAYO 2019.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
**ECOLOGÍA**

**INTERACCIÓN, COMPROMISOS FUNCIONALES Y EFECTOS DEL DISTURBIO  
ENTRE TRES ESPECIES HIDROFITAS DOMINANTES Y  
EFECTOS EN LA COMUNIDAD VEGETAL.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**MARIA ELENA PARAMO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

**COTUTOR DE TESIS: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTEPELLIER**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DRA. PATRICIA MORENO –CASASOLA BARCELÓ**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C., INECOL

**MORELIA, MICHOACAN.**

**MAYO 2019.**

OFICIO CPCB/393/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día **12 de noviembre de 2018**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** a la alumna **PARAMO PÉREZ MARÍA ELENA**, con número de cuenta **505016782**, con la tesis titulada, "**Interacción, compromisos funcionales y efectos entre tres especies hidrófitas dominantes y efectos en la comunidad vegetal**", realizada bajo la dirección del **DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**:

Presidente: Dra. Ek del Val de Gortari  
Vocal: Dra. Morelia Camacho Cervantes  
Secretario: Dr. Erick de la Barrera Montpellier  
Suplente: Dr. Luis Humberto Escalera Vázquez  
Suplente: Dr. Antonio González Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 01 de abril de 2019.

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todas las facilidades durante la realización de mis estudios de Doctorado.

A la DGAPA por el financiamiento a través del proyecto PAPIIT IN203316.

Al CONACYT por otorgarme una beca completa (Registro 189327) otorgada del periodo 2013-I al 2017-II.

Al Dr. Roberto Antonio Lindig Cisneros por su confianza, compromiso, apoyo constante e incondicional.

Al Dr. Erick de La Barrera Montpellier por su entusiasmo y observaciones al presente proyecto.

A la Dra. Patricia Moreno-Casasola Barceló por su dedicación y oportunos comentarios. A todos ustedes

**MUCHAS GRACIAS.**

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Al laboratorio grupal de ecología funcional para el manejo de ecosistemas (LEFUME) a cargo del Dr. Erik de la Barrera Montpellier por facilitarnos equipo y material para la realización de este proyecto.

Al laboratorio de biología molecular a cargo del Dr. Ken Oyama Nakagawa, por facilitarnos material para realizar nuestro trabajo.

Al Dr. Heberto Ferreira Medina por su apoyo en las telecomunicaciones (videoconferencias, tutoriales). Al MTI. Alberto Valencia por el soporte técnico al equipo de cómputo y a la MGTI. Atzimba Maldonado por su apoyo en la biblioteca digital.

A Rigoberto y Jorgina por su apoyo en el trabajo de invernadero y laboratorio.

A mis compañeros de laboratorio Marina, Verónica, Ana Laura, Dante por su apoyo logístico y moral en la realización de esta tesis.

A Mariela por su disposición, y valiosos aportes al manuscrito. Por ser una compañera y amiga.

Al Dr. Víctor Toledo Manzur por el privilegio de poderlo llamar un mentor y gran amigo que me inspiro a nunca dejar de aprender y buscar.

A mis hijos María José, Leonardo e Ingrid al ser mi motor, mis maestros e inspiración a seguirme superando a su lado. Gracias por el privilegio de ser su mamá.

A Mamá Pina y Papá Raúl por sus cuidados y amor que siguen conmigo siendo parte de mí hasta el día de hoy.

A mi tía Yuri al ser desde siempre mi ejemplo de fortaleza, esfuerzo y belleza.

A mis hermanas de diferente mamá y amigas de toda una vida Ale (comas), y Hayde (morenita) por ser mi familia de elección, la amistad en su mejor definición.

A mi tío Sergio (castor) y mi tía Yusti por su amor y fe en mí, en las infinitas posibilidades.

A mis hermanos David y Antonio (q.e.p.d) por formar parte de esta historia de vida.

A Pao por enseñar un camino y una forma diferente de hacer las cosas.

A mis padres al darme la oportunidad de la vida.

Dedicado a los amores más grandes de mi vida mis hijos María José, Leonardo e Ingrid. Con todo mi amor y admiración para ustedes.



# Índice

RESUMEN

ABSTRACT

CAPITULO I. Introducción general.....	7
CAPITULO II. Potencial de invasión de <i>Phragmites australis</i> en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios por fuego en condiciones controladas.....	13
CAPITULO III. Respuesta de la interacción intraespecifica en dos especies dominantes del humedal templado <i>Thypha domingensis</i> Pers. y <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.ex Steudel.....	22
CAPITULO IV. Genetic distance among individuals and starch accumulation in response to nitrogen addition in <i>Schoenoplectus americanus</i> (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller.....	43
CAPITULO V. Discusión general.....	61
CAPITULO VI. Conclusiones generales.....	70
CAPITULO VII. Literatura general.....	73

## Resumen

El fuego es uno de los disturbios que influyen de manera decisiva en las interacciones en las comunidades vegetales incluyendo a los humedales, afectando sus dinámicas y composición (Laubhan, 1995; Escutia *et al.*, 2009; Escutia y Lindig, 2013, López *et al.*, 2012). La resiliencia de los humedales ante factores de disturbio por fuego como consecuencia de las características ecofisiológicas de especies clave de los humedales ha sido un aspecto poco estudiado. Los efectos del fuego y la respuesta de las plantas se ha estudiado en humedales costeros, pero no en otros tipos de humedales, como los humedales de agua dulce dominados por tulares (*Typha* spp.) (Miller *et al* 1998; Kost y Steven 2001; Gabrey y Afton 2001; Pettit y Naiman 2007; Escutia *et al* 2009). En el presente trabajo se aborda la siguiente pregunta general: ¿Cuál es el efecto del disturbio por fuego en la interacción inter e intraespecífica, características morfofisiológicas clave y compromisos funcionales entre tres especies hidrofíticas dominantes del humedal *Typha domingensis*, *Schoenoplectus americanus* y *Phragmites australis*?

Se registró como la composición de las especies en un escenario de disturbio por fuego se ve modificado. Utilizando unidades experimentales (mesocosmos) con una matriz de *Schoenoplectus americanus* se monitoreo el crecimiento y mortalidad de esquejes de *Phragmites australis*, a la mitad de las cuales se les aplico fuego al azar. Así *P. australis* logra una sobrevivencia y crecimiento en presencia de *S. americanus* ligeramente mayor al ser sometida a fuego (27.79% y 55.9 cm). Sin fuego *P. australis* en presencia de *S. americanus* presento una baja sobrevivencia así como un lento crecimiento (8.5% y 35.3 cm).

Un segundo aspecto a considerar es la densidad de los individuos de la misma especie en el sitio. Entre *T. domingensis* y *P. australis*, especies dominantes en diversos humedales, los resultados muestran que a bajas densidades (2 y 3 individuos) se presentaron valores superiores e intermedios en todas las variables estudiadas (longitud foliar máxima, número de hojas verdes, longitud máxima ramificación, número de ramificaciones). En comparación el tratamiento con mayor densidad (4 individuos) presentó menor crecimiento de tallos y hojas, afectando la capacidad de propagación y recuperación.

Por último para entender la correlación entre atributos morfológicos y fisiológicos clave para el desempeño de los individuos y estrategias de interacción en un escenario de disturbio se analizó la acumulación de carbohidratos no estructurales en rizomas y su correlación con el genotipo en 30 individuos de *Schoenoplectus americanus* de genotipos representativos de los cuatro grandes grupos de genotipos registrados en el área de estudio. Los cuales se cosecharon, al final de la estación de crecimiento. Se replantó una sección vegetativa con rizoma de cada individuo cosechado a las cuales se les aplicó un tratamiento de fertilización cada 10 días a diferentes concentraciones de fosfato de potasio y nitrato de potasio las cuales se cosecharon al final de una segunda temporada de crecimiento para determinar la concentración de almidones utilizando el método colorimétrico de antrona (Hassid and Neufeld, 1964). Finalmente se analizó la concentración de almidones para cada uno de los individuos antes y después del tratamiento de fertilización. Se registró un primer grupo de genotipos que a mayor concentración de nitratos presentó mayor porcentaje de almidones y mayor biomasa aérea. Así como un segundo grupo con un menor porcentaje de almidones y de biomasa aérea. Finalmente se encontró un compromiso funcional entre el porcentaje de almidones en rizomas y la biomasa aérea en ambos grupos de genotipos.

El presente trabajo aporta elementos sobre de los efectos del disturbio (fuego) en las interacciones entre especies dominantes. Relacionando dichas respuestas con variables clave, para entender mejor los procesos de interacción, y establecimiento en condiciones de disturbio con miras a contar con elementos para tomar mejores decisiones en la selección y rápida evaluación de las especies en una comunidad vegetal perturbada que se busca restaurar.

## Abstract

Fire is one of the disturbances that decisively influence interactions in plant communities, including wetlands, affecting their dynamics and composition (Laubhan, 1995, Escutia et al., 2009, Escutia and Lindig, 2013, López et al., 2012). The resilience of wetlands to fire disturbance factors as a consequence of the ecophysiological characteristics of key species of wetlands has been a little studied. The effects of fire and plant response have been studied in coastal wetlands, but not in other types of wetlands, such as freshwater wetlands dominated by tulares (*Typha* spp.) (Miller et al 1998, Kost and Steven 2001; Gabrey and Afton 2001, Pettit and Naiman 2007, Escutia *et al.*, 2009). In the present work, the following general question is addressed: What is the effect of fire disturbance on inter- and intraspecific interaction, key morphophysiological characteristics and functional compromises between three dominant hydrophobic species of the wetland *Typha domingensis*, *Schoenoplectus americanus* and *Phragmites australis*?

It was recorded how the composition of the species in a scenario of fire disturbance is modified. Using experimental units (mesocosms) with a matrix of *Schoenoplectus americanus*, the growth and mortality of cuttings of *Phragmites australis* were monitored, half of which were analyzed. I apply fire randomly. Thus *P. australis* achieves a survival and growth in the presence of *S. americanus* slightly higher when subjected to fire (27.7935% and 55.91.00 cm). Without fire *P. australis* does not manage to establish itself in the presence of *S. americanus* presenting a low survival high mortality as well as a slow growth (8.5% and 35.3 cm).

A second aspect to consider is the density of individuals of the same species at the site. Between *T. domingensis* and *P. australis*, dominant species in diverse wetlands, the results show that at low densities (2 and 3 individuals) there were higher and intermediate values in all the variables studied (maximum leaf length, number of green leaves, length maximum branch, number of branches). In comparison, the treatment with the highest density (4 individuals) presented lower growth of stems and leaves, affecting the capacity of propagation and recovery.

Finally, to understand the correlation between key morphological and physiological attributes and interaction strategies in a disturbance scenario. The accumulation of non-structural carbohydrates in rhizomes and their correlation with the genotype in 30 individuals of *Schoenoplectus americanus* of genotypes representative of the four large ones was analyzed groups of genotypes registered in the study area. Which were harvested, at the end of the growing season. A vegetative section with a rhizome of each harvested individual was re-applied to which a fertilization treatment was applied every 10 days at different concentrations of potassium phosphate and potassium nitrate which were harvested at the end of a second growing season to determine the concentration of starches using the anthrone colorimetric method (Hassid and Neufeld, 1964). Finally, the concentration of starches was analyzed for each of the individuals before and after the fertility treatment. A first group of genotypes was recorded which showed a higher percentage of starches and higher aerial biomass at a higher concentration of nitrates. As well as a second group with a lower percentage of starches and aerial biomass. Finally, a functional compromise was found between the percentage of starches in rhizomes and the aerial biomass in both groups of genotypes.

The present work provides elements on the effects of the disturbance (fire) in the interactions between dominant species. Linking these responses with key variables, to better understand the processes of interaction, and establishment in disturbance conditions with a view to having elements to make better decisions in the selection and rapid evaluation of the species in a disturbed plant community that is being restored.

# CAPITULO I

## Introducción general



## Introducción general

El interés por los humedales radica en que se trata de ecosistemas heterogéneos y dinámicos, que abarcan distintos tipos de vegetación, distribuidos en una amplia variedad de hábitats (Cronk *et al* 2001; Moreno- Casasola & Warner 2009; Keddy 2010), desde los manglares a lo largo de las costas tropicales, a las turberas en el límite del círculo polar ártico (Callaway y King 1996; Cronk *et al* 2001; Engelhardt y Ritchie 2001 Moreno Casasola *et al* 2010). Se encuentran a nivel mundial entre los ecosistemas más productivos a pesar de ocupar una extensión de sólo el 3% de la superficie terrestre, contribuyen hasta con el 40% de los servicios ecosistémicos (Constanza *et al* 1997; Mitsch y Gosselink 2000; MEA 2005; Zedler y Kercher 2005). Entre ellos se encuentran servicios de aprovisionamiento (alimentos, agua dulce, fibras y combustible, productos bioquímicos), servicios de regulación (regulación del clima, régimen hidrológico, control de contaminantes - desintoxicación, protección de la erosión, protección de riesgos ambientales), servicios de soporte (biodiversidad, formación de suelo, ciclos de nutrientes, polinización) (Constanza *et al* 1997; MEA 2005) y servicios culturales (recreativos, estéticos, educativos). En conjunto los servicios ecosistémicos que proveen los humedales se estiman en \$1.8 billones de dólares por año (\$14 785/ha por año para humedales de interior y \$22 832/ha por año para estuarios costeros) (Constanza 1997; Mitsch y Gosselink 2000; MEA 2005; Zedler y Kercher 2005; Korsgaard y Schou 2010).

Los humedales a pesar de su importancia, se encuentran entre los ecosistemas más amenazados alrededor del mundo. Se estima que se ha perdido la mitad de los humedales a nivel mundial, y la extensión restante presenta algún grado de degradación (Zedler y Kercher 2005). Sólo en las regiones de Norteamérica incluyendo México, Europa, Asia, Australia y

Nueva Zelanda se calculan pérdidas de entre el 50 y el 90% de los humedales (Mitsch y Gosselink 2000; Korgarrd y Schou 2010), siendo la mayoría de las pérdidas en humedales costeros. Ello se debe a una variedad de disturbios como especies invasoras (Cronk & Fennessy 2001, Moreno- Casasola & Warner 2009), contaminantes, alteraciones de los ciclos hidrológicos y de nutrientes, el fuego entre otros (Zedler & Kercher 2005, Keddy 2010, Landgrave & Moreno- Casasola 2012).

Los efectos del fuego en los humedales altera la concentración de nutrientes en el suelo al volatilizar el nitrógeno y mineralizar el fósforo contenido en las cenizas de la biomasa vegetal quemada (Johnson y Knapp 1993; Laubhan 1995, Wu *et al* 2012); aumento de la disponibilidad de luz que eleva la temperatura del agua y por lo tanto el crecimiento de plantas acuáticas y emergentes de estratos inferiores, y el incremento de la disponibilidad de micrositios para el establecimiento de plántulas y brotes después de un incendios (Gabrey y Afton 2001; Kost y Steven 2001; Pettit y Naiman 2001). Los efectos del fuego dependen de su estacionalidad, frecuencia, intensidad y extensión. Además de que el fuego interacciona con otros tipos de disturbio en los humedales como pueden ser cambios en el hidropériodo, la introducción de especies exóticas (Johnson y Knapp 1993; Madsen *et al* 1993; Sand y Frost- Christensen 1999; López Arcos *et al* 2012; Wu *et al* 2012), y con las condiciones físicas del ecosistema entre las que destacan la heterogeneidad topográfica, el tipo de suelo (Bobbink *et al* 2006; Maltby y Barker 2009) y condiciones bióticas en particular la composición florística previa al disturbio.

Los tulares se incluyen dentro de la clasificación de los humedales herbáceos emergentes junto a los popales y carrizales (Moreno- Casasola *et al* 2010). Son comunidades

de plantas acuáticas dominadas por monocotiledóneas de 1 a 3 m de alto, de hojas angostas o bien carentes de órganos foliares y como muchos humedales, están dominados por una o algunas especies de plantas vasculares y aún en ausencia de disturbios (Cronk y Siobhan Fennesy 2001; Callaway y King 1996; Engelhardt y Ritchie 2001; Maltby y Baker 2009; Moreno- Casasola *et al* 2010), adquieren una alta densidad. Entre las especies dominantes más frecuentes encontramos a *Typha domingensis* (Tule, Espadaña). *T. latifolia* (Tule, Junco de esteras, Espadaña), *Schoenoplectus* spp (Junco)., *Scirpus* spp (Falso junco, totora). Así como especies características de carrizales como *Phragmites australis* (carrizo, caña de río)., *Cyperus giganteus* (piripiri, zacate de agua, tulillo) y *Cyperus* spp (zacate de agua, tule, tulillo, junco). (Lot y Novelo, 2004; Moreno- Casasola, 2010). Los tulares ocupan grandes extensiones de Norteamérica, Sudamérica y Europa, debido a que soportan una amplia gama de condiciones, por ejemplo cuerpos de agua dulce o salobre de hasta 2 m de profundidad, de corriente lenta o estacionaria y en ocasiones áreas pantanosas y lacustres, orillas de zanjas, canales y remansos de ríos (Dwire y Boone Kauffman 2003; Moreno- Casasola *et al.*, 2010; Bisson *et al.*, 2003; Escutia *et al.*, 2009; Olson *et al.*, 2009).

En la zona centro de México, concretamente el Estado de Michoacán, se cuenta con varios tulares considerados sitios Ramsar (designación que se otorga a humedales de importancia internacional de acuerdo a criterios establecidos por la convención Ramsar tratado internacional del que México forma parte)(Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.<https://www.gob.mx/conanp/acción-y-programas/sitios-ramsar>), entre los que se pueden enumerar el Santuario de Mexiquillo, Laguna del Caimán en Lázaro Cárdenas, Lago de Zacapu, Lago de Pátzcuaro, Lago de Zirahuén y el Manantial de la Mintzita.

Este último el manantial de la Minzita, ubicado al sur de Morelia, es un sistema relativamente conservado, donde se ha observado la presencia de *Carex comosa*, especie

indicadora de sitios bien conservados (Lot y Novelo 2004; Escutia *et al* 2009; Montejo 2010; Escutia y Lindig 2012). Aun cuando el manantial presenta fuertes presiones por actividades humanas, surte alrededor del 35% de la totalidad de agua de la ciudad de Morelia, presenta procesos de eutricación, presencia de especies invasoras exóticas como *P. australis*, ramoneo de la vegetación por ganado y disturbio por fuegos que escapan de campos de cultivo aledaños (Newman *et al* 1996; Lorenzen *et al* 2001; Alpert y Simms 2002; Miao 2004; Bart y Hartam 2005; Bellavance y Brisson 2010; Escutia y Lindig 2012).

Las especies dominantes en el sistema de La Minzita son comunes para la mayoría de los humedales templados de México: a) *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller, planta perene rizomatosa con un tallo erecto triangular que mide hasta 1.5 m se distribuye en las regiones templadas desde Estados Unidos hasta Venezuela y Chile (Lot y Novelo ,2004). Se encuentra regularmente más cerca a la orilla del humedal en donde el agua se encuentra por debajo de la superficie del suelo (Lot y Novelo 2004; Moreno-Casasola *et al.*, 2010); b) *Typha domingensis* Pers, planta perene emergente de amplia distribución geográfica en zonas inundadas. De hojas lineares organizadas en cúmulos de entre 1 a 6 m de alto y rizomas a menudo de varios centímetros de diámetro con abundantes raíces adventicias (Callaway y King, 1996; Cronk y Siobhan Fennesy, 2001; Engelhardt y Ritchie, 2001; Moreno- Casasola *et al.*, 2010); c).*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel, planta silvestre de amplia distribución geográfica desde zonas templadas a tropicales crece de dos a cuatro metros de altura, hojas lisas y planas, de 1 a 5 cm de ancho. *Phragmites australis* es una especie de fácil propagación por medio de estolones, rizomas, y fragmentos de tallos (Callaway y King, 1996; Cronk y Siobhan Fennesy, 2001; Engelhardt y Ritchie, 2001; Moreno- Casasola *et al.*, 2010).

El fuego modifica la composición y estructura de las comunidades vegetales a través de las respuestas y características funcionales de las especies presentes en el sitio, que pueden verse como adaptaciones de las hidrófitas a las zonas inundadas pero que también les proporciona la capacidad para recuperarse rápidamente después del fuego (Carter y Grace 1990; Blom y Voesnek 1996; Jackson y Colmer 2005), entre las que destacan: altas tasas de crecimiento, mayor concentración y apropiación de nutrientes en hojas y rizomas especialmente nitrógeno y fósforo (Baruch y Goldstein 1999; Rice *et al* 2000; López Arcos *et al* 2012; Wu *et al* 2012) la habilidad para rebrotar después de haber perdido toda, o la mayor parte de su biomasa aérea (Timmins 1992; Bond y Midgley 2003) es una estrategia que es común en especies de humedales con una alta frecuencia de disturbios como inundaciones o fuego, la plasticidad fenotípica (morfológica y fisiológica) (Alpert y Simms 2002; Bellavance y Brisson 2010) y la capacidad para reproducirse vegetativamente a partir de secciones de tallo o rizomas (Cronk y Fennessy 2001; Bart y Hartman 2003; Miao 2004; Keddy 2010). En este trabajo se exploran las respuestas regenerativas al fuego y la relación con características de tres especies representativas de los tulares. Este es un conocimiento para los trabajos de conservación, restauración, y manejo en humedales en un entorno con crecientes presiones antropogénicas y un aumento en la incidencia de eventos de disturbio

## CAPITULO II

Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades invadidas dominadas por especies nativas antes disturbios por fuego en condiciones controladas.

## Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios por fuego en condiciones controladas

### Invasiveness of *Phragmites australis* in communities dominated by native species after fire disturbance under controlled conditions

María Elena Páramo Pérez<sup>1</sup>, Roberto Lindig-Cisneros<sup>2</sup> y Patricia Moreno-Casasola<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Edificio D, primer piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, 04510. México

<sup>2</sup>Laboratorio de Restauración Ambiental, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia Antigua carretera a Pátzcuaro núm. 8701, Morelia, Michoacán, 58190, México

<sup>3</sup>Red de Ecología Funcional. Instituto de Ecología, A.C. Apdo. 63, Xalapa, Veracruz, 91000. México  
e-mail: rlindig@iies.unam.mx

**Recibido:** 05 de diciembre de 2016. **Aceptado:** 11 de mayo de 2018.

Páramo Pérez M. E., R. Lindig-Cisneros y P. Moreno-Casasola. 2018. Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios por fuego en condiciones controladas. *Hidrobiológica* 28 (1): 201-207.

#### RESUMEN

**Antecedentes.** Los humedales son ecosistemas heterogéneos y dinámicos muy susceptibles a sufrir invasiones o extinciones locales por especies invasoras o sobredominantes. La resistencia a la invasión de los humedales ante factores de disturbio como el fuego ha sido poco estudiada. Cuando *Phragmites australis* (carrizo) se encuentra presente, su interacción con factores de disturbio ha llevado a la extinción local de muchas especies nativas. En un estudio anterior se determinó que la cosecha de esta especie es una estrategia efectiva de control. Sin embargo, la remoción de las partes aéreas genera múltiples fragmentos a partir de los cuales se podría propagar la especie. **Objetivos.** Evaluar, ante disturbios ocasionados por el fuego, en condiciones controladas, el potencial de invasión de fragmentos de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas. **Métodos.** El experimento se efectuó bajo dos quemados en 36 mesocosmos con doseles de *Schoenoplectus americanus* y *P. australis*. **Resultados.** Los resultados establecieron que las plantas de *Phragmites australis* no lograron desarrollarse después de las quemados del dosel de *S. americanus*, debido a la rápida recuperación del dosel de esta segunda especie. Se registró mayor supervivencia y crecimiento en los mesocosmos con bajo disturbio (27.7% y 55.9 cm en el primer ensayo; 9.4% y 60.6 cm en el segundo ensayo) en comparación con los controles (8.5%, 35.3 cm y 7.4% y 86.7 cm), ya que el dosel de *S. americanus* se mantuvo como una barrera al desarrollo de *P. australis* en los controles. Las diferencias en la altura fueron significativas después del primer evento de fuego entre los mesocosmos quemados y los de control ( $p=0.002$ ), pero después de dos años de quema no lo fueron ( $p=0.085$ ), debido a que las pocas plantas que sobrevivieron en los mesocosmos control alcanzaron alturas considerables. **Conclusiones.** Los fragmentos de *P. australis* representan bajo riesgo para sitios con dosel de *S. americanus* después de un año de registrar disturbios como el fuego.

**Palabras clave:** plantas invasoras, dosel, *Phragmites australis*, regeneración, *Schoenoplectus americanus*

#### ABSTRACT

**Background.** Wetlands are heterogeneous and dynamic ecosystems, very susceptible to invasions or local extinctions by the effects of invasive or over-dominant plant species. Resistance to invasion in wetlands that suffer disturbances such as fires has not been thoroughly studied. When *Phragmites australis* (common reed) is present, its interaction with disturbance factors has led to local extinction of many native species. In a previous study, it was determined that harvesting is an effective control method for this species. But removal of aerial parts of this species generates many fragments that might propagate the species. **Goals.** Evaluate under controlled conditions the invasive potential of fragments of *Phragmites australis* in plant communities dominated by native plant species that are subjected to frequent human-made disturbances, such as fire, under controlled conditions. **Methods.** We carried out an experiment that consisted of two assays in 36 mesocosms with canopies of *Schoenoplectus americanus*. **Results.** *Phragmites australis* was practically not able to establish itself after the loss of the *S. americanus* canopy following fires, because the canopy of this last species

recovered rapidly. Survival and growth were slightly higher in mesocosms with low disturbance (27.7% and 55.9 cm in the first assay, and 9.4% and 60.6 cm in the second assay), when compared with controls (8.5% 35.3 cm, and 7.4% and 86.7 cm), because in control units the canopy of *S. americanus* was a permanent barrier to the development of *P. australis*. Height differences among burned and control mesocosms after the first fire event were significant ( $p=0.002$ ) but not after two consecutive years of burning ( $p=0.085$ ), because the few plants that survived in control units reached considerable height. **Conclusions.** The risk of establishment of the fragments of *Phragmites australis* that are generated during harvesting is low even after major disturbances of native vegetation cover.

**Keywords:** canopy, invasive control, *Phragmites australis*, regeneration, *Schoenoplectus americanus*

## INTRODUCCIÓN

Los humedales son ecosistemas que abarcan diversos tipos de vegetación con una gran biodiversidad; sus características hidrobiológicas dan lugar a lagunas someras, humedales herbáceos de agua dulce, marismas, manglares, pantanos y selvas inundables, entre otros (Moreno-Casasola *et al.*, 2010). Todos estos tipos de humedales han sido alterados drásticamente alrededor del mundo, lo cual ha causado pérdidas de biodiversidad y de servicios ecosistémicos (Constanza *et al.*, 1997; MEA, 2005; Korsgaard & Schou, 2010). Landgrave y Moreno-Casasola (2012) reportan en México una pérdida o degradación de humedales del 62.1%.

Las comunidades vegetales con una fisonomía particular que conforman estos ecosistemas, además de ser el componente biótico distintivo de los humedales, hacen posible el funcionamiento ecosistémico que los distingue de los ecosistemas terrestres (Mitsch & Gosselink, 2000; Moreno-Casasola *et al.*, 2010), ya que participan como base de la cadena alimentaria y proporcionan el hábitat para una variedad de organismos acuáticos, anfibios y terrestres, que incluye macroinvertebrados, bacterias epifitas, perifiton, aves, peces, reptiles, anfibios y aves (Zedler & Kercher, 2005; Mitsch & Gosselink, 2000). La vegetación influye en el régimen hidrológico, los procesos de sedimentación y la dinámica de los nutrientes (Zedler & Kercher, 2005; Korsgaard & Schou, 2010).

Entre los diferentes disturbios naturales que los impactan, el fuego se considera generalmente infrecuente, debido a los altos niveles de humedad y a las diferencias en los potenciales combustibles respecto a los ecosistemas terrestres (Miller *et al.*, 1998; Bisson *et al.*, 2003; Pettit & Naiman, 2007). Sin embargo, los rayos (Bisson *et al.*, 2003), la combustión espontánea (Miller *et al.*, 1998; Bisson *et al.*, 2003) y los incendios naturales en las partes altas de los ecosistemas pueden propagarse hacia los humedales y hacer posible la presencia del fuego en algunos de ellos, o bien aumentar su extensión e intensidad en aquéllos con un régimen natural de incendios (Pettit & Naiman, 2007; Norton & De Lange, 2002; Miller *et al.*, 1998). Asimismo, diversos humedales son sometidos a regímenes de disturbio por fuego provocados por el ser humano (Bixby *et al.*, 2015).

Un disturbio como el fuego modifica la composición y estructura de las comunidades vegetales a través de las respuestas y características funcionales de las especies presentes en el sitio. Además, el fuego interacciona con otros tipos de disturbio, como cambios en el hidropereodo o la introducción de especies exóticas (Zedler & Kercher, 2004; López Rosas & Moreno-Casasola, 2012).

En las comunidades vegetales se ha documentado la modificación de las interrelaciones entre las especies como uno de los efectos del disturbio por fuego. Por ejemplo, en los Everglades, en los Estados Unidos, donde coinciden *Typha domingensis* Pers. y *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel, la primera puede llegar a desplazar a la segunda —al menos temporalmente— en zonas con un régimen de fuegos que presentan alteraciones en su hidrología (Newman *et al.*, 1996; David, 1996; Miller *et al.*, 1998; Rice *et al.*, 2000; Pettit & Naiman, 2007). En otros casos, la combinación de inundación y aumento en la salinidad tras un incendio puede disminuir significativamente la cobertura de *P. australis* (Rice *et al.*, 2000; Bart & Hartam, 2003). Diversos estudios en humedales riparios han demostrado que *P. australis* y *Tamarix ramosissima* Ledeb crean una sinergia con el fuego debido a que acumulan una gran cantidad de materia orgánica en pie que favorece incendios de alta intensidad con un mayor tiempo de residencia, lo cual deposita mayor cantidad de fósforo en el agua y, por lo tanto, elimina a otras especies vegetales más sensibles al fuego (Mitsch & Gosselink, 2000; Zedler & Kercher, 2005; Pettit & Naiman, 2007). Lo anterior indica que la respuesta de la vegetación y de las especies de los humedales al fuego es idiosincrática, lo que obliga a estudiar la relación de este con cada tipo de humedal.

En un estudio anterior realizado por Escutia-Lara *et al.* (2012) fue posible determinar que la cosecha de *Phragmites australis* puede ser una medida efectiva de control, particularmente útil en sitios en donde el uso de herbicidas no es recomendable. Sin embargo, la cosecha produce múltiples fragmentos de longitudes pequeñas que no es posible retirar del sitio y que pueden dar origen a nuevos individuos y propagar la especie a zonas no invadidas dentro del humedal manejado. Debido a esto, se llevó a cabo un experimento en mesocosmos, con el objetivo de cuantificar el éxito en el establecimiento de fragmentos de *P. australis* bajo doseles de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller (una especie dominante de humedales del occidente de México) sometidos al efecto del fuego. En él se buscó comprobar si el fuego es un factor que favorece el establecimiento de *P. australis*, al reducir la competencia con *Schoenoplectus americanus*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Descripción del sistema de referencia y las especies utilizadas.** Los propágulos de *Phragmites australis* fueron colectados en el manantial de la Mintzita, sitio RAMSAR (101° 17' 47" O 19° 38' 43" N), ubicado al sur de la ciudad de Morelia, Michoacán, México, cuyo ecosistema está dominado por *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* (Hall *et al.*, 2008; Escutia *et al.*, 2009; del Val *et al.*, 2012). Este humedal se ve afectado por fuertes presiones de actividad humana: provee alrede-



dor del 35% de la totalidad de agua de la ciudad, presenta procesos de eutrofización, ramoneo de la vegetación por ganado y disturbio por fuegos que escapan de campos de cultivo aledaños (Escutia *et al.*, 2009; Escutia *et al.*, 2012). Asimismo, las especies nativas sufren la presión de plantas invasoras como *Phragmites australis*, pues éstas han empezado a formar manchones que dominan algunas partes del humedal.

Las especies dominantes en este sistema son comunes para la mayoría de los humedales templados de México. En las partes menos profundas se encuentra *Schoenoplectus americanus* (de la familia Cyperaceae), que es una planta perenne rizomatosa con un tallo erecto triangular que mide hasta 1.5 m de altura. Esta especie se distribuye en las regiones templadas desde Estados Unidos hasta Venezuela y Chile (Moreno-Casasola *et al.*, 2010; Zedler & Kercher, 2005). En el sitio de colecta de plántulas –que hemos estudiado por más de diez años– se encuentra regularmente más cerca a la orilla del humedal, en donde el agua se encuentra por debajo de la superficie del suelo (Escutia *et al.*, 2009; Escutia *et al.*, 2012).

Por otro lado, *Phragmites australis* es una planta de la familia Poaceae con una amplia distribución geográfica, desde zonas templadas a tropicales. Crece de dos a cuatro metros de altura y presenta hojas lisas y planas de 1 a 5 cm de ancho. Además, se propaga fácilmente por medio de estolones, rizomas y fragmentos de tallos (Escutia-Lara *et al.*, 2012; Bart & Hartman, 2003) y forma conjuntos densos que excluyen a otras especies vegetales (Swearinger & Saltonstall, 2010)

**Diseño experimental. Construcción de los mesocosmos.** Se construyeron 36 mesocosmos con tinas de plástico de 210 L de capacidad (100 x 68 x 40 cm) con un área superficial de 0.58 m<sup>2</sup>. Cada mesocosmo fue llenado con una mezcla de turba comercial y suelo de la localidad (tipo arcilloso) con una proporción de 1:1 (0.1 m<sup>3</sup> por material) (Fig. 1). El sistema de riego mantenía un nivel constante de agua, 5 cm por

debajo de la superficie del sustrato. Los mesocosmos se encontraban al aire libre, sometidos a las variaciones naturales del clima

**Fase 1. Plantado y desarrollo del dosel.** Se efectuó el plantado de fragmentos de rizoma de *Schoenoplectus americanus* en los mesocosmos (16 por mesocosmo), y se dejó desarrollar un dosel de esta especie durante dos años, de 2011 a 2012 (Fig. 1). Este periodo de acondicionamiento permitió validar que no hubo diferencias entre los 36 mesocosmos en la densidad de tallos de *Schoenoplectus americanus* al final del periodo de acondicionamiento ( $p > 0.05$ ).

**Fase 2. Primera aplicación de fuego en el bioensayo.** El primer tratamiento de quemado se aplicó durante la primera semana del mes de abril del 2013 a 18 unidades experimentales (la mitad) seleccionadas al azar. Cada mesocosmo fue asignado a un tratamiento por medio de una tabla de números aleatorios (Fig. 2). Una vez quemados los doseles de los mesocosmos asignados a este tratamiento, se trasplantaron dos segmentos vegetativos de *Phragmites australis* en cada uno de los 36 mesocosmos, con un total de 72 fragmentos. Los fragmentos, que eran de 30 cm de longitud y  $8 \pm 2$  mm de diámetro cada uno, fueron enraizados previamente en agua corriente en las instalaciones del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad durante 30 días (Fig. 1). Se plantaron en la parte central de cada mesocosmo a una distancia de 36 cm uno del otro por medio de una varilla de metal, a fin de causar el menor daño posible al sistema radicular de las plantas circunstantes

**Fase 3. Segunda aplicación de fuego en el bioensayo.** En el año 2014, durante la primera semana del mes de abril, se quemaron al azar 9 de los 18 mesocosmos que fueron quemados el año anterior (Figs. 1-2). Debido a que se pudo determinar que no había riesgo de competencia entre los segmentos de *Phragmites* durante una sola temporada de crecimiento, para esta aplicación se incluyó un mayor número de segmentos, ya que se pudieron plantar con menor distancia, de tal forma que se pudo incrementar el tamaño de muestra.

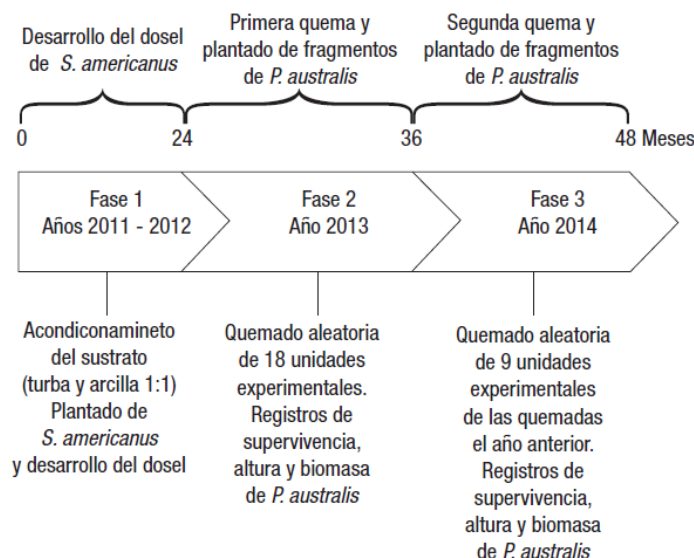


Figura 1. Línea del tiempo con descripción de las fases del experimento del establecimiento de fragmentos de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel en un dosel de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller a lo largo de 4 años.

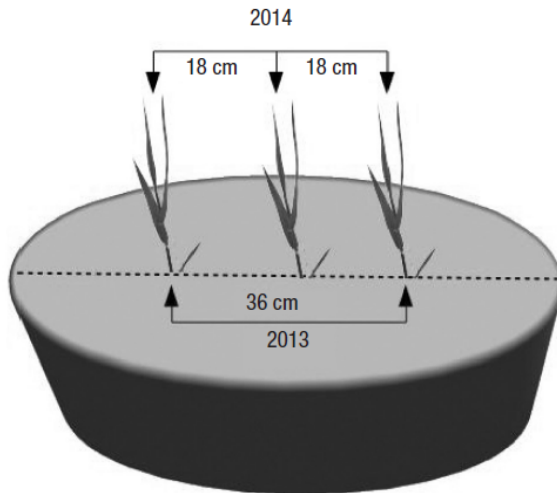


Figura 2. Esquema del plantado de los fragmentos de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Stuedel los mesocosmos. Para el primer año se plantaron dos individuos por unidad y, al no haber evidencia de interferencia entre las plantas, para el segundo año se plantaron tres.

**Respuesta de *Phragmites australis*: supervivencia, crecimiento y acumulación de biomasa.** En ambas temporadas de crecimiento (de abril a octubre de 2013 y 2014) se registró la supervivencia y la altura máxima de los 36 mesocosmos (se utilizó una regla graduada cada 0.5 cm). Para obtener los datos de biomasa aérea se colectaron los individuos de *Phragmites australis* en la última semana del mes de octubre; se colocaron en un horno de secado (Lumistel HEC-41) a 60 °C, hasta peso constante (lo que para la mayoría de las muestras ocurrió a las 48 horas), y se pesaron en una balanza semianalítica (Ohaus AV53). El dosel de *Schoenoplectus americanus* no se evaluó a lo largo del experimento debido a su rápida recuperación.

**Análisis estadístico.** Los datos fueron analizados por medio de modelos lineales generalizados para supervivencia usando la distribución binomial. Para las variables continuas (altura y biomasa) se utilizó la distribución Poisson (Crawley, 2007), debido a que no cumplían con los supuestos asociados a la distribución normal. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el paquete R (R Core Team, 2017).

## RESULTADOS

Al inicio del experimento los mesocosmos mantuvieron una densidad de  $11.0 \pm 0.6$  tallos/dm<sup>2</sup> de *Schoenoplectus americanus*, antes de efectuar la primera quema ( $p = 0.55$ ), lo que garantizó condiciones ambientales similares en los 36 mesocosmos. Cabe destacar que antes de las quemas todos los mesocosmos presentaron rebrotes de *Schoenoplectus americanus*; el registro de su aparición inició del mes de febrero de cada año y alcanzó la máxima cobertura del dosel en la segunda semana de agosto de 2013, aproximadamente cuatro meses después de aplicar el fuego durante la primera semana del mes de abril.

Posterior a la primera quema, en 2013, la supervivencia de las plantas de *P. australis* fue de 27.8%, mayor a lo detectado en los mesocosmos control, de 8.6%. Después de la segunda quema, en 2014, en los mesocosmos quemados sólo en ese año la supervivencia fue de 7.4%, de 9.4% para los mesocosmos quemados por dos años consecutivos y nula para los mesocosmos control.

En términos del incremento de altura de *P. australis*, al final de la temporada de crecimiento posterior a la primera quema, en 2013, el crecimiento en los mesocosmos sometidos al fuego fue de  $55.9 \pm 36.7$  cm, valor promedio mayor a lo detectado en los mesocosmos control, que fue de  $35.3 \pm 6.2$  cm. Estas diferencias fueron validadas mediante un modelo lineal generalizado para los mesocosmos en donde había plantas vivas ( $Z = 3.12$ ;  $p = 0.002$ ;  $n = 13$ ). Para el segundo año de quemas, 2014, el crecimiento de los mesocosmos sometidos al fuego por un solo año dio como resultado alturas promedio de 86.76 cm, valor promedio mayor al de los mesocosmos quemados en dos años consecutivos, que fue de  $60.6 \pm 10.7$  cm en promedio, y no hubo registros de altura para los mesocosmos control debido a que todos los individuos murieron. La diferencia en altura para las plantas de mesocosmos quemados un año y dos años no fue estadísticamente significativa ( $Z = -1.726$ ;  $p = 0.085$ ;  $n = 9$ ) (Fig. 4). Al final de la primera temporada de crecimiento después de la primera quema en 2013, el peso seco presentó el mayor incremento en los mesocosmos sometidos a tratamiento por fuego ( $1.48 \pm 2.03$  g), seguido de los mesocosmos control ( $0.537 \pm 0.11$  g). Al final de la temporada de crecimiento, después del segundo año de quema, el promedio de la producción de biomasa para todos los tratamientos fue superior a la obtenida en la temporada de crecimiento anterior ( $1.79 \pm 0.85$  g); sin embargo, no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos de quema por una ocasión, dos ocasiones y el control sin quema ( $Z = 1.52$ ;  $p = 0.128$ ;  $n = 13$ ).

## DISCUSIÓN

*Phragmites australis* es considerada como una especie con gran capacidad de invasión de hábitat, pues responde positivamente a incrementos en las concentraciones de nutrientes y de salinidad. Por lo anterior, Price *et al.* (2014) indican que el monitoreo de esta especie es fundamental para el buen manejo de humedales, ya que su capacidad de invasión depende sobre todo de la dispersión de fragmentos (Kettenring *et al.*, 2016). A pesar de lo citado, los resultados de esta investigación indican que incluso después de incendios que eliminan el dosel de especies nativas, la supervivencia y crecimiento de los fragmentos de *P. australis* fue muy baja. Resultados similares fueron reportados por Montejo-Mayo *et al.* (2015).

Cabe mencionar que la mayor parte del crecimiento de *S. americanus* se presentó de mayo a julio, pues en este último mes alcanzó la máxima densidad de toda la temporada al cerrar el dosel y cubrir a *P. australis*. Este proceso de crecimiento de *S. americanus* fue aún más rápido durante el segundo año en que se aplicó el tratamiento de fuego a algunas de las unidades experimentales, lo cual ocasionó que los individuos de *P. australis* presentaran alturas menores que durante el primer año. Respecto a la biomasa, ésta fue similar para los individuos de *Phragmites australis* independientemente de si crecieron en mesocosmos quemados o no quemados, lo que sugiere que las diferencias de altura responden a que las plantas en los mesocosmos control se encontraban etioladas como respuesta al ambiente lumínico (Monsi &



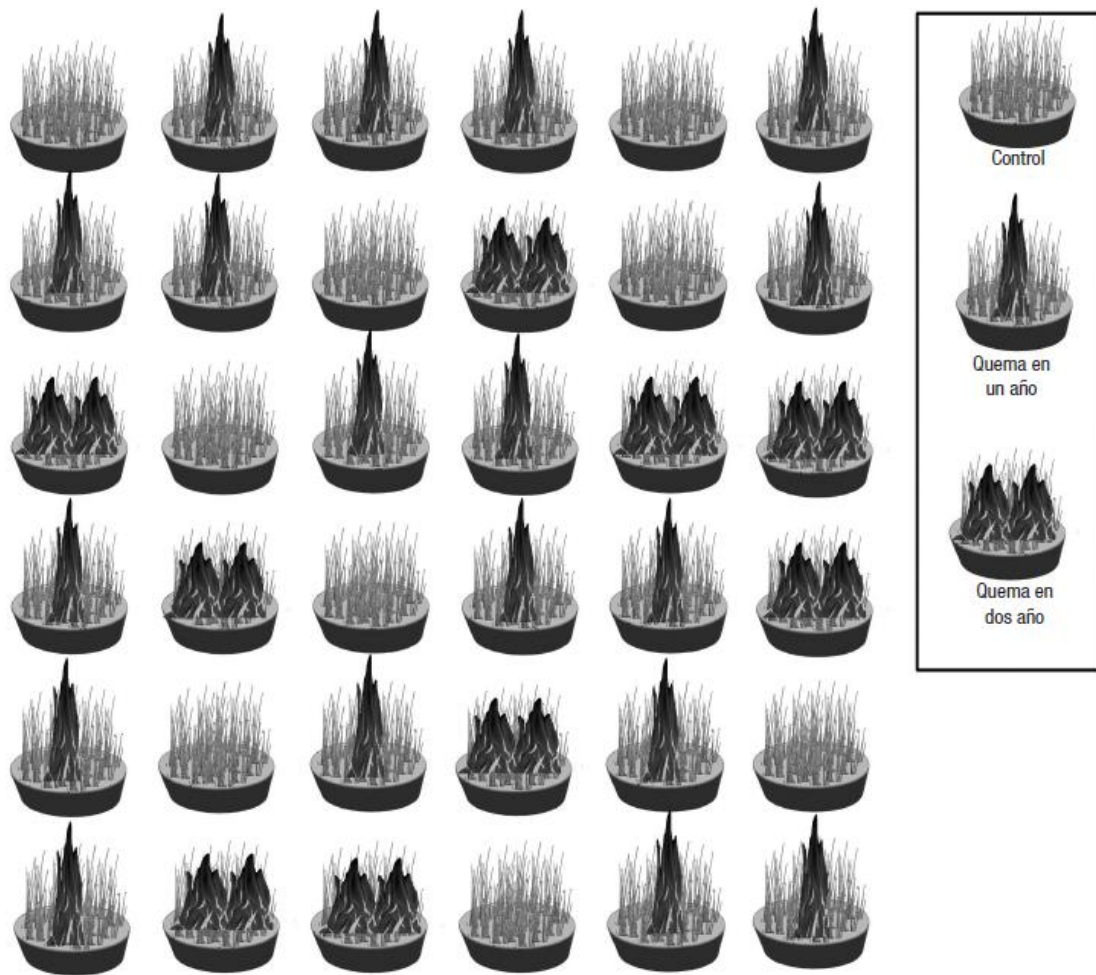


Figura 3. Esquema del experimento completo y la asignación de los mesocosmos a los diferentes tratamientos de fuego en el dosel de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller. Después del segundo año de quema, 18 mesocosmos fueron quemados una sola vez, 9 fueron quemados dos veces y 9 no fueron quemados.

Saeki, 2005). En este experimento, las condiciones más estresantes para la especie invasora, *P. australis*, se dieron en los mesocosmos control, dado que nunca perdieron el dosel. En cambio, en los mesocosmos sometidos a fuego se generó un periodo en el que el dosel estuvo ausente, lo que permitió que al menos unos pocos individuos de *Phragmites australis* se establecieran y lograran desarrollar un tamaño considerable para crecer en mejores condiciones, antes de que se volviera a cerrar el dosel de *S. americanus*.

El presente estudio sugiere que se necesita de más de un evento de disturbio por fuego o una acción combinada con otros tipos de disturbios para alterar la dinámica entre *Schoenoplectus americanus* y *Phragmites australis* y permitir que la segunda se establezca y al-

cance un tamaño que le permita convertirse en dominante. Al parecer, las altas tasas de crecimiento de *S. americanus* y el dosel denso que desarrolla limitan la disponibilidad de luz para el establecimiento de fragmentos vegetativos de *P. australis*. Reducir la disponibilidad de luz mediada por las características del dosel de las especies nativas también reduce el establecimiento de otra especie invasora de humedales como *Phalaris arundinacea* L. (Lindig-Cisneros & Zedler, 2002a; Lindig-Cisneros & Zedler, 2002b).

Cuando se transporta suelo de humedales en donde crece *P. australis*, se puede favorecer la invasión, debido a que los fragmentos se establecen exitosamente en ausencia de competencia con otras especies (Juneau & Tarasoff, 2013). De hecho, aunque en algunos lugares

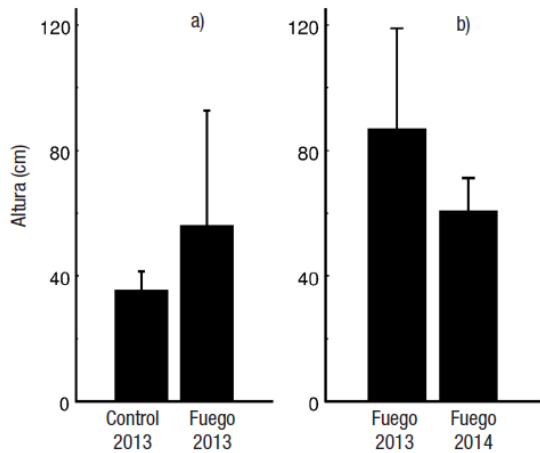


Figura 4a-b. Longitud máxima de la ramificación de *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steudel en un experimento de mesocosmos realizado en las instalaciones del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (Morelia, Michoacán, México) en el que los tratamientos fueron: quema por un año en 2013 (a), o por dos años en 2013 y 2014 (b) durante dos estaciones de crecimiento. Las barras representan la desviación estándar.

las semillas producen un gran número de plántulas, su supervivencia es muy baja y la mayoría de las plantas que sobreviven después de dos años se generan a través de fragmentos (Albert *et al.*, 2015), lo que indica la importancia de controlar su dispersión por este medio.

*Phragmites australis*, conocida como carrizo común, se considera una especie invasora traslocada y de extensa distribución en el país (Bonilla-Barbosa & Santa María, 2014). Lowe *et al.* (2004) la catalogan entre las 100 especies invasoras más dañinas del mundo. Es una fuerte competidora que elimina a otras especies del humedal, provee poco alimento o refugio para especies silvestres y es capaz de eliminar diversos hábitats en canales y charcas relevantes para invertebrados, peces y aves silvestres. Al descomponerse puede elevar rápidamente el nivel del suelo y reducir la inundación y los nutrientes disponibles, lo cual le da aun mayor superioridad competitiva (U.S. Fish & Wildlife Service, 2016). Por lo anterior, es de gran importancia para la conservación de los humedales del Altiplano mexicano conocer su capacidad de invasión, a partir de fragmentos, y su interacción con las especies nativas hidrófitas.

En términos de manejo, en humedales en donde *Phragmites australis* ya está presente pero que cuentan con una cobertura dominada por especies nativas, la cosecha de esta especie invasora es una estrategia efectiva (Escutia-Lara *et al.*, 2012). De acuerdo con lo anterior y con los resultados obtenidos en este estudio, la cosecha de *P. australis* en sitios que no han sufrido efectos del fuego puede generar fragmentos que prácticamente no tienen posibilidades de establecerse, incluso si la cosecha se lleva a cabo después de eventos aislados o poco recurrentes de fuego, la posibilidad es muy baja.

## AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer el financiamiento otorgado por la DGAPA-UNAM a través del proyecto PAPIIT IN203316. Ma. E. Páramo-Pérez desea agradecer al Conacyt por la beca otorgada para los estudios de doctorado y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Este estudio es parte de los requisitos de titulación del posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## REFERENCIAS

- ALBERT, A., J. BRISSON, F. BELZILE, J. TURGEON & C. LAVOIE. 2015. Strategies for a successful plant invasion: the reproduction of *Phragmites australis* in north-eastern North America. *Journal of Ecology* 103: 1529-1537.
- BART, D. & J. M. HARTAM. 2003. The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: New links to human activities. *Estuaries* 26: 436-443. DOI:10.1007/BF02823720
- BISSON, P. A., B. E. RIEMAN, C. LUCE, P. F. HESSBURG, D. C. LEE, J. L. KERSHNER, G. H. REEVES & R. E. GRESSWELL. 2003. Fire and aquatic ecosystems of the western USA: current knowledge and key questions. *Forest Ecology and Management* 178: 213-229. DOI:10.1016/S0378-1127(03)00063-X.
- BIXBY, R., S. D. COOPER, R. E. GRESSWELL, L. E. BROWN, C. N. DAHM & K. A. DWIRE. 2015. Fire effects on aquatic ecosystems: an assessment of the current state of the science. *Freshwater Science* 34: 1340-1350.
- BONILLA-BARBOSA J. R. & B. SANTAMARÍA ARAÚZ. 2014. Plantas acuáticas exóticas y traslocadas invasoras. In: Mendoza, R. y P. Koleff (Coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México. pp. 223-248
- CONSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT, S. FARBER, M. GRASSO, B. HANNON, K. LIMBURG, S. NAEEM, R. V. O'NEILL, J. PARUELO, R. G. RASKIN, P. SUTTON & M. VAN DER BELT. 1997. The value of the world ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics* 1: 335-361.
- CRAWLEY, M. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, England. 949 p.
- DAVID, P. 1996. Changes in plant communities relative to hydrologic conditions in the Florida Everglades. *Wetlands* 16: 15-23. DOI:10.1007/BF03160642
- DEL VAL, E., A. L. PACHECO & R. LINDIG-CISNEROS. 2012. Mecanismos de persistencia de *Phragmites australis* en el manantial de La Mintzita. *Biológicas* 14: 18-22.
- ESCUTIA-LARA, Y., S. LARA-CABRERA & R. LINDIG-CISNEROS. 2009. Efecto del fuego y dinámica de las hidrófitas emergentes en el humedal de la Mintzita, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 771-778.
- ESCUTIA-LARA, Y., S. LARA-CABRERA, M. GÓMEZ-ROMERO & R. LINDIG-CISNEROS. 2012. Common reed (*Phragmites australis* Cav. Trin ex Steud.) harvest as a control method in a Neotropical wetland in Western México. *Hidrobiológica* 22: 125-131

- ESCUTIA-LARA, Y., S. LARA-CABRERA, M. GÓMEZ-ROMERO & R. LINDIG-CISNEROS. 2012. Dinámica de *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno en humedales experimentales. *Botanical Sciences* 90: 459-467.
- HALL, S., R. LINDIG-CISNEROS & J. ZEDLER. 2008. Does harvesting sustain plant diversity in central Mexican wetlands? *Wetlands* 28: 776-792. DOI:10.1672/07-231.1
- JUNEAU, K. J. & C. S. TARASOFF. 2013. The seasonality of survival and subsequent growth of common reed (*Phragmites australis*) rhizome fragments. *Invasive Plant Science and Management* 6: 79-86.
- KORSGAARD, L. & J. S. SCHOU. 2010. Economic valuation of aquatic ecosystem services in developing countries. *Water Policy* 12: 20-31. DOI:10.2166/wp.2009.124
- KOST, M. A. & D. STEVEN. 2001. Plant community responses to prescribed burning in Wisconsin sedge meadows. *Natural Areas Journal* 687: 36-45.
- LANDGRAVE, R. & P. MORENO-CASASOLA. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación Ambiental* 4 (1): 35-51.
- LÓPEZ-ROSAS, H. & P. MORENO-CASASOLA. 2012. Invader versus natives: Effects of hydroperiod on competition between hydrophytes in a tropical freshwater marsh. *Basic and Applied Ecology* 13: 40-49.
- LINDIG-CISNEROS, R. & J. B. ZEDLER. 2002a. *Phalaris arundinacea* seedling establishment: effects of canopy complexity in fen, mesocosm, and restoration experiments. *Canadian Journal of Botany* 80: 617-624.
- LINDIG-CISNEROS, R. & J. B. ZEDLER. 2002b. Relationships between canopy complexity and germination microsites for *Phalaris arundinacea* L. *Oecologia* 133: 159-167.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS & M. DE POORTER. 2004. *100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database*. Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEEI), Comisión de Supervivencia de Especies (CSE), Unión Mundial para la Naturaleza (UICN): 1-12.
- MEA (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT). 2005. Ecosystems and Human Well-Being. *Synthesis Island Press*: 1-36.
- MILLER, S. J., K. J. PONZIO, M. A. LEE, L. W. KEENAN & S. R. MILLER. 1998. The use of fire in wetland preservation and restoration: are there risks? In: Editors: Pruden, T. L. & L. A. Brennan (Eds.). *Fire in ecosystem management: shifting the paradigm from suppression to prescription*. Edition: No.20, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida, pp. 127-139.
- MITSCH, W. J. & J. G. GOSSELINK. 2000. *Wetlands*. John Wiley and Sons Inc. Nueva York. 920 p.
- MONSI, M & T. SAEKI. 2005. On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany* 95: 549-56.
- MONTEJO-MAYO, W., E. DEL VAL, M. GÓMEZ-ROMERO, E. DE LA BARRERA & R. LINDIG-CISNEROS. 2015. Interactions between dominant hydrophytic species of the wetlands of western Mexico mediated by fire and nitrate concentration. *Polibotánica* 40: 153-161.
- MORENO-CASASOLA, P., E. CEJUDO-ESPINOSA, A. CAPISTRÁN-BARRADAS, D. INFANTE-MATA, H. LÓPEZ-ROSAS, G. CASTILLO-CAMPOS, J. PALE-PALE & A. CAMPOS-CASCAREDO. 2010. Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. *Boletín Sociedad Botánica de México* 87: 29-50.
- NEWMAN, S., J. B. GRACE & J.W. KOEBEL. 1996. Effects of nutrients and Hydroperiod on *Thypha*, *Cladium*, and *Eleocharis*: Implications for Everglades Restoration. *Ecological Applications* 6: 774-783.
- NORTON, D. A. & P. J. DE LANGE. 2002. Fire and vegetation in a temperate peat bog: Implications for the management of threatened species. *Conservation Biology* 17: 138-148. DOI:10.1046/j.1523-1739.2003.01131.x
- PETTIT, N. E. & R. J. NAIMAN. 2007. Fire in the riparian zone: characteristics and ecological consequences. *Ecosystems* 10: 673-687. DOI:10.1007/s10021-007-9048-5.
- PRICE, A.L., J.B. FANT & D. J. LARKIN. 2014. Ecology of Native vs. Introduced *Phragmites australis* in Chicago-area Wetlands. *Wetlands* 34: 369-377.
- R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RICE, D., J. ROTH & J. COURT STEVENSON. 2000. Colonization and invasion of *Phragmites australis* in upper Cheasepeake bay tidal marshes. *Wetlands* 2: 280-299. DOI:10.1672/0277-5212(2000)020[0280:CAEOPA]2.0.CO;2
- SWEARINGER, J. & K. SALTONSTALL. 2010. Phragmites field guide: distinguishing native and exotic forms of common reed (*Phragmites australis*) in the United States. Weeds Gone Wild, Plant Conservation Alliance. Disponible en línea en: <http://www.nps.gov/plants/alien/fact/pdf/phau1-powerpoint.pdf> (consultado el 12 de noviembre de 2016).
- U.S. FISH AND WILDLIFE SERVICE. 2016. *Phragmites australis* fact sheet. Disponible en línea en: [http://www.fws.gov/gomcp/pdfs/phragmites-qa\\_factsheet.pdf](http://www.fws.gov/gomcp/pdfs/phragmites-qa_factsheet.pdf) (consultado el 15 de noviembre del 2016).
- ZEDLER, J. B. & S. KERCHER. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Science* 23: 431-452.
- ZAMAN, B. & M. MCKEE. 2016. Life on the edge: reproductive mode and rate of invasive *Phragmites australis* patch expansion. *Biological Invasions* 18: 2475-2495.
- ZEDLER, J. B. & S. KERCHER. 2005. Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Annual Review of Environment and Resources* 30: 39-74.

## CAPITULO III

Respuesta de la interacción intraespecifica en dos especies dominantes del humedal templado *Thypa domingensis* Pers. y *Pragmites australis* (Cav.) Trin.ex Steudel



## **Respuesta de la interacción intraespecífica en dos especies dominantes del humedal templado *Thypha domingensis* Pers. y *Phragmites australis* (Cav.) Trin.ex Steudel.**

**Resumen:** Los humedales se degradan rápidamente por una variedad de disturbios (fuego, contaminación, cambios en el régimen hidrológico, presencia de especies invasoras). El disturbio puede modificar la naturaleza de las interacciones de las especies vegetales dominantes, y como consecuencia alterar la dinámica y composición de las comunidades. El presente trabajo analizó el efecto de la densidad de individuos en la interacción intraespecífica entre *Thypha domingensis* y *Phragmites australis*, especies dominantes en una variedad de humedales del Altiplano mexicano. Se estableció el experimento de competencia intraespecífica para *Typha domingensis* Pers a partir de plántulas propagadas previamente y para *Phragmites australis* se utilizaron segmentos de tallo enraizados. Las cuales se instalaron en 30 contenedores (réplicas) de 5 l (25 cm de alto x 16 cm de diámetro), por cada tratamiento de densidad (2, 3 y 4 individuos) con un sustrato de turba (peat moss) y arena (1:1) enriquecido con 1.5 g de Nitrato de Potasio ( $\text{KNO}_3$ ) y 0.32 g de Fosfato de Potasio ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ). Se realizaron mediciones de crecimiento (longitud máxima foliar, longitud máxima de tallo, número de hojas vivas y muertas, número y altura máxima de rebrotes) durante una temporada de crecimiento (Abril- Noviembre). Los resultados muestran que *T. domingensis* y *P. australis* a bajas densidades (2 y 3 individuos) presentaron valores superiores e intermedios en todas las variables (longitud foliar máxima ( $107 \text{ cm} \pm 2.33$ ;  $104 \text{ cm} \pm 1.89$ ), número de hojas verdes ( $5.9 \pm 0.25$ ;  $5.9 \pm 0.24$ ), longitud máxima ramificación ( $49.06 \text{ cm} \pm 8.86$ ;  $47.21 \text{ cm} \pm 7.37$ ), número de ramificaciones ( $3.06 \pm 0.66$ ;  $2.75 \pm 0.46$ ). En comparación, el tratamiento con mayor densidad (4 individuos) presentó valores inferiores en todas las variables referidas (longitud foliar máxima ( $89.3 \text{ cm} \pm 2.33$ ), número de hojas verdes ( $4.2 \pm 0.26$ ), longitud máxima ramificación ( $22.72 \text{ cm} \pm 4.90$ ), número de ramificaciones ( $1.21 \pm 0.27$ ). A mayor densidad (4 individuos) *Typha* y *Phragmites* presentaron menor crecimiento de tallos y hojas, y se afecta la capacidad de propagación. Sin embargo en ambas especies se presentan atributos como senescencia (latencia) durante el invierno (*T. domingensis*), acumulación de carbohidratos en rizomas, reproducción vegetativa, crecimiento continuo durante la temporada invernal (*P. australis*), altas tasas de crecimiento, reproducción vegetativa, estructuras de bajo costo de construcción que en conjunto podrían formar parte de estrategias competitivas que en diferentes escenarios de disturbio podrían alterar las interacciones intra e interespecíficas.

Esta investigación permite evaluar la relación entre la respuesta a la interacción intraespecífica y características claves de especies dominantes del humedal.

**Palabras clave: Humedales, hidrófitas, interacción, regeneración, *Typha domingensis* Pers., *Phragmites australis* (Cav.) Trin.ex Steudel**

Abstract: Wetlands are rapidly degraded by a variety of disturbances (fire, pollution, changes in the hydrological regime, presence of invasive species). The disturbance can modify the nature of the interactions of the dominant plant species, and as a consequence alter the dynamics and composition of the communities. The present work analyzed the effect of the density of individuals in the intraspecific interaction between *Typha domingensis* and *Phragmites australis*, dominant species in a variety of wetlands of the Mexican Altiplano. The intraspecific competition experiment for *Typha domingensis* Pers was established from previously propagated seedlings and for rooted segments of stem were used for *Phragmites australis*. Which were installed in 30 containers (replicas) of 5 l (25 cm high x 16 cm in diameter), for each density treatment (2, 3 and 4 individuals) with a substrate of peat (peat moss) and sand (1:1) enriched with 1.5 g of Potassium Nitrate (KNO<sub>3</sub>) and 0.32 g of Potassium Phosphate (KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>). Growth measurements were made (maximum leaf length, maximum length of stem, number of live and dead leaves, number and maximum height of sprouts) during a growing season (April-November). The results show that *T. domingensis* and *P. australis* at low densities (2 and 3 individuals) presented higher and intermediate values in all variables (maximum leaf length (107 cm ± 2.33, 104 cm ± 1.89), number of green leaves (5.9 ± 0.25, 5.9 ± 0.24), maximum branch length (49.06 cm ± 8.86, 47.21 cm ± 7.37), number of ramifications (3.06 ± 0.66, 2.75 ± 0.46) In comparison, the treatment with the highest density (4 individuals) presented lower values in all the referred variables (maximum leaf length (89.3 cm ± 2.33), number of green leaves (4.2 ± 0.26), maximum branch length (22.72 cm ± 4.90), number of branches (1.21 ± 0.27). (4 individuals) *Typha* and *Phragmites* presented lower growth of stems and leaves, and the capacity of propagation is affected, but in both species there are attributes such as senescence (dormancy) during the winter (*T. domingensis*), accumulation of carbohydrates in rhizomes, vegetative reproduction, continuous growth during the winter season (*P. australis*), high growth rates, vegetative reproduction, low cost construction structures that together could be part of competitive strategies that in different disturbance scenarios could alter intra- and interspecific interactions.

This investigation allows to evaluate the relationship between the response to intraspecific interaction and key characteristics of dominant species of the wetland.



**Key words:** Humedales, hidrófitas, interacción, regeneración, *Typha domingensis* Pers., *Phragmites australis* (Cav.) Trin.ex Steudel

Los humedales son ecosistemas muy variables que albergan una gran biodiversidad y proporcionan importantes servicios ambientales (Boar, 1996; Constanza *et al.*, 1998; Moreno- Casasola y Warner 2009; Keddy 2010; Landgrave y Moreno-Casasola 2012). Dado que la pérdida de la cubierta vegetal es el inicio de la modificación en ocasiones irreversible de las funciones de los humedales, es imprescindible para su manejo y conservación, conocer sus características, requerimientos, y respuestas al disturbio para poder mantener dichas funciones (Mitsch, 2000; Maltby, 2009). A pesar de su importancia ecológica y económica se degradan y pierden a un ritmo alarmante. Por lo anterior es de suma importancia el conocimiento del comportamiento de las especies dominantes con fines de manejo (Escutia *et al.*, 2009) y en particular sus interacciones, pues bajo ciertas condiciones pueden presentar un hábito malezoide, es decir, algunas especies pueden ser muy competitivas y dominar sobre las demás (Mitsch, 2000; Cronk y Fennessy, 2001; Bobbink, 2006; Hall *et al.*, 2008). Este hábito malezoide puede alterar la productividad y diversidad de los humedales. Buscando entender el resultado de las interacciones de las especies dominantes de la comunidad vegetal de los humedales, y el establecimiento de especies en condiciones de disturbio, se ha encontrado en estudios preliminares que las interacciones entre las especies dominantes *Typha domingensis*, *Schoenoplectus americanus* y *Phragmites australis* se modifican en presencia de disturbio como el fuego y la adición de nutrientes como el nitrógeno y fósforo (Escutia *et al.*, 2009a; Escutia *et al.*, 2009 b; Maltby y Barker 2009; López y Moreno- Casasola 2012; Montejo-Mayo *et al.*, 2015). Sin embargo, en esos estudios no se consideró el efecto de la densidad. Por lo anterior, el objetivo principal

de este estudio fue explorar las dinámicas de interacción entre dos especies dominantes del humedales de agua dulce del altiplano de México *Thypha domingensis* Pers y *Phragmites australis* (Cav.) Trin.ex Steudel, considerando la densidad de individuos. Este conocimiento permitirá contar con elementos para tomar mejores decisiones en la selección y rápida evaluación de las especies en los trabajos de restauración en una comunidad perturbada.

## MATERIALES Y METODOS

La fuente de los propágulos de *T. domingensis* y *P. australis* se encuentra en el sitio RAMSAR del Manantial de la Mintzita (101° 17'47", 19° 38'43" N) ubicado al sur de la ciudad de Morelia, Michoacán, México. Se trata de un sistema bien conservado, aunque en proceso de degradación (Rodríguez Arias *et al.*, 2018) dominado por *T. domingensis* y *S. americanus* donde se ha observado la presencia de *Carex comosa*. Las especies del género *Carex* son características de sitios bien conservados (Lot y Novelo, 2004; Montejo- Mayo *et al.*, 2005; Escutia *et al.*, 2009 a; Escutia *et al.*, b 2009; Escutia y Lindig, 2012). El manantial presenta fuertes presiones por actividades humanas, surte alrededor del 35% de la totalidad de agua de la ciudad, presenta procesos de eutroficación, ramoneo de la vegetación por ganado y disturbio por fuegos que escapan de campos de cultivo aledaños (Montejo- Mayo *et al.*, 2005; Escutia *et al.*, 2009 a; Escutia *et al.*, 2009 b; Escutia y Lindig, 2012). A lo anterior hay que sumar la presencia de manchones de *P. australis* que comienzan a dominar algunas partes del humedal.

## Diseño experimental

Para determinar el efecto de las interacciones intraespecíficas en el número de hojas, altura total y número de rebrotes de dos especies dominantes del humedal *T. domingensis* y *P. australis*, se estableció el experimento de interacción intraespecífica para *T. domingensis*, con tres densidades (dos individuos por contenedor, tres individuos y cuatro individuos por contenedor) a partir de plántulas propagadas previamente de tamaño similar (de entre 10 y 20 cm de longitud, con hojas completamente sumergidas (debido a que las hojas emergidas tienen una ruta metabólica diferente). Se instalaron en 30 contenedores (réplicas) de cinco litros (25 cm de alto x 16 cm de diámetro en una mezcla de turba (*peat moss*) y arena (1:1) enriquecida con 20 g por unidad experimental de fertilizante universal 17- 17- 17(N, P, K) marca EXCELSO. Al realizarse el trasplante se registraron las variables de longitud de la hoja de mayor tamaño, y el número de hojas para cada individuo por tratamiento, y se continuo con el registro cada cuatro semanas aproximadamente, durante dos temporadas de crecimiento consecutivas (Abril- Octubre).

Para la especie de *P. australis* se estableció el experimento de interacción intraespecífica a partir de secciones de tallo obtenidas del manantial de la Minzita que incluyeran al menos dos segmentos (nudos), mismos que se sumergieron en agua hasta que enraizaron (aproximadamente una semana después). Se trasplantaron a contenedores con capacidad de cinco litros por cada tratamiento de densidad (dos individuos, tres individuos y cuatro individuos por contenedor) en un total de 30 individuos por tratamiento. El sustrato utilizado consistió en una mezcla de turba (*peat moss*) y arena (1:1) enriquecida con 20 g por unidad experimental de fertilizante universal 17- 17- 17(N, P, K) marca EXCELSO. Establecidos los individuos, se monitorearon las variables de longitud de tallo y el número de

ramificaciones por individuo cada tres semanas por una estación de crecimiento (Abril-  
Noviembre). La diferencia en los periodos de monitoreo se debio a que *P. australis* no pierde  
su biomasa aérea durante el invierno, a diferencia de *T. domingensis* cuya biomasa aérea se  
torna senescente y muere en pie durante el invierno.

### **Análisis estadísticos**

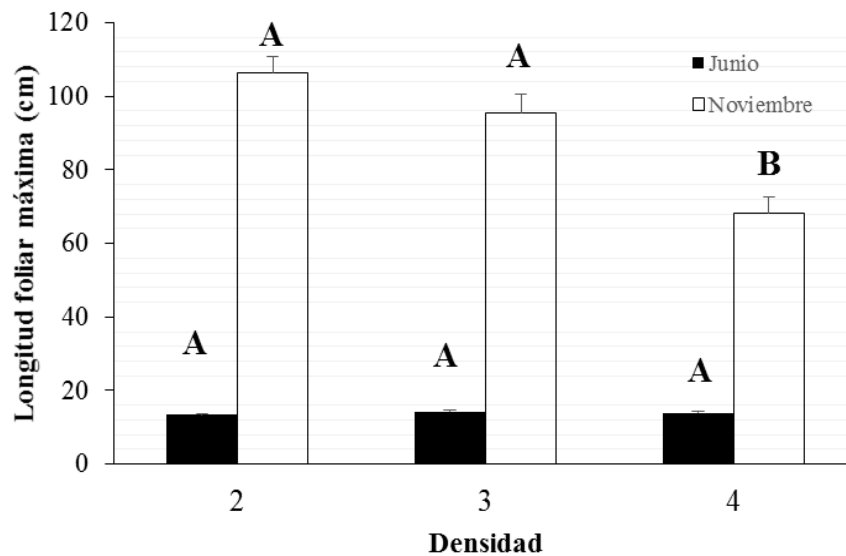
Para cada tratamiento (dos, tres y cuatro individuos) se obtuvo el valor de la media para cada  
una de las variables analizadas (longitud foliar máxima, número de hojas verdes, número de  
rebotes, número de hojas verdes de rebotes, número de hojas marchitas y longitud foliar de  
rebotes para *T. domingensis*. Para la especie *P. australis* el valor de la media se obtuvo para  
las variables de longitud máxima ramificación y número de ramificaciones. Finalmente se  
realizó la prueba de Tukey para diferenciar entre medias de tratamientos. Todos los análisis  
estadísticos se realizaron con el programa Microsoft Excel (2013).

### **RESULTADOS**

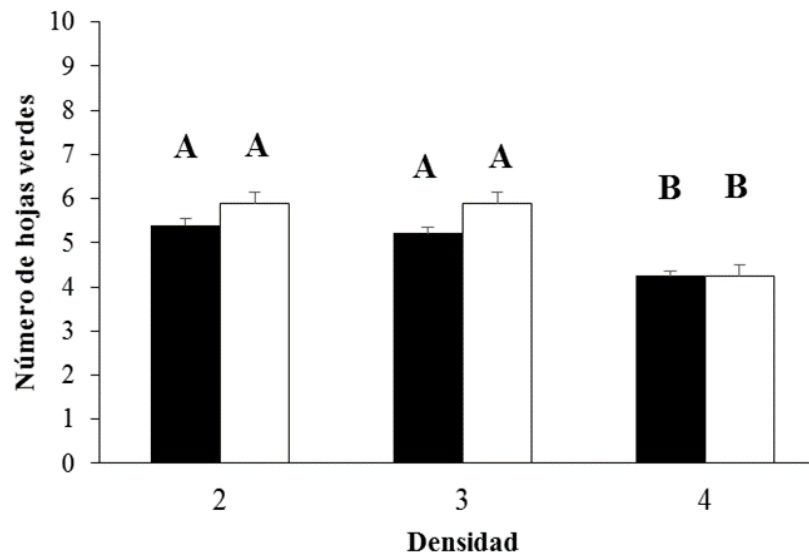
Para los individuos de *T. domingensis*, al inicio de la estación de crecimiento se registraron  
parámetros similares entre los tratamientos de dos, tres y cuatro individuos para la longitud  
foliar (Figura 3.1); para el número de hojas verdes los tratamientos de dos y tres individuos  
presentaron mayor cantidad de hojas verdes ( $5.4 \pm 0.16$  y  $5.22 \pm 0.13$  hojas respectivamente),  
y por último el tratamiento de cuatro individuos presentó la menor cantidad de hojas verdes  
( $4.25 \pm 0.12$ ). Los datos corresponden a la media y al error estándar. (Figura 3.2).

Al avanzar la estación de crecimiento el patrón se mantiene y se encontró mayor longitud  
foliar y mayor número de hojas verdes (fotosintéticamente activas) en el tratamiento de dos  
individuos ( $107\text{cm} \pm 2.33$ ) ( $5.9 \pm 0.25$  hojas), seguido por el tratamiento con tres individuos

(104 cm  $\pm$  1.89) (5.9  $\pm$  0.24 hojas) y finalmente con los menores valores el tratamiento con cuatro individuos (89.3cm  $\pm$  2.95) (4. 2 $\pm$  0.26 hojas) (Figura 3.1 y 3.2). Los datos corresponden a la media y al error estándar.

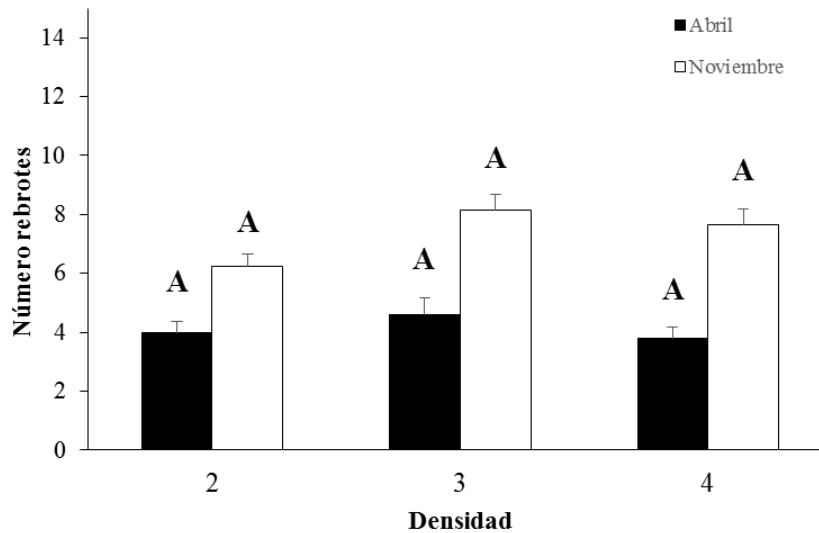


**Figura 3.1 Longitud foliar máxima (cm) de *T. domingensis*.** Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).

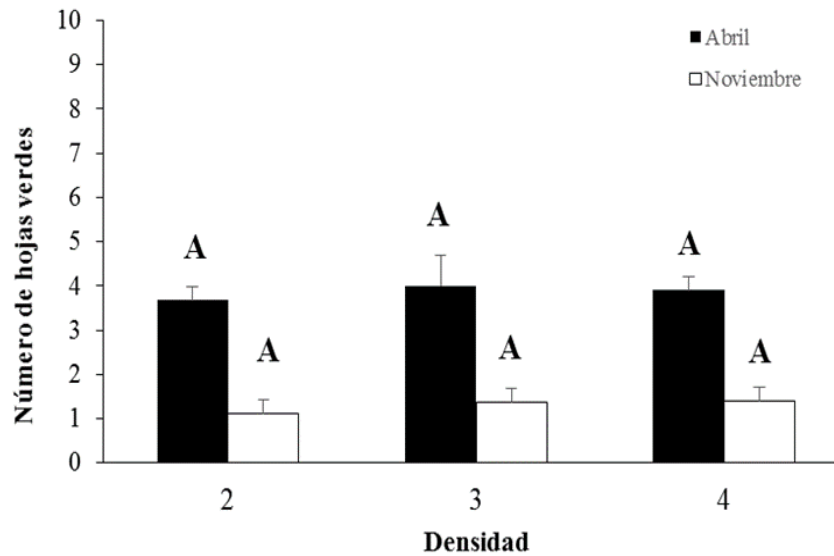


**Figura 3.2** Número de hojas verdes de *T. domingensis*. Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).

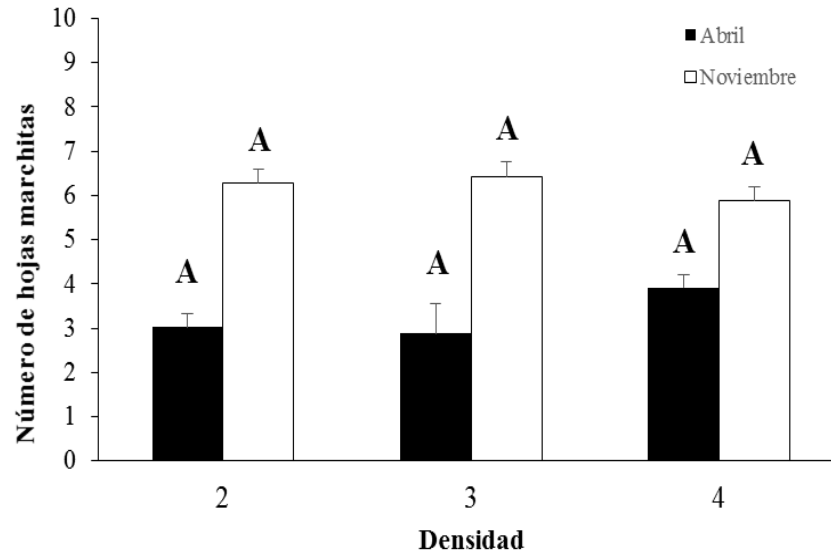
Al inicio de la segunda temporada de crecimiento se monitorearon los rebrotes de las plántulas propagadas de *T. domingensis*, debido a que las plantas se secan en pie al finalizar la temporada de crecimiento durante la temporada invernal. Los datos corresponden a la media y al error estándar. No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos para el número de rebrotes ( $4 \pm 0.382$ ,  $4.61 \pm 0.55$ ,  $3.8 \pm 0.38$ ) (Figura 3.3), número de hojas verdes ( $3.68 \pm 0.302$ ,  $4.00 \pm 0.687$ ,  $3.91 \pm 0.294$ ) (Figura 3.4), y número de hojas marchitas ( $3.03 \pm 0.40$ ,  $2.88 \pm 0.279$ ,  $3.92 \pm 0.44$ ) (Figura 3.5).



**Figura 3.3 Número de rebrotes de *T. domingensis*.** Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).



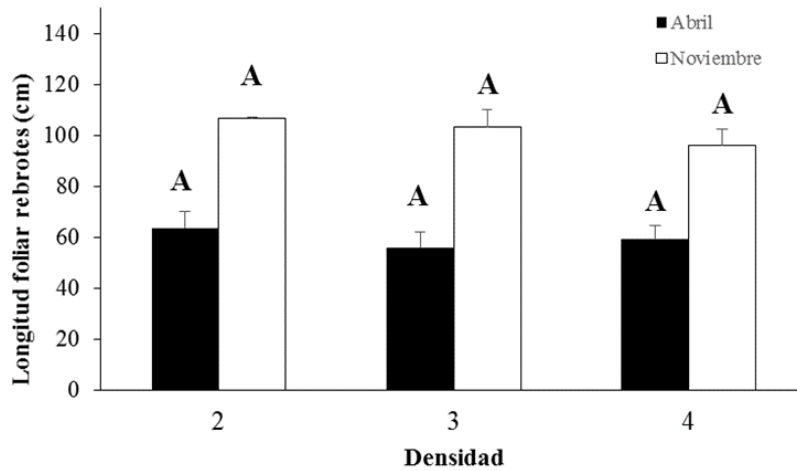
**Figura 3.4 Número de hojas verdes de los rebrotes de *T. domingensis*.** Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).



**Figura 3.5 Número de hojas marchitas de los rebrotes de *T. domingensis*.** Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).

Para la variable de longitud foliar máxima de los rebrotes, se presentaron los mayores valores en el tratamiento con dos individuos ( $63.6 \pm 6.66$ ), seguido por los tratamientos tres y cuatro ( $56 \pm 6.19$ ,  $59.17 \pm 5.29$ ) (Figura 3.6). Al avanzar la segunda temporada de crecimiento se mantuvo el mismo patrón. El tratamiento con dos individuos presentó mayor longitud foliar ( $106.72 \text{ cms} \pm 2.64$ ), seguido por los tratamiento con tres individuos ( $103.46 \pm 6.85$ ) y por último el tratamiento con cuatro individuos ( $96.0 \pm 6.50$ ). Los datos corresponden a la media y al error estándar. Para el resto de las variables no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos, número de rebrotes ( $6.23 \pm 0.42$ ,  $8.14 \pm 0.55$ ,  $7.65 \pm 0.54$ ) (Figura 3.3), número de hojas verdes ( $1.12 \pm 0.30$ ,  $1.36 \pm 0.33$ ,  $1.41 \pm 0.31$ ) (Figura 3.4), número de hojas marchitas ( $6.28 \pm 0.46$ ,  $6.43 \pm 0.56$ ,  $5.87 \pm 0.59$ ) (Figura 3.5).

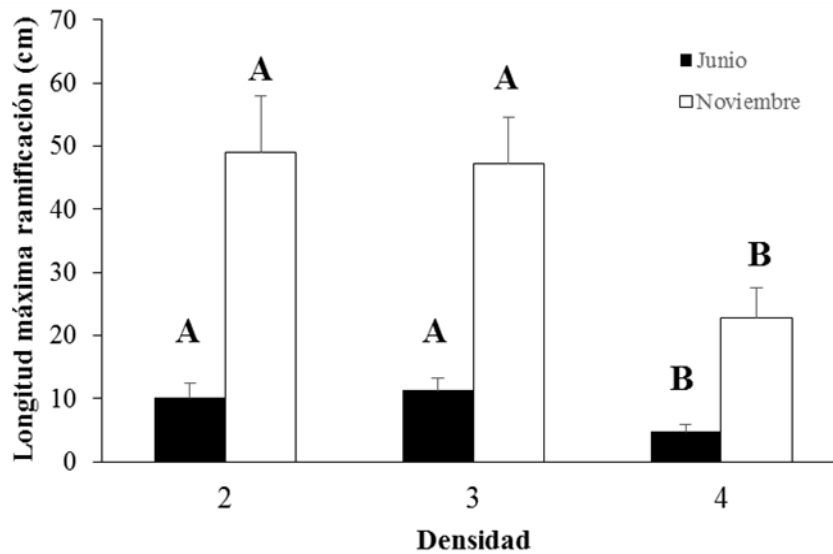




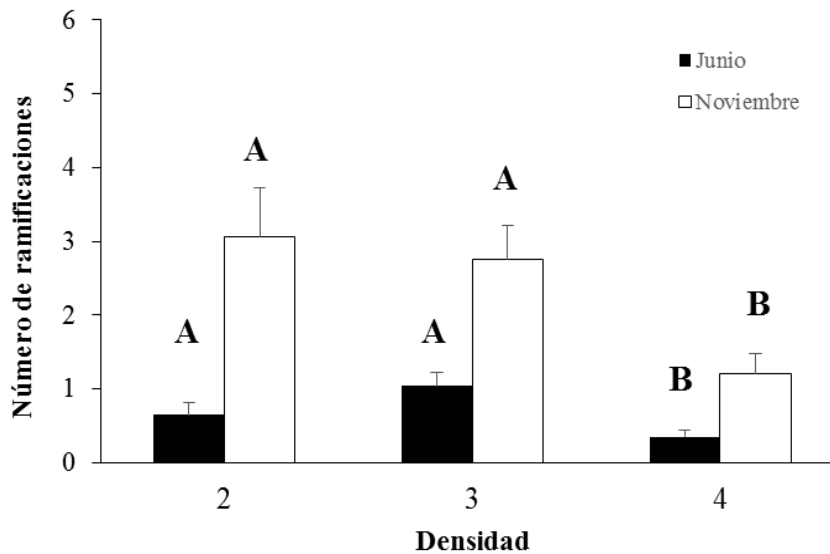
**Figura 3.6 Longitud foliar de rebrotes (cm) de *T. domingensis*.**

Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).

En el experimento con *P. australis* los valores muestran que el tratamiento con dos individuos presenta mayor longitud máxima de ramificación ( $49.06 \text{ cms} \pm 8.86$ ), así como un mayor número de ramificaciones ( $3.06 \pm 0.66$ ), seguido por el tratamiento con tres individuos que presentó valores intermedios para ambas variables ( $47.21 \text{ cm} \pm 7.37$ ) y ( $2.75 \pm 0.46$ ) (Figura 3.6) (Figura 3.7). Finalmente el tratamiento con mayor densidad (cuatro individuos) presentó menor longitud máxima de ramificación ( $22.72 \text{ cm} \pm 4.90$ ) y menor número de ramificaciones ( $1.21 \pm 0.27$ ) (Figura 3.7 y 3.8). Se observó que los rebrotes ya registrados continúan su crecimiento, producción de hojas y rebrotes nuevos durante la temporada invernal, a diferencia de *T. domingensis* que entró en latencia.



**Figura 3.7 Longitud máxima ramificación de *P. australis*.** Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y



**Figura 3.8 Número de ramificaciones de *P. australis*.** Los datos corresponden a la media y al error estándar. Las letras corresponden a grupo de acuerdo a la prueba de Tukey. Al inicio y final de la época de crecimiento (Junio y Noviembre).

## DISCUSIÓN

Para *Typha domingensis*, se encontró que la interacción intraespecífica determina atributos clave para el desempeño de los individuos, pues a medida que aumenta la densidad de individuos disminuye la altura máxima de las hojas, el número de rebrotes, altura máxima de los rebrotes y número de hojas secas. En cambio el número de hojas verdes no difirió significativamente entre tratamientos en función de la densidad. En trabajos previos se han encontrado resultados similares donde *T. domingensis* en presencia de individuos de la misma especie, se afectó su biomasa aérea y de raíz (Montejo- Mayo *et al.*, 2015). En Los Everglades en Estados Unidos se encontró que *Typha domingensis* desplaza a *Cladium jamaicense*, otra especie con la misma forma de vida y que ocupan hábitats similares (Newman *et al.*, 1996), al ajustar su asignación de biomasa aérea, aumentar el número y tamaño de los rizomas, mientras que *Cladium jamaicense* no realiza este ajuste (Newman *et al.*, 1996; Lorenzen *et al.*, 2000). Adicionalmente, se ha documentado que *T. domingensis* presenta entre otras características, una longevidad foliar corta que permite disminuir los costos energéticos de construcción, acelera la reabsorción de los nutrientes que contienen las hojas para su reasignación a otros tejidos vegetales (Maltby y Barker, 2009) y aumenta la eficiencia energética al disminuir el costo energético de mantener tejido foliar envejecido por largos periodos de tiempo (Bobbink *et al.*, 2006).

En el caso de *Phragmites australis*, a medida que aumenta el número de individuos de la misma especie disminuye el número y la altura máxima de las ramificaciones. Los individuos de esta especie continuaron su crecimiento durante la época invernal mientras especies como *T. domingensis* entran en una fase de latencia. Resultados similares con

*Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* (Montejo- Mayo *et al.*, 2015) muestra que en presencia de otros individuos de la misma especie *P. australis* disminuye su biomasa aérea. Esta disminución de la cantidad y longitud de las hojas en el caso de *T. domingensis*, y la altura máxima y número de ramificaciones para *P. australis* tiene un alto impacto teniendo en consideración trabajos previos que documentan las ventajas competitivas de aquellas especies que alcanzan mayor biomasa y talla (Urban *et al.* 1993, Woo & Zedler 2002) en la capacidad de apropiarse de recursos necesarios como espacio y luz (Bakker Wilson, Rejmánek 1996).

Estos cambios en las respuestas de las especies permiten proponer un modelo conceptual de las interacciones entre las especies dominantes en humedales del occidente de México (Figura 9), donde *P. australis* alcanza mayor biomasa y talla lo cual le confiere ventajas competitivas al monopolizar recursos como luz, espacio, nutrientes, entre otros (Rejmánek 1996; Urban *et al.* 1993, Woo & Zedler 2002; del Val *et al.*, 2012).

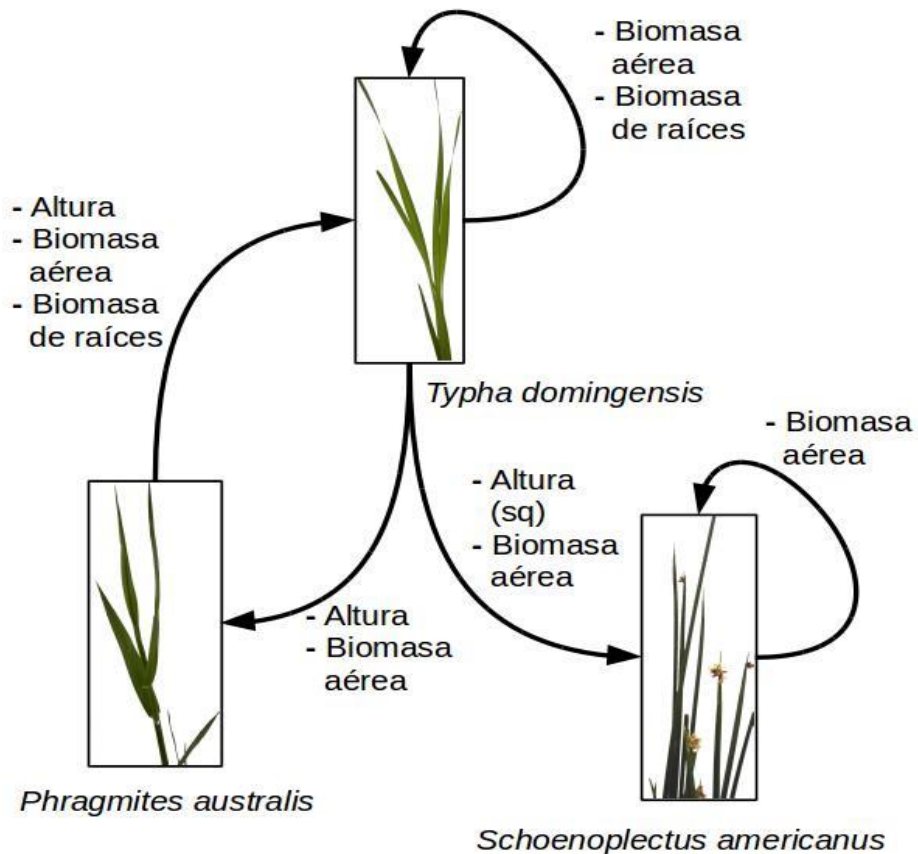
Los resultados encontrados ayudan a establecer con mayor precisión las estrategias de especies claves frente al disturbio, que pueden alterar la naturaleza de las interacciones, con la consecuencia de alterar la dinámica y composición de las comunidades de plantas. Esto se ha detectado en humedales al modificar la dinámica de los nutrientes (Laubhan, 1995., Escutia *et al.*, 2009b; Escutia y Lindig, 2012b, López *et al.*, 2012, Montejo- Mayo *et al.*, 2015), alterar el dosel vegetal (Gabrey *et al.*, 1999; Gabrey y Afton, 2001), la productividad primaria, y en disturbios severos por fuego cambios en el régimen hidrológico y dinámicas del suelo (Pettit y Naiman 2007; Gu *et al.*, 2008, Wu *et al.*, 2012)(Figura 3.9).

La respuesta de la comunidad vegetal dependerá de la magnitud y periodicidad del disturbio, la composición florística original y su interacción con factores abióticos, entre otros (Pettit y Naiman, 2007; Escutia y Lindig, 2009 b; Cronk & Fennessy, 2012; López-Arcos *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2012).

Las interacciones entre las especies se modifican, en experimentos en parcelas con adición de nutrientes y régimen de fuego con *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* (Montejo Mayo *et al.*, 2015.) se encontró que en ausencia de disturbio la interacción intraespecífica tiene mayor impacto que la interacción interespecífica (Figura 3.9). Mientras en presencia de fuego para las plantas quemadas de *P. australis*, la interacción intraespecífica disminuye el tamaño de los individuos, mientras que individuos más altos y robustos se encuentran en interacción con individuos de *Typha* y *Schoenoplectus* (Figura 3.9). Por el contrario la presencia de *Schoenoplectus* beneficia el desempeño de *Typha* y viceversa después de un incendio debido al alto contenido de fosfatos de sus cenizas (Montejo Mayo *et al.*, 2015).

Es imprescindible para su manejo, conservación y recuperación de su biodiversidad, servicios y bienes ambientales el conocer sus características, requerimientos, y su respuesta al disturbio como el fuego y condiciones como la historia de disturbio (tipo y extensión), las especies dominantes vegetales presentes, grado de conservación del sitio entre otras. Ello permitirá mantenerlas y con ellas los demás componentes bióticos y abióticos que integran los humedales. Para los individuos de las especies estudiadas *T. domingensis* y *P. australis* a medida que aumenta la densidad de individuos de la misma especie y aumenta la interacción intraespecífica se registran diferencias negativas en la altura máxima, número de ramificaciones, número de tallos, longitud foliar que representan cambios en la capacidad

de apropiación de recursos por parte de los individuos (nutrientes, luz, espacio), propagación y finalmente de respuesta a otras especies y cambios ambientales como los disturbios.



**Figura 3.9** Efectos negativos inter e intraespecificos entre *Pragmites australis*, *Schoenoplectus americanus* y *Typha domingensis*. La dirección de las flechas indica la especie que experimenta el efecto negativo. El efecto negativo de la presencia de *T. domingensis* en la altura de *S. americanus* sólo ocurre en plantas no quemadas.

## LITERATURA CITADA

Bobbink, R., Beltman, B., Verhoeven, J.T.A, y Whigman, D.F. eds. 2006. *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration*, Springer

Cronk, J.A. y Siobhan Fennessy, M. 2001. *Wetland Plants: Biology and Ecology*, pp. 20-79.

Del Val, E., Pacheco, A.L. y Lindig, R. 2012. Mecanismos de persistencia de *Phragmites australis* en el manantial de La Minzita. *Biológicas*.14:18-22.

Engelhardt, K.A.M. y Ritchie, M.E. 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature*.411, 687-689.

Escutia, L. Y., Gómez – Romero, M, y R.C., Lindig. 2009a. Nitrogen and phosphorus effect on *Thypha domingensis* Presl. Rhizome growth in a matrix of *Schoenoplectus americanus* (Pers.)Volkart ex Schinz and Keller. *Aquatic Botany* 90:74-77.

Escutia, L. Y. Lara, C.S, y R.C., Lindig 2009b. Efecto del fuego y dinámica de las hidrofítas emergentes en el humedal de la Mintzita, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:771-778.

Escutia, L. y., Lindig, C.R. 2012a. Dinámica de *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* en respuesta a la adición de fosforo y nitrógeno en humedales experimentales. *Botanical Sciences* 90(4):459-467.

Escutia, L. Y., Lindig, C.R. 2012 b. Cosecha de carrizo (*Phragmites australis*) como método de control en un humedal del occidente de México. *Hidrobiológica* 22(2):125-131.

Gabrey, S.W. y A.D. Afton. 2001. Plant community composition and biomass in Gulf Coast Chenier Palin marshes: Responses to winter burning and structural marsh management. *Environmental Management* 27:281-293.

Gaudet, L.C. y Keddy, P.A. 1995. Competitive performance and species distribution in shoreline plant communities a comparative approach. *Ecological Society of America*. 76,280-291.

Grace, J y Wetzel, R.G. 1998. Long term dynamics of *Typha* populations. *Aquatic Botany*.61, 137-146.

Hall, J. S., Lindig, C.R. y J.B. Zedler .2008. Does harvesting sustain plant diversity in central mexican wetland?. *Wetlands* 28:776-792.

Keddy, P.A. 2010. *Wetland Ecology. Principles and conservation*, pp.301-328.

Landgrave, R y Moreno- Casasola, P. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación ambiental*. 4(1), 19-35.

López Rosas, H. y Moreno- Casasola, P. 2012.) Invader versus natives: Effects of hydroperiod on competition between hydrophytes in a tropical freshwater marsh. *Basic and Applied Ecology*. 13, 40-49.



Lot, A y Novelo, A. 2004. Iconografía y estudio de plantas acuáticas de la ciudad de México y sus alrededores, pp.16-73, Instituto de Biología, UNAM.

Maltby, E. y Barker, T., eds.2009. *The wetlands handbook*, Wiley- Blackwell.

MEA. 2005. Millenium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being. Synthesis. Island Press, pp. 1- 36.

Mitsch, W.J. y Gosselink, J.G. 2000. *Wetlands*, pp.2- 235, John Wiley and Sons Inc.

Montejo-Mayo, W, *et al.* 2015. Interactions between dominant hydrophytic species of the wetlands of western Mexico mediated by fire and nitrate concentration. *Polibotánica*.40. pp.153-161.

Moreno- Casasola, P y Warner, B. 2009. *Breviario para describir observar y manejar humedales*, pp. 5-19.

Olson, A. *et al.*2009. Habitat preferences of cattail species and hybrids (*Typha* spp.) in Eastern Canada. *Aquatic Botany*. 91, 67-70.

Rice, D. *et al.* 2000. Colonization and invasión of *Phragmites australis* in upper Cheasepeake bay tidal marshes. *Wetlands*.2, 280-299.

Salvia, M. *et al.* 2012. Post-fire effects in wetland enviroments: landscape assesment of plant coverage and soil recovery in the Parána river.45, 56-76

Urban, N.H. *et al.* 1993. Fluctuations in sawgrass and cattail densities in Everglades water conservation area 2A under varying nutrient, hydrologic and fire regimes. *Aquatic Botany*. 46,203-223.

Vázquez, Y.C., Batis, A.I. 1996. La restauración de la vegetación, árboles exóticos vs. árboles nativos”, *Ciencias* No.43 Julio- Septiembre 16-23.

Zedler, J.B. y Kercher, S. 2005. Wetland resources: Status, Trends, Ecosystem Services, and Restorability. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 30, 39-74.

## CAPITULO IV

Distancia genética entre individuos y acumulación de almidones en respuesta a la adición de nitrógeno en *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller.

## **Distancia genética entre individuos y acumulación de carbohidratos en respuesta a la adición de nitrógeno en *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller.**

**Resumen:** Para la restauración ecológica y otras prácticas de manejo, es necesario comprender la relación entre la diversidad genética y rasgos importantes como la asignación de recursos. Estudiamos la relación entre la acumulación de almidón en los rizomas y la estructura genética de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz y Keller, una especie de humedal extendida en las Américas, predominante en los humedales de manantial y ribereño en el oeste de México. Se usaron microsatélites para evaluar la estructura genética de una población de *Schoenoplectus americanus* del complejo del humedal, La Mintzita en Morelia, Michoacán, México. Veintidós individuos de cinco transectos colocados en La Minzita fueron examinados con seis marcadores de microsatélite. Se estableció un experimento de adición de nitrógeno; fertilización durante seis meses (de mayo a octubre) con KNO<sub>3</sub>, cada dos semanas a 0, 5, 10, 15, 20 y 25 g por contenedor. Cada uno de los 22 genotipos se clonó, por lo que todos los genotipos se sometieron a todos los tratamientos de fertilización. Los resultados indican que la acumulación de almidón y la biomasa aérea se correlacionaron ( $P = 0,005$ ), las diferencias en la acumulación de almidón entre los genotipos fueron significativas ( $P = 0,005$ ), y solo las diferencias marginalmente significativas ( $P = 0,056$ ) se pueden atribuir a las diferencias en la adición de nitrógeno. Al considerar la distancia genética entre las plantas individuales, la relación con la acumulación de almidón se vuelve significativa para las bajas concentraciones de nitrógeno, lo que indica que ciertos genotipos asignan más reservas que otros, en condiciones de estrés, pero cuando los recursos son suficientes, esta capacidad ya no es relevante. Desde una perspectiva de manejo y conservación, esto es importante al permitir la selección de genotipos más adecuados para tolerar diferentes condiciones ambientales y regímenes de perturbación.

**Palabras clave:** compromisos funcionales, diversidad genética, genotipo-asociación ambiental, población, restauración

**Abstract:** For ecological restoration and other management practices, understanding the relationship between genetic diversity and important traits such as resource allocation is necessary. We studied the relationship between starch accumulation in rhizomes and genetic structure of *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller, a widespread wetland species in the Americas, predominant in springfed and riparian wetlands in Western Mexico. Microsatellites were used to

assess the genetic structure of a population of *Schoenoplectus americanus* from the Mintzita wetland complex in Morelia, Michoacán, México. Twenty two individuals from five transects placed in Minzita were screened with six microsatellite markers. A nitrogen addition experiment was established; fertilizing during six months (May to October) with  $\text{KNO}_3$ , every two weeks at 0, 5, 10, 15, 20 and 25g per container. Each one of the 22 genotypes was cloned so all genotypes were subjected to all fertilization treatments. Results indicate that starch accumulation and aerial biomass were correlated ( $P = 0.005$ ), differences in starch accumulation among the genotypes were significant ( $P = 0.005$ ), and only marginally significant differences ( $P = 0.056$ ) can be attributed to differences in nitrogen addition. When considering the genetic distance among the individual plants the relationship with starch accumulation becomes significant for low nitrogen concentrations indicating that certain genotypes allocate more to reserves than others, under stressful conditions, but when resources are plenty, this capacity is no longer relevant. From a management and conservation perspective, this is important by enabling selection of genotypes better suited for tolerating different environmental conditions and disturbance regimes.

**Keywords: functional traits, genetic diversity, genotype-environment association, population, restoration, wetland**

## INTRODUCCIÓN

La estructura de la vegetación de los humedales, ya sea de agua dulce o salobre, a menudo está dominada por gramínoideas y juncias, que son inherentemente clonales en sus hábitos de crecimiento (Travis *et al.*, 2011). De hecho, las plantas de los humedales se propagan en gran medida por medios vegetativos (Sculthorpe, 1967; Grace, 1993), caracterizadas por una extensa extensión lateral y una baja persistencia de las conexiones entre los ramets (Van Groenendael *et al.*, 1996; Klimešová *et al.*, 2010; Sosnová *et al.*, 2010). Además, las plantas de los humedales están sometidas a perturbaciones naturales e inducidas por el hombre. En particular, los factores abióticos pueden alterar significativamente la composición florística de los humedales (Zedler y Kercher, 2004; Cronk y Fennessy, 2001). Se ha sugerido que cuando los humedales están sujetos a cambios en la composición química de su suministro

de agua, particularmente en forma de incremento de la concentración de nitrógeno, pueden ocurrir cambios en la riqueza y / o composición de las especies que pueden facilitar la dominación del sistema por especies invasoras (Cronk, 1995).

Las respuestas de las plantas a los regímenes de perturbaciones dependen de la disponibilidad de recursos y los mecanismos que permiten una rápida recuperación de los tejidos fotosintéticos (Yoh y Takuya 1997; Bellingham y Sparrow 2000). Uno de estos mecanismos es la acumulación de almidón en los rizomas, que permite una rápida recuperación después de una perturbación o hibernación (Cronk y Fennessy, 2001; Timmins 1992). La acumulación de almidón en las plantas de humedales depende de la disponibilidad de recursos, en particular de la disponibilidad de nutrientes (Granéli *et al* 1992). Las diferencias genéticas entre plantas también pueden determinar su capacidad para asignar de manera diferente los recursos fotosintéticos a diferentes funciones (Bazzas *et al.* 1987). Además, estudios recientes sugieren que la estructura genética puede tener consecuencias sobre las interacciones entre las poblaciones de plantas y que la estructura genética en sí misma puede ser el resultado de interacciones planta-planta (Adams *et al.*, 2011; Matesanz *et al.*, 2011).

Por lo tanto, para comprender la dinámica y manejo de las poblaciones de plantas de humedales, es necesario determinar las relaciones entre características importantes, como la acumulación de almidón en los rizomas con la diversidad genética de la población. En términos de manejo, la estructura genética también es particularmente importante cuando se necesita la reintroducción del material vegetal. Por ejemplo, se ha propuesto que la estructura genética y la diversidad deben considerarse al planear la recolección de semillas (Hufford y Mazer, 2003; Galloway y Fenster, 2000) para evitar el bajo o exceso de rendimiento de los

nuevos fenotipos en las poblaciones recién establecidas ( Gustafson *et al.*, 2005).

Estudiamos la relación entre la acumulación de almidón en los rizomas y la estructura genética de *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz y Keller, una especie de humedal extendida en las Américas, predominante en los humedales de primavera y ribereños en el oeste de México. Nuestra hipótesis es que existe una relación entre la acumulación de almidón y la estructura genética de *S. americanus*, en particular, quisimos abordar la siguiente pregunta: ¿Los genotipos estrechamente relacionados de *S. americanus* tienen patrones similares de acumulación de almidón?

## MATERIALES Y METODOS

Se tomaron muestras de los rizomas de *Schoenoplectus americanus* del complejo de humedales de Mintzita (101 ° 17'47 "W, 19 ° 38'43" N), que se encuentra al sur de la ciudad de Morelia, la capital del estado de Michoacán, México a partir de una serie de parcelas permanentes (Rodríguez Arias *et al.* En prensa). Se retiraron un total de 22 rizomas de las parcelas en 5 transectos muestreados en el campo, cuatro transectos se espaciaron 30 m entre sí, y un quinto transecto estaba a 50 m del transecto anterior.

Los rizomas se sembraron en tinas de 200 l llenas de turba comercial en 2011, se dejaron crecer durante 4 temporadas. Las muestras de hojas se recolectaron para análisis de ADN durante la primera temporada de crecimiento. En 2015, antes del comienzo de la temporada de crecimiento, los fragmentos de rizomas de cada una de las 22 plantas se trasplantaron a macetas de cinco litros (25 cm de alto x 16 cm de ancho) con turba (*peat moss*), manteniendo seis clones por planta.

Se estableció un experimento de adición de nitrógeno; fertilización durante seis meses (de mayo a octubre) con KNO<sub>3</sub>, cada dos semanas a 0, 5, 10, 15, 20 y 25 g por contenedor, de modo que cada genotipo se sometió a todos los tratamientos de fertilización. La biomasa aérea y los rizomas se recolectaron cuando las partes aéreas iniciaron la senescencia, al final de la temporada de crecimiento. El análisis del almidón se realizó con el método colorimétrico de antrona (Hassid y Neufeld, 1964).

#### Extracción de ADN y amplificación microsatélite.

La extracción de ADN se llevó a cabo siguiendo el protocolo MINI-PREP de Lefort y Douglas (1999). Se seleccionaron dieciséis pares de cebadores diseñados por Blum (2005), seis de los cuales (SCAM01, SCAM05, SCAM08, SCAM11, SCAM14, SCAM16) exhibieron un alto grado de polimorfismo y mostraron la mayor repetibilidad. La PCR se realizó en un volumen total de 20 µl que contenía MgCl<sub>2</sub> 50 mM, dNTP 10 mM, 10 mM de cada par de cebadores, 1 U de ADN polimerasa Taq recombinante (Invitrogen, San Diego, California, EE. UU.), 10 mg / ul de BSA, 10X Tampón de PCR (Tris HCl 200 mM, pH 8.4; KCl 500 mM) y 30-50 ng de ADN. El programa del termociclador se ejecutó en un termociclador PTC-100 MJ Research (Watertown, Massachusetts, EE. UU.). El programa consistió en 35 ciclos, cada uno a 94 ° C durante 45 s, 40-48.5 ° C (la temperatura de alineación varió según el cebador que se usó, con 40, 49, 52.5, 51.5, 41.5 y 48.5 ° C utilizados para SCAM01, SCAM05, SCAM08, SCAM11, SCAM14 y SCAM16, respectivamente) durante 30 s, 72 ° C durante 90 s. y una extensión final a 75 ° C durante cinco minutos. Los productos de amplificación se sometieron a electroforesis en geles de agarosa al 1,5% con TBE a 100 V durante 3,5 h y se tiñeron con bromuro de etidio. Los geles con fragmentos de



amplificación se visualizaron y fotografiaron bajo luz UV en un Transiluminador 400 (La Jolla, California, EE. UU.). Las masas moleculares de las bandas de microsátélites se estimaron en comparación con una escala de 123 pb (Invitrogen, San Diego, California, EE. UU.) Y se tradujeron manualmente en presente (1) o ausente (0). Para un análisis adicional, los SSR se trataron como marcadores dominantes, ya que no fue posible secuenciar o realizar electroforesis en geles de acrilamida los productos de la PCR, para evaluar los genotipos.

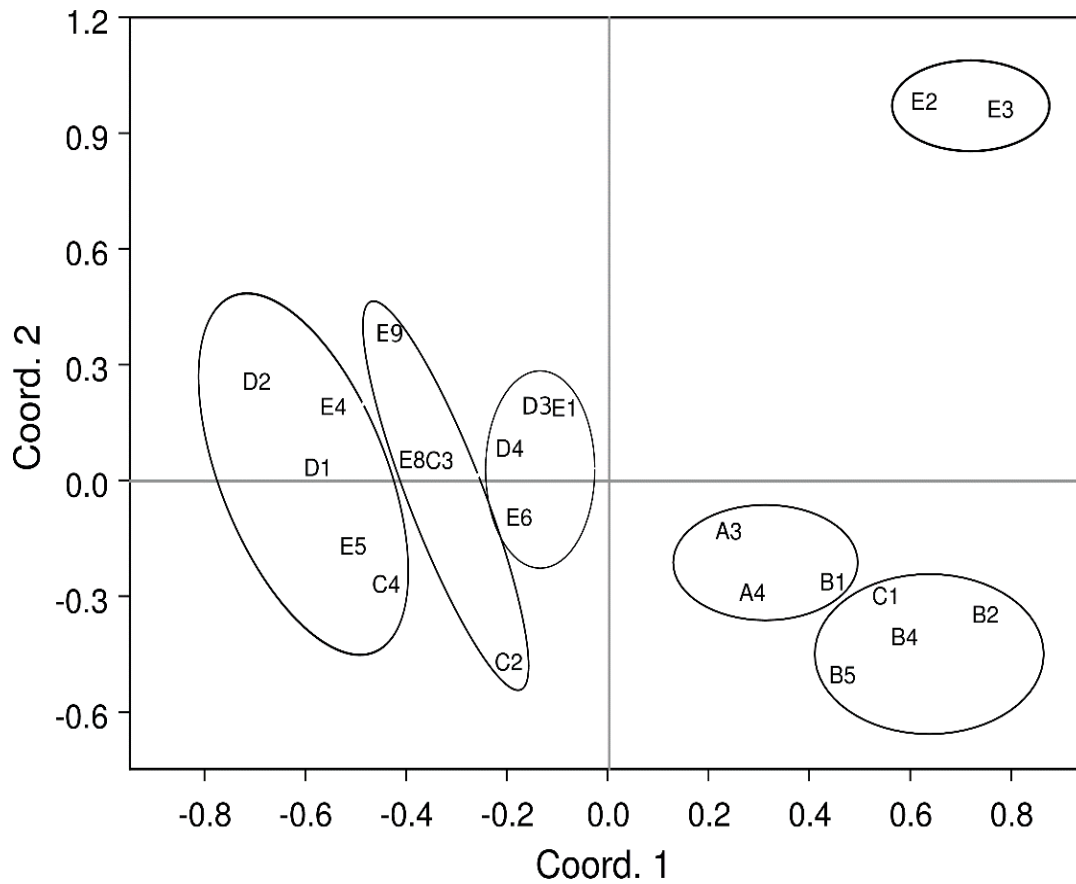
#### Análisis estadísticos

Las diferencias en el contenido de almidón en los rizomas se analizaron como valores porcentuales con modelos lineales generalizados seguidos de pruebas de hipótesis de tipo II con R (R Development Core Team 2017). Las variables explicativas fueron: biomasa aérea, adición de nitrógeno y genotipo (es el efecto de cada genotipo de planta individual que se representó en todos los tratamientos de adición de nitrógeno).

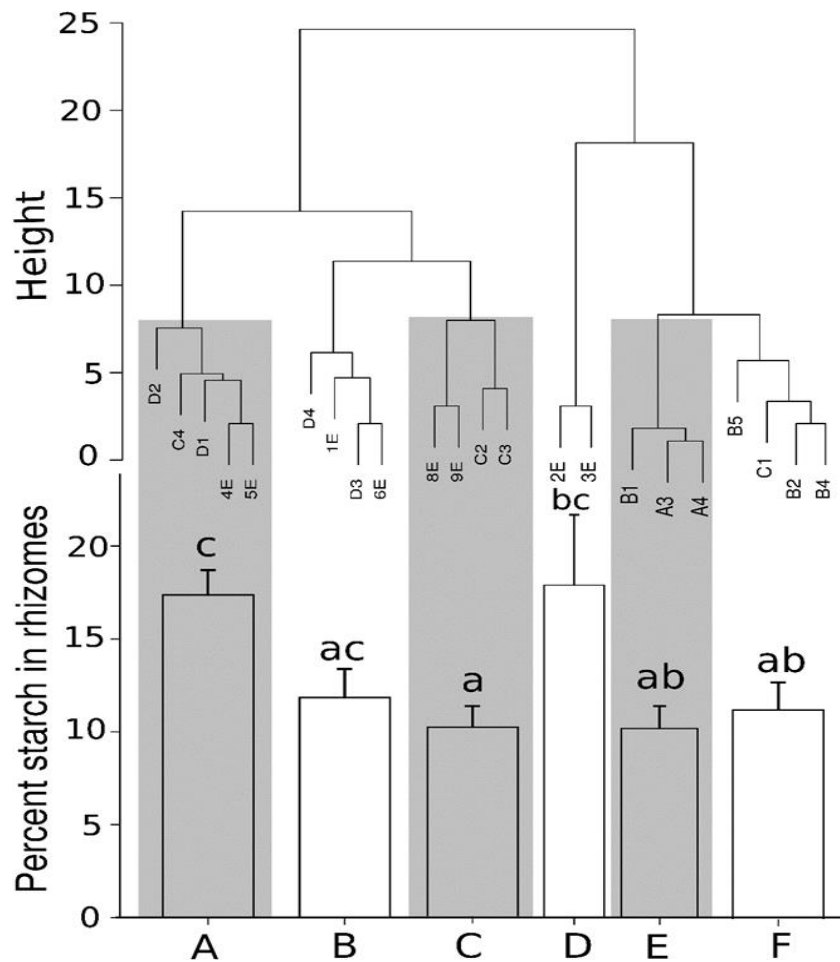
Las distancias genotípicas dominantes se calcularon a partir de la matriz de ausencia presencia con GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse 2012) entre todos los pares individuales, y esta matriz se sometió a Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) para visualizar las relaciones entre los individuos, y también se realizaron análisis de grupos jerárquicos. Además, los análisis de regresión múltiple en el contenido de almidón como la variable de respuesta y la distancia genética del genotipo menos productivo como la variable explicativa para cada tratamiento de adición de nitrógeno se realizaron con R.

## RESULTADOS

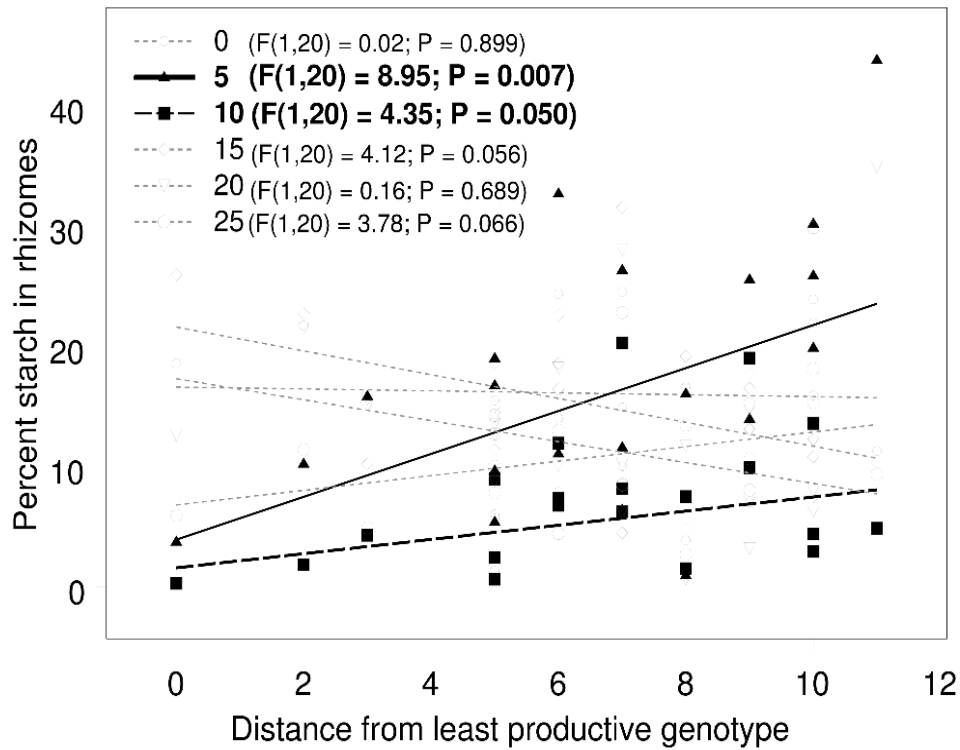
La acumulación de almidón y la biomasa aérea se correlacionaron ( $F(1,108) = 8.1$ ;  $P = 0,005$ ), las diferencias entre los genotipos fueron significativas ( $F(21,108) = 2.2$ ;  $P = 0,005$ ), solo diferencias significativas ( $F(1,108) = 3.7$ ;  $P = 0.056$ ) se encontraron entre los tratamientos de adición de nitrógeno. Independientemente de la adición de nitrógeno, el genotipo menos productivo (B4) tenía  $6.6 \pm 7.2\%$  de almidón en los rizomas y el genotipo más productivo (C4) tenía  $23.1 \pm 6.9\%$ , con una media general de  $13.0 \pm 8.0\%$ . El análisis de coordenadas principales sobre distancias genéticas (Figura 3.1) muestra que los individuos se segregan entre sí y que se pueden agrupar seis grupos, lo mismo que en el análisis de agrupamiento jerárquico (Figura 3.2). Las relaciones entre la acumulación de almidón y las distancias genéticas son claras, ya que dos grupos (etiquetados A y D en la figura 3.2) presentan los valores más altos,  $17.4 \pm 7.3\%$  y  $17.9 \pm 13.1\%$ , que difieren estadísticamente para el grupo más bajo  $10.2 \pm 5.6\%$ . Además, cuando se considera la producción de almidón de los diferentes genotipos, en relación con su distancia genética del genotipo menos productivo (B4), la relación es significativa ( $F(2,129) = 6.2$ ;  $P = 0.002$ ), pero cuando la cantidad de nitrógeno agregado se considera (Figura 3.3), sólo la relación para las dos dosis más bajas es significativa, con un aumento de la acumulación de almidón a medida que aumenta la distancia genética.



**Figura 3.1** Análisis de coordenadas principales para distancias genéticas, en donde se observa que se forman seis grupos que corresponden en términos generales con la ubicación en el espacio de las muestras colectadas, en particular las muestras de los transectos A y B se diferencian del resto.



**Figura 3.2.** Agrupamiento jerárquico basado en distancias genéticas de los 22 genotipos considerados para este estudio, debajo de la media (y error estándar) del porcentaje de almidón en los rizomas de los individuos que forman cada agrupación (diferentes letras representan diferencias significativas entre pares de medias después de la prueba HSD de Tukey).



**Figura 3.3.** Porcentaje de almidón en los rizomas en relación con la distancia genética del genotipo menos productivo (B4) y el nitrógeno agregado (gramos cada dos semanas), solo las dos dosis más bajas fueron significativas.

## DISCUSION

Estudios previos han demostrado que *Schoenoplectus americanus* almacena almidón en sus rizomas, pero no han podido detectar una respuesta a la adición de nutrientes (Escutia-Lara y Lindig-Cisneros, 2012; Escutia-Lara *et al.* 2010); esta relación entre las respuestas a la adición de nutrientes y el almacenamiento de almidón, aunque es marginalmente significativa, se demuestra aquí. Si se considera la distancia genética entre las plantas individuales, la relación se vuelve significativa para concentraciones bajas, lo que indica que ciertos genotipos asignan más reservas que otros, en condiciones estresantes, pero cuando los recursos son suficientes, esta capacidad ya no es relevante. A pesar de ser una planta clonal, las plantas de *Schoenoplectus americanus* en La Mintzita tienen una variación genética considerable. Estos almidones son recursos energéticos disponibles cuando las estructuras fotosintéticas están afectadas o han desaparecido completamente y que permiten el rebrote de los individuos lo que les brinda una ventaja competitiva. Por ejemplo se han registrados altos porcentajes de sobrevivencia y rápida recuperación de la biomasa aérea para *Schoenoplectus americanus* y *Schoenoplectus maritimus* en humedales de norte y Sudamérica después de eventos de fuego (Salvia *et al.*, 2012; Sweetman, 2013; Aponte *et al.*, 2017). En un escenario de disturbio por fuego donde se puede modificar la dinámica de nutrientes esenciales como el nitrógeno y el fósforo (Laubhan, 1995; Gabrey, 1999; Bisson, 2003; Pettit y Naiman, 2007), la capacidad de captar estos nutrientes de manera eficiente y convertirlos en almidones se convierte en una característica clave.

La mayoría de los estudios se centran en relacionar la diversidad genética con la estructura de la comunidad y procesos ecosistémicos (Booth R.E. y Grime, J.P. 2003; Hufford y Mazer, 2003; Crutsinger *et al.*, 2006; Hughes *et al.*, 2008); invasiones cripticas por genotipos no nativos por ejemplo la identidad genética de poblaciones sobredominantes de *Phragmites australis* (Saltonstall K, 2002; Vasquez *et al.*, 2005), procesos de hibridización interespecifica de especies invasoras por ejemplo el proceso de hibridización entre *Thypha latifolia* y *Typha angustifolia* que resulta en *Thypha glauca* especie reportada como invasora (Travis *et al.*, 2010), diversidad genética de especies amenazadas o con interés de restauración (Knapp y Rice, 1994; Hughes *et al.*, 2008). Este estudio aporta a este escenario al asociar la identidad y diversidad genética intraespecifica de una especie nativa, *S. americanus* con la capacidad de almacenar almidones a diferentes concentraciones de nutrientes.

Dado el potencial de introducir genotipos que se puedan adaptar pobremente al sitio de restauración, ó bien introducir genotipos invasores (Lesica y Allendorf, 1999; Travis *et al.*, 2010); recuperar funciones a nivel de comunidad y ecosistemica en trabajos de conservación y manejo. Estudios que relacionen la identidad genética de especies nativas dominantes con sus características fenotípicas clave. Desde una perspectiva de restauración y conservación, esto es importante al permitir la selección de genotipos más adecuados para tolerar diferentes condiciones ambientales y regímenes de perturbación (Kappa y Rice, 1994; Lesica y Allendorf, 1999).

### **Agradecimientos**

Esta investigación fue financiada por la Universidad Nacional Autónoma de México otorgando PAPIIT IN203316 a R.L-C. Este artículo es para el cumplimiento parcial de los requisitos del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

### **LITERATURA CITADA**

Aponte, H., Ramírez, D.W., Vargas,R.,2017.First stages of the post-fire natural regeneration of vegetation in the Ventanilla wetlands (Lima-Peru).*Ecología Aplicada* 16:1.

Bellingham, P.J., Sparrow, A.D., 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities.*Oikos*. 89(2), 409–416.

Bazzaz, F.A., Chiariello N.R., Coley, P.D., Pitelka, L.F., 1987. Allocating Resources to Reproduction and Defense. *BioScience* 37, 58-67.

Blum, M.J., Mclachlan, J.S., Saunders, C.J., Herrick, J.D., 2005 .Characterization of microsatellite loci in *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae). *Mol. Ecol. Notes* 5, 661–663.

Booth, R.E., Grime, J.P., 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* 91,721-730.



Crutsinger, G.M., Collins, M.D., Fordyce, J.A., Gompert, Z., Nice, C.C., Sanders, N.J., 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *SCIENCE* 313, 966-968.

Escutia-Lara, Y., de la Barrera, E., Martínez de la Cruz, Y., Lindig-Cisneros, R., 2010. Respuesta a la adición de nitrógeno y fósforo en el crecimiento de *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87, 93-97.

Escutia-Lara, Y., Lindig-Cisneros, R., 2012. Dinámica de *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno en humedales experimentales. *Botanical Sciences* 90, 459-467.

Galloway, F.L., Fenster, C.B., 2000. Population differentiation in an annual legume: local adaptation. *Evolution* 54, 1173-1181.

Grace, J.B., 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44, 159-180.

Granéli, W., Weisner, S.E.B., Sytsma, M.D., 1992. Rhizome dynamics and resource storage in *Phragmites australis*. *Wetlands Ecology and Management* 1, 239-247.

Gustafson, D.J., Gibson, D.J., Nickrent, D.L., 2005. Using local seeds in prairie restoration data support the paradigm. *Native Plants Journal* 6, 25-28.

Hassid, W.Z., Neufeld, E.F., 1964. Quantitative determination of starch in plant tissues. In: *Methods in carbohydrate chemistry: Vol 4*. R. L. Whistler, et al. (Ed.). Academic Press. New York.

Hufford, K.M., Mazer, S.J., 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 147-155.

Knapp, E.E., Rice, K.J. 1994. Starting from seed genetic issues in using native grasses for restoration. *Restoration & Management Notes* 12:1.

Klimešová, J., Doležal, J., Sammul, M., 2010. Evolutionary and organismic constraints on the relationship between spacer length and environmental conditions in clonal plants. *Oikos* 120, 1110-1120.

Lesica, P., Allendorf, F.D., 1999. Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match?. *Restoration Ecology* 7, 42-50.

Peakall, R., Smouse P.E., 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28, 2537-2539.

Rodríguez Arias, C., Gómez Romero, M., Páramo Pérez, M.E., Lindig-Cisneros, R., Ten-year study of vegetation dynamics in wetlands subject to human disturbance in Western Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. In press.

Saltonstall, M., 2002. Cryptic invasión by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *PNAS* 99,2445-2449. Sosnová, M., van Diggelen, R., Klimešová, J., 2010. Distribution of clonal growth forms in wetlands. *Aquatic Botany* 92, 33–39.

Salvia, M., Ceballos, D., Grings, F., Karszenbaum, H., Kandus, P., 2012. Post-fire effects in wetlands environments: landscape assessment of plant coverage and soil recovery in the Paraná river delta marshes, Argentina. *Fire Ecology* 8:2.

Sweetman, A.C., 2013. The ecology and genetics of *Schoenoplectus maritimus*, an important emergent macrophyte, across diverse hydrologic conditions-Implications for Restoration. Utah State University.

Timmins, S.M., 1992. Wetland vegetation recovery after fire: Eweburn Bog, Te Anau, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*. 30, 383-399.

Travis, S.E., Hester, M.H., 2005. A space-for time substitution reveals the long-term decline in genotypic diversity of a widespread salt marsh plant, *Spartina alterniflora*, over a span of 1, 500 years. *Journal of Ecology* 93, 417–430.

Travis, S.E., Marburger, J.E., Windels, S.K., Kubátová, B., 2011. Clonal structure of invasive cattail (Typhaceae) stands in the Upper Midwest region of the US. *Wetlands* 31, 221-228.

Vasquez E.A., Glenn, E.P., Brown, J.J., Guntenspergen G.R., Nelson, S.G., 2005. Salt tolerance underlies the cryptic invasion of North American salt marshes by an introduced haplotype of the common reed *Phragmites australis* (Poaceae). *Marine Ecology Progress Series* 298:1.

Yoh, I., Takuya, K., 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology* 11, 41–65.

## CAPITULO V

### Discusión general

## 5.1 Potencial de invasión de *Phragmites australis* en comunidades dominadas por especies nativas ante disturbios por fuego en condiciones controladas

Los resultados de este estudio muestran que *Phragmites australis* aun siendo una especie catalogada como altamente invasora que se dispersa rápidamente por regeneración vegetativa por medio de fragmentos de rizomas y tallos ricos en aerenquima que les confiere flotabilidad y resistencia al daño mecánico en sitios perturbados (Blom *et al.* 1990, Bart 2003, Zedler & Ketcher 2004, Bellavanace & Brisson 2010). Al encontrarse en una matriz con especies nativas dominantes como *S. americanus* en un escenario de disturbio por fuego presentan una disminución en altura total, número de ramificaciones, bajo porcentaje de sobrevivencia todas características claves para la apropiación de recursos. Esta respuesta de *P. australis* frente a *S. americanus* se puede explicar por características que presenta esta última: Por ejemplo se dispersa y expande por rizomas que proporcionan recursos adicionales (carbohidratos no estructurales, oxígeno, nutrientes) vía asistencia clonal (Blom *et al.* 1990, Bart 2003, Zedler & Ketcher 2004, Bellavanace & Brisson 2010), crece rápidamente, desarrollando un dosel cerrado que limita fuertemente la disponibilidad de luz. Razón por la cual a pesar de haber aplicado fuego que elimino el dosel de *S. americanus* este se recuperó rápidamente impidiendo que *P. australis* creciera o siquiera pudiera establecerse en algunos mesocosmos debido a la luz como factor limitante (del Val *et al.*, 2012). Los individuos de *P. australis* se obtuvieron a partir de secciones de tallo enraizados que no contaban con ningún tipo de reserva a diferencia de los individuos de *S. americanus* que se obtuvieron a partir de rizomas ricos en carbohidratos que pudieron dar una ventaja en el establecimiento inicial.

Los resultados obtenidos llevan a considerar que se requieren más de un evento de disturbio así como considerar las características del fuego (estacionalidad, frecuencia, intensidad y extensión). Y si interaccionan otros disturbios como cambios en el cambios en el hidropériodo, o introducción de especies exóticas (Johnson y Knapp, 1993;Madsen *et al.*, 1993;Jensen y Frost-Christensen, 1999;Wu , 2012; López- Arcos *et al.*, 2012).Haciendo posible una variedad de diferentes escenarios donde *P. australis* sea desplazado o bien desplace a las especies nativas si el disturbio por fuego se presenta de manera continua y/o con mayor intensidad Por ejemplo: incendios de baja a mediana intensidad consumen sólo una porción de la biomasa vegetal, en sitios heterogéneos se crean parches de vegetación que pueden servir como refugios para especies sensibles al fuego (David, 1996;Dwire y Boone, 2003;Bisson *et al.*, 2003;Mill *et al.* ,1998; Pettit y Naiman 2007) .Estos refugios sirven como espacios desde donde las plantas pueden recolonizar. Por ejemplo los bosques de galería en los márgenes de ríos incluyen especies vegetales sensibles al fuego, que no se encuentran en los ecosistemas terrestres aledaños (Dwire y Boone, 2003; Pettit y Naiman, 2007).Mientras fuegos de alta intensidad durante la estación seca y/ o en humedales alterados pueden destruir todas las plantas incluyendo las raíces y rizomas, la mayoría de la materia orgánica y volatilizar nutrientes, así como erosionar el suelo. Cuando esto sucede, sólo especies oportunistas recolonizan el ecosistema, creando comunidades vegetales empobrecidas (Bisson *et al* 1998).

## 5.2 Respuesta de la interacción intraespecífica en dos especies dominantes del humedal templado *Thypha domingensis* Pers y *Pragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel.

El experimento de respuesta de la interacción intraespecífica para las especies dominantes de humedal *Thypha domingensis* y *Pragmites australis* mostro que ambas especies presentan una marcada respuesta negativa a la interacción intraespecífica. A medida que la densidad de los individuos fue en aumento, se redujeron la altura máxima, el número de hojas, y de ramificaciones, el número de rebrotes en ambas especies.

Al documentar los efectos del fuego en este humedal sobre las características de las especies dominantes, se encontró que *S. americanus* incremento su biomasa aérea y en rizomas, altura total, y número de retoños manteniendo su distribución anterior al incendio. Mientras *T. dominguensis* modificó su cobertura; incremento su biomasa aérea y de rizomas, altura total, concentración de fosfatos en hojas. Por último *P. australis* mantuvo su amplia distribución en el humedal; aumentó su biomasa aérea, número de ramificaciones, altura total, y concentración de fosfatos en hojas (Bellavance y Brisson, 2010; Escutia y Lindig, 2012; Montejo, 2010). Resultados similares se encontraron en humedales del Noreste de los Estados Unidos donde *P. australis* presentó mayor biomasa total y altura total al igual que *Typha* sp. después de un incendio (Maltby y Barker, 2009; Bobbink et al., 2006; Bisson et al., 2003). Las interacciones entre las especies se modifican, en experimentos en parcelas con adición de nutrientes y régimen de fuego con *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* (Montejo, 2010) se encontró que en ausencia de disturbio la interacción intraespecífica tiene mayor impacto que la interacción interespecífica. Mientras en presencia de fuego para las plantas quemadas de *P. australis*, la interacción intraespecífica disminuye el tamaño de los individuos, mientras que individuos más altos y robustos se



encuentran en interacción con individuos de *Typha* y *Schoenoplectus* (López ,2010). Por el contrario la presencia de *Schoenoplectus* beneficia el desempeño de *Typha* y viceversa después de un incendio debido al alto contenido de fosfatos de sus cenizas (López ,2010). Esta modificación de las interrelaciones entre las especies debido a disturbios, se ha documentado en otros humedales. Por ejemplo en los Everglades en los Estados Unidos donde *T. domingensis* y *P. australis* coinciden *Typha* puede llegar a desplazar al menos temporalmente a *Phragmites* en zonas con un régimen de fuegos que presentan alteraciones en su hidrología (Johnson y Knapp, 1993; López, 2012; Urban *et al.*, 1993). Respuestas similares se observaron en humedales costeros de Louisiana donde la combinación de inundación y aumento en la salinidad tras un incendio disminuyó significativamente la cobertura de *P. australis* (Rice *et al.*, 2000; Bart y Hartman, 2003). Así como la presencia de especies exóticas invasoras, es importante considerar que especies como *P. australis* o *Tamarix ramosissima* en humedales riparios de Estados Unidos (Dwyre y Boone,2003;Pettit y Naiman, 2007), crean una sinergia con el fuego debido a que acumulan una gran cantidad de materia orgánica en pie dando lugar a intensos fuegos, con un mayor tiempo de residencia que a su vez deposita mayor cantidad de fósforo en el agua y eliminan a otras especies vegetales más sensibles al fuego permitiendo que *Phragmites* incremente su distribución.

-

### 5.3. Distancia genética entre individuos y acumulación de almidones en respuesta a la adición de nitrógeno en *Schoenoplectus americanus*.

La diversidad genética, dentro de las poblaciones es importante al ser la fuente de potencial adaptativo de reaccionar a condiciones ambientales cambiantes. Bajos niveles de diversidad genética en las poblaciones vegetales se ha con una reducción en el establecimiento (Williams,2001),éxito reproductivo (Charpentier *et al.*, 2000),la productividad anual (Crutsinger *et al.*,2006), diversidad y riqueza de artrópodos (Banger *et al.*,2005),resistencia al disturbio (Hughes *et al.*,2004) y recuperación después del disturbio (Reutsch *et al.*,2005).Entre las principales respuestas al fuego se ha registrado el aumento o la perdida de la disponibilidad de macronutrientes (Laubhan,1995) como el fosforo y el nitrógeno. En este escenario las especies rizomatosas que se encuentran en casi todos los hábitats acuáticos y cuentan con los rizomas como estructuras de reproducción, dispersión y almacenamiento (Grace, 1993).Esta última función permite a los individuos disponer de recursos energéticos necesarios para el establecimiento o restablecimiento tras un evento de disturbio como el fuego, con la ventaja adicional de que al tratarse de una estructura subterránea se encuentra protegida de daño mecánico, sequía, congelamiento o en este caso el fuego y en el caso de los rizomas de *Schoenoplectus americanus* a un bajo costo de construcción (Grace, 1993).

Los resultados de este estudio sugieren que determinados genotipos de *S. americanus* almacenan mayor porcentaje de almidones en rizomas a bajas concentraciones de nutrientes. Esta plasticidad fenotípica es una respuesta evolutiva general que permite responder rápidamente a condiciones ambientales cambiantes (Alpert y Simms, 2002; Bellavance y Brisson, 2010). Por ejemplo especies que al tener mayor disponibilidad de nutrientes tras un evento de fuego desarrollan raíces más superficiales y gruesas, y por lo tanto mejor

oxigenadas, tienen una importante ventaja si tomamos en cuenta las condiciones hipóxicas e incluso anóxicas presentes en los humedales (Mitsch y Gosselink, 2000; Cronk y Fennessy, 2001; Maltby y Barker, 2009). En Los Everglades en Estados Unidos se encontró que *Typha domingensis* desplaza a *Cladium jamaicense*, otra especie con la misma forma de vida y que ocupan hábitats similares (Newman *et al.*, 1996), al ajustar su asignación de biomasa aérea, aumentar el número y tamaño de los rizomas, incrementar la eficiencia de uso de nutrientes tras un incendio, mientras que *Cladium jamaicense* no tiene esta plasticidad (Newman *et al.*, 1996, Lorenzen *et al.*, 2001).

Adicionalmente esta capacidad de almacenar almidones en rizomas le permite a los individuos de la especie contar con los recursos energéticos para rebrotar después de haber perdido toda, o la mayor parte de su biomasa aérea y /o para reproducirse vegetativamente a partir de rizomas factores clave en el establecimiento temprano y la redominancia permanente o estacional de las especies (Cronk y Fennessy, 2001; Bart y Hartman, 2003; Miao, 2004; Keddy, 2010) común en especies de humedales con una alta frecuencia de disturbios como inundaciones o fuego (Timmins, 1992; Bond y Midgley, 2003).

Una revisión reportó que el crecimiento a partir de clones en *Typha* spp estuvo menos restringido respecto a aquel a partir de plántulas o rebrotes. Debido a que los clones establecidos toleran condiciones más extremas (subsidio de recursos vía asistencia clonal) (Timmins, 1992) y facilitan la rápida expansión vegetativa después del disturbio (de 3 a 10 m por año) (Timmins, 1992; Cronk y Fennessy, 2001; Bart y Hartman, 2003; Maltby y Barker 2009). Respuestas similares se han observado en zonas pantanosas de Nueva Zelanda, donde las especies rizomatosas del género *Baumea* y *Schoenus*, y el helecho *Gleichenia dicarpa* se recuperaron con mayor rapidez y cubrieron mayores extensiones que

especies que se reproducen a través de semillas como *Empodisma minus* y *Epacris pauciflora* que fueron eliminadas completamente del lugar tras los incendios.

En los humedales se considera generalmente que los incendios son infrecuentes, debido a los altos niveles de humedad y a las diferencias en los potenciales combustibles respecto a los ecosistemas terrestres (Cronk y Fennessy,2001; Maltby y Barker,2009). Sin embargo por diferentes razones (rayos (David,1996), combustión espontánea (David,1996;Dwyre y Boone,2003) e incendios naturales o provocados en ecosistemas terrestres que se propagan a los humedales), hacen posible la presencia del fuego en algunos de ellos (David,1996; Miller *et al.*,1998;Bisson *et al.*,2003;Dwyre y Boone,2003;Pettit y Naiman,2007). Para los humedales en los que el fuego si es parte de la dinámica natural, se han realizado pocos estudios sobre las respuestas ecofisiológicas de las plantas y su relación con la dinámica a escalas de organización diferentes; la mayoría de los estudios versan sobre los efectos de la exclusión de este factor de disturbio y su manejo a nivel ecosistémico y de comunidades (Cronk y Fennessy, 2001). De estos estudios se desprende que las principales respuestas al fuego incluyen: aumento o disminución de la diversidad de las comunidades vegetales (Gabrey y Afton,2001;Kost y Steven,2001;Norton y De Lange, 2002;Pettit y Naiman, 2007, disminución de la riqueza de especies de aves acuáticas e insectos (Gabrey y Afton, 1999;Hochkiri y Adorf, 2007), aumento o pérdida de la disponibilidad de nutrientes, (Laubhan 1995) y aumento de la producción primaria (Gabrey y Afton,2001).

En este estudio se busco integrar los efectos del disturbio por fuego en las interacciones inter e intraespecies de especies dominantes del humedal a través de las respuestas fenotípicas características, y asociar la diversidad genética con la respuesta en la especie nativa *S. americanus* a diferentes niveles de nutrientes en la acumulación de almidones en rizomas.

CAPITULO VI  
Conclusiones generales

## Conclusiones generales

En el presente trabajo se pudo determinar que la dinámica entre especies dominantes de una comunidad vegetal se puede ver modificada por: a) presencia repetida de disturbio por fuego, y/o su combinación con otros disturbios tales como cambios en el hidropериодо, introducción de especies exóticas, contaminación), b) composición y densidad de especies dominantes previa y durante al disturbio debido a que la interacción intraespecifica determina atributos clave (altura máxima de hojas, número de rebrotes, número de ramificaciones), c) Existen diferencias entre genotipos representativos de una misma especie como *S. americanus* en atributos clave como la acumulación de almidones no estructurales, al modificarse los niveles de nutrientes esenciales. Este último es un enfoque novedoso al considerar sus características genéticas al tratar de entender las dinámicas de las especies dominantes en un humedal sometido a disturbio.

Hasta hoy el conocimiento sobre los efectos del disturbio por fuego sobre las características, requerimientos, y dinámicas poblacionales de especies vegetales de los humedales está fragmentado. La mayoría de los trabajos en zonas de Norteamérica están enfocados en el fuego como herramienta de manejo, y analizan los efectos de su supresión, y su interacción con especies exóticas invasoras o especies nativas dominantes en ecosistemas costeros principalmente (Mitch y Gosselink 2000; Cronk y Fennesy 2001; Zedler y Kercher 2005; Bisson *et al.*, 2003; Dwire y Boone 2003; Bobbink *et al* 2006, Maltby y Barker 2009). En Centroamérica y Sudamérica se enfocan en inventarios florísticos y trabajos sobre la dinámica del fuego enfocados en su mayoría en ecosistemas riparios

(Timmins 1992; Laubhan 1995; Gabrey y Afton 2001; Kost y Steven 2001; Bisson *et al* 2003; Zedler y Karcher 2005; Bobbink *et al* 2006; Salvia 2012).

En un escenario donde las prácticas de uso del suelo, las prácticas agrícolas, el manejo del agua entre otros, han aumentado el disturbio en los sistemas de humedales (Cronk & Fennessy 2001), es urgente el desarrollo e implementación de estrategias de detección de los efectos de los disturbios en las dinámicas de las comunidades vegetales de los humedales, y correlacionarlas con atributos claves entre sus especies dominantes.

La contribución de este trabajo es proporcionar elementos sobre el disturbio por fuego y la respuesta de las comunidades vegetales asociado a características morfológicas y fisiológicas de especies y sus interacciones entre especies. Particularmente con especies nativas en los humedales sin un régimen natural de incendios en zonas templadas que son los más diversos y se han estudiado poco (Mitsch y Gosselink 2000; Cronk y Fennessy 2001; Zedler y Kercher 2005; Bisson *et al.*, 2003; Dwire y Boone 2003; Bobbink *et al* 2006, Maltby y Barker 2009).

## CAPITULO VII

Literatura general



## Literatura general

Alpert, P. y Simms, E.L. (2002) The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*. 16, 285-297.

Bangert, R.K., Turek, R.J., Martinsen, G.D., Wimp, G.M., Bailey, J.K., Whitam, T.G., (2005) Benefits of conservation of plant genetic diversity to arthropod diversity. *Conservation Biology* 19, 379-390.

Bart, D. y Hartam, J.M. (2003) The role of large rhizome dispersal and low salinity windows in the establishment of common reed, *Phragmites australis*, in salt marshes: New links to human activities. *Estuaries*. 26, 436-443.

Baruch, Z y Goldstein, G. (1999) Leaf construction, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*. 121, 183-192

Bellavance, M.E. y Brisson, J. (2010) Spatial dynamics and morphological plasticity of common reed (*Phragmites australis*) and cattails (*Typha* sp.) in freshwater marshes and roadside ditches. *Aquatic Botany*. 93, 129-134.

Bisson, P.A. *et al.* (2003) Fire and aquatic ecosystems of the western USA: current knowledge and key questions. *Forest Ecology and Management*. 178, 213-229.

Blom, C.W.P.M y Voeseek, L.A.C.J. (1996) Flooding: the survival strategies of plants. *TREE*.11, 290-295.

Bobbink, R *et al.*, eds (2006) *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration*, Springer.

Bond, W.J. y Midgley J. J. (2003) The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences*. 164, 103-114.

Callaway, R.M. y King, L. (1996) Temperature driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology*. 77, 1189-1195.

Carter, M.F. y Grace, J.B. (1990) Relationships flooding tolerance, life history, and short term competitive performance in three species of *Polygonum*. *American Journal of Botany*.77, 381-387.

Charpentier, A, Grillas, P y Thompson J.D.(2000) The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae).*American Journal of Botany* 87:502-507.

Constanza, R. *et al.* (1997) The value of the worlds ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics*. 1,335-361.

Cronk, J.A. y Siobhan Fennessy, M. (2001) *Wetland Plants: Biology and Ecology*, pp. 20-79.

Dwire, K.A. y Boone Kauffman, J.B. (2003) Fire and riparian ecosystems in landscapes of the western USA. *Forest Ecology and Management*. 178, 61-74.

Engelhardt, K.A.M. y Ritchie, M.E. (2001) Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature*.411, 687-689.

Escutia, Y. *et al.* (2009) Efecto del fuego y dinámica de las hidrófitas emergentes en el humedal de la Mintzita, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80,771-778.

Escutia, Y y Lindig, R. (2012) Dinámica de *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus* en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno en humedales experimentales. *Botanical Sciences*.90, 459-467.

Gabrey, S.W. y Afton, A.D. (1999) Effects of winter burning and structural marsh management on vegetation and winter bird abundance in the Gulf Coast Chenier Plain. *USA Wetlands*. 19, 593-606.

Gabrey, S.W. y Afton, A.D. (2001) Plant community composition and biomass in Gulf Coast Chenier Plain marshes: Responses to winter burning and structural marsh management. *Environmental Management*. 27,281-293.

Grace, J.B., (1993) The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44, 159–180.

Hughes, A.R., Stachowicz, J.J., Tilman, G.D., (2004). Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 8998-9002.

Jackson, M.B. y Colmer, T.D. (2005) Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*. 96, 501-505.

Johnson, S.R. y Knapp, A.K. (1993) The effect of fire on gas exchange and aboveground biomass production in annually vs biennially burned *Spartina pectinata* wetlands. *Wetlands*. 13, 299-303.

Laubhan, M.K. (1995) Effects of prescribed fire on moist soil vegetation and soil macronutrients. *Wetlands*. 15, 159-166.

López-Arcos, D (2010) Efectos fisiológicos en la adición de cenizas de la especie de *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus*. Tesis de Licenciatura. UMSNH. 21-31.

López- Arcos, D. *et al.* (2012) Fire- mobilized nutrients from hydrophyte leaves favor differentially *Typha domingensis* seedling growth. *Environmental and Experimental Botany*.78, 33-38.

López Rosas, H. y Moreno- Casasola, P. (2012) Invader versus natives: Effects of hydroperiod on competition between hydrophytes in a tropical freshwater marsh. *Basic and Applied Ecology*. 13, 40-49.

Lot, A y Novelo, A. (2004) *Iconografía y estudio de plantas acuáticas de la ciudad de México y sus alrededores*, pp.16-73, Instituto de Biología, UNAM.

Madsen, T.V. *et al.* (1993) Comparison of photosynthetic performance and carboxylation capacity in a range of aquatic macrophytes of different growth forms. *Aquatic Botany*.44, 373-384.

Maltby, E. y Barker, T., eds (2009) *The wetlands handbook*, Wiley- Blackwell.

MEA. (2005) Millenium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Well-Being. Synthesis*. Island Press, pp. 1- 36.

Miao, S. (2004) Rizhome growth and nutrient resorption: mechanism underlying te replacement of two clonal species in Florida Everglades. *Aquatic Botany*. 78, 55-66.

Miller, S.J. *et al.* (1998) The use of fire in wetland preservation and restoration: are there risks? *WETLANDS*.127-138.

Mitsch, W.J. y Gosselink, J.G. (2000) *Wetlands*, pp.2- 235, John Wiley and Sons Inc.

Montejo, W. (2010) Competencia intra e interespecifica de tres especies vegetales *Schoenoplectus americanus*, *Typha domingensis* y *Phragmites australis* fertilizadas con diferentes dosis de nitrógeno. Tesis de Licenciatura. UMSNH. 95-190.

Moreno- Casasola, P y Warner, B. (2009) *Breviario para describir observar y manejar humedales*, pp. 5-19.

Moreno- Casasola, P. *et al.* (2010) Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 87, 29-50.

Newman, S. *et al.* (1996) Effects of nutrients and hydroperiod on *Typha*, *Cladium*, y *Eleocharis*: Implications for Everglades restoration. *Ecological Applications.* 6,774-783.

Olson, A. *et al.* (2009) Habitat preferences of cattail species and hybrids (*Typha* spp.) in Eastern Canada. *Aquatic Botany.* 91, 67-70.

Pettit, N.E. y Naiman, R.J. (2007) Fire in the riparian zone: characteristics and ecological consequences. *Ecosystems.* 10, 673-687.

Rice, D *et al.*, (2000) Colonization and invasión of *Phragmites australis* in upper Cheasepeake bay tidal marshes. *Wetlands*.2, 280-299.

Reusch,T y Hughes(2006) The emerging roe of genetic diversity for ecosystem functioning:estuarine macrophyte as models.*Estuarines and Coast* 29:159-164.

Timmins, S.M (1992) Wetlad vegetation recovery after fire: Eweburn Bog, Te Anau, New Zealand.*New Zealand Journal of Botany*.30, 383-399.

Williams, S.L. (2001) Reduced genetic diversity in eelgrass transplations affects both population growth and individual fitness. *Ecological Applications*. 11,1472-1488.

Wu, Y. *et al.* (2012) Impacts of fire and phosphorus on sawgrass and cattails in an altered landscape of the Florida Everglades. *Ecological Processes*.1, 3-11.