



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Germinación, establecimiento y desarrollo de *Schoenus nigricans* L.
(Cyperaceae) en condiciones naturales y experimentales**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CYNTHIA PERALTA GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
M. en C. Irene Pisanty Baruch, Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR:
Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM
Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia, Instituto de Ecología, UNAM

CD. MX.

FEBRERO, 2020



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
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Germinación, establecimiento y desarrollo de *Schoenus nigricans* L.
(Cyperaceae) en condiciones naturales y experimentales**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CYNTHIA PERALTA GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
M. en C. Irene Pisanty Baruch, Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR:
Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM
Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia, Instituto de Ecología, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

FEBRERO, 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/0058/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas y Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de agosto de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **PERALTA GARCÍA CYNTHIA** con número de cuenta **303301518** con la tesis titulada **"Germinación, establecimiento y desarrollo de *Schoenus nigricans* L. (Cyperaceae) en condiciones naturales y experimentales"**, realizada bajo la dirección de la **M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DRA. PATRICIA MORENO CASASOLA BARCELÓ**
Vocal: **DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA**
Secretario: **DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA**
Suplente: **M. EN C. MARÍA ESTHER SÁNCHEZ CORONADO**
Suplente: **DRA. MARGARITA COLLAZO ORTEGA**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 17 de enero de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

AGNS/VMVA/ASR/ipp



Agradecimientos Institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante mis estudios de maestría (CVU 778864).

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/UNAM IN217915) por el financiamiento para la realización de este proyecto.

Al Programa de Apoyo a Estudiantes del Posgrado (PAEP) de la UNAM por el financiamiento para asistir al VI Congreso Mexicano de Ecología celebrado en León, Guanajuato.

A la M. en C. Irene Pisanty Baruch por haber dirigido esta tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, las Dras. María del Carmen Mandujano Sánchez y Alma Delfina Lucia Orozco Segovia.

Agradecimientos personales

A los miembros del jurado, las Dras. Patricia Moreno Casasola Barceló, Alma Delfina Lucia Orozco Segovia y Margarita Collazo Ortega, la M. en C. María Esther Sánchez Coronado y el Dr. Ernesto Vicente Vega Peña, por los valiosos comentarios que mejoraron el escrito.

Al Laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, particularmente a los Dres. Mariana Hernández Apolinar, Pedro Eloy Mendoza Hernández y Jaime Zúñiga Vega, al M. en C. Israel Solano Zavaleta y al Biól. Marco Romero Romero, por el apoyo técnico y sus atinadas recomendaciones.

Al laboratorio de Ecofisiología del Instituto de Ecología, UNAM, especialmente a la M. en C. María Esther Sánchez Coronado por su valiosa asesoría durante la realización de este trabajo, y a Jorge Martínez por la buena disposición para ayudarme a resolver mis dudas y las entretenidas pláticas.

A la M. en C. Beatriz Zúñiga Ruíz por las facilidades que me dio para usar la cámara de germinación y mantener mis experimentos en el Taller de Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, UNAM. Gracias por todos los momentos agradables y consejos que me brindaste.

A la M. en C. Laura Patricia Olguín Santos responsable técnico del Invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, por facilitarme, muy amablemente, el uso de las instalaciones.

Al M. en C. Manuel Hernández Quiroz por permitirme el acceso al Taller de Recursos Naturales.

Al laboratorio de Microcine, particularmente al M. en C. Alejandro Martínez Mena, por la toma de fotografías.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas de Cuatrociénegas, en especial a su director Juan Carlos Ibarra.

A la Dra. Valeria Souza por su permanente apoyo.

Al M. en C. José Luis Vigosa Mercado y a la Dra. María del Socorro González Elizondo por su apoyo en la identificación de la especie. Gracias a ti también Emma, por haberme asesorado en este tema.

Profundamente a Sergio Fuentes por la ayuda en la realización de los experimentos. Tu compañía siempre fue muy comfortable para mí y de las más importantes durante este proceso.

Con mucho cariño a Pole, Luisita, Mariana, Steph y Karen, por su gran ayuda en el campo, en el laboratorio y el invernadero. Gracias por hacer ameno el trabajo.

A todas mis amigas y todos mis amigos, por esas palabras que me dan ánimos para continuar y por esa compañía sincera en las buenas y en las malas.

A ti Irene, mi más profundo agradecimiento por la confianza que me has tenido desde que llegué contigo, por el apoyo brindado para alcanzar mis objetivos y por esa amistad invaluable

Con amor a mis hermanos, porque de una u otra manera siempre me han apoyado.

Agradezco infinitamente y con mucho amor a mis padres por el apoyo incondicional que siempre me han brindado y porque sin ellos no habría logrado llegar a este momento. Jamás olvidaré todos los sacrificios que han hecho por mí.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
I. INTRODUCCIÓN	4
1.1. Ecosistemas riparios	4
1.2. Cuatrociénegas, un oasis perturbado	5
II. ANTECEDENTES	6
2.1. Germinación, latencia y endurecimiento natural	6
2.2. Establecimiento de las plántulas	8
2.3. Crecimiento vegetal	9
2.4. Estudios sobre <i>Schoenus nigricans</i>	11
III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	13
IV. MATERIAL Y MÉTODOS	14
4.1. Sitio de estudio	14
4.2. Especie de estudio	17
4.3. Colecta de semillas	18
4.4. Efecto de la luz	18
4.5. Germinación en condiciones naturales y en laboratorio	19
<i>Tasa máxima de germinación y tiempo de inicio de la germinación en el ambiente controlado</i>	21
4.6. Germinación en el invernadero	22
4.7. Crecimiento y supervivencia	24
4.8. Análisis retroactivo del cambio de cobertura y frecuencia en condiciones naturales	25
V. RESULTADOS	26
5.1. Efecto de la luz	26
5.2. Germinación en condiciones naturales	27
5.3. Germinación de las semillas control y de las semillas recuperadas	28
5.3.1. <i>Proporción de germinación</i>	28

5.3.2 Tasa máxima de germinación	31
5.3.3 Tiempo de inicio de la germinación	33
5.4. Germinación en invernadero	35
5.5. Crecimiento	37
<i>Altura y tasa relativa de crecimiento</i>	37
<i>Asignación de biomasa</i>	38
<i>Proporción raíz/parte aérea</i>	39
<i>Producción de tallos y brotes laterales secundarios</i>	40
<i>Supervivencia</i>	41
5.6. Cobertura y frecuencia: una visión retrospectiva	42
VI. DISCUSIÓN	44
6.1. Efecto de la luz	44
6.2. Germinación en condiciones naturales y controladas	45
6.3. Germinación en invernadero	49
6.4. Crecimiento y supervivencia	51
6.5. Cobertura y frecuencia: una mirada retrospectiva	53
VII. CONCLUSIONES	55
Literatura citada	58

Resumen

La germinación de las semillas y el establecimiento y la supervivencia de las plántulas son determinantes para las poblaciones y las comunidades vegetales, y responden a diferentes condiciones ambientales. Cuando un sitio sufre un disturbio, las presiones de selección que actúan sobre estos procesos se modifican, generalmente intensificándose, y las condiciones necesarias para que se lleven a cabo pueden verse afectadas. En el Valle de Cuatrociénegas (Coahuila) la perturbación de los sistemas hidrológicos ha causado la modificación de ambientes históricamente característicos, como los riparios, así como la apertura de nuevos ambientes (hundimientos del suelo y lechos secos de los cuerpos de agua, por ejemplo). Estos nuevos ambientes están siendo colonizados por diferentes especies, casi todas riparias. Una de éstas *Schoenus nigricans* (Cyperaceae), es relevante. Se trata de una especie indicadora de la presencia de agua, cuyas respuestas germinativa y de crecimiento se analizaron en este trabajo. En este estudio se evaluó la respuesta de la germinación, el establecimiento y el desarrollo de *S. nigricans* en diferentes condiciones ambientales. Igualmente, se analizó retrospectivamente el comportamiento de esta especie en hundimientos del suelo (conocidos localmente como abras) ocasionados por la alteración de la estructura edáfica como consecuencia del disturbio. En estos hundimientos se han establecido especies riparias que encuentran ahí condiciones adecuadas para su desarrollo. Se realizaron experimentos de germinación en condiciones naturales y controladas y se analizaron la germinación y el crecimiento en cuatro sustratos provenientes del sitio de estudio y en dos sustratos comerciales. Para analizar el cambio de la cobertura vegetal y la frecuencia de individuos adultos se recopilaron los datos tomados en el sitio de estudio desde 2009 hasta 2017. En condiciones naturales la proporción de germinación fue baja (0.01 - 0.05), mientras que en el ambiente controlado fue significativamente mayor (0.74 - 0.96), lo que sugiere que las semillas presentan una latencia condicional. Las semillas germinaron en proporciones altas tanto en la luz como en la oscuridad, por lo que se pueden considerar indiferentes. Las semillas recuperadas en el campo pasaron por un proceso de hidratación - deshidratación - rehidratación conocido como endurecimiento natural, que permite que los procesos de germinación se inicien, sin llegar a la protrusión de la raíz, y se mantengan después de la deshidratación. Esto dio

como resultado la reducción del tiempo requerido para comenzar a germinar, así como un aumento en la tasa máxima de germinación. En el invernadero, las semillas germinaron en todos los sustratos, pero con porcentajes muy variables. El mayor porcentaje de germinación se registró en la arena sílica ($53.60 \pm 1.23\%$), debido a la humedad que retiene, y el menor correspondió al suelo de la desembocadura del río, ahora seca ($2.80 \pm 0.40\%$), probablemente debido a la baja retención de agua y a la alta concentración de sales y de yeso como resultado del proceso de desecación. La germinación en tierra negra también fue baja ($10.40 \pm 1.14\%$), aunque en este sustrato el crecimiento de las plántulas fue el mayor, lo que indica que las condiciones que las semillas requieren para germinar son distintas a las que las plántulas necesitan para crecer. El disturbio del sistema afecta al desempeño de *S. nigricans*, como lo evidencia la disminución de su frecuencia a través del tiempo, lo que indica una clara tendencia hacia la limitación, e incluso la desaparición, de esta especie a causa de la desecación progresiva del Sistema Churince.

Abstract

Germination and seedling survival and establishment are determining for plant populations and communities, and they respond to different environmental conditions. When a site is disturbed, selection pressures that act on these processes are modified, generally intensifying them, and the necessary conditions for them to take place can be modified. In the Cuatrociénegas Valley (Coahuila), the disturbance of hydrological systems has caused the modification of historically characteristic environments, such as the riparian ones, as well as the opening of new environments (for example, sinkholes and the dry beds of water bodies). These new environments are being colonized by different species, most of them riparian, among which *Schoenus nigricans* (Cyperaceae) is relevant. This species is an indicator of water availability, whose germinative and growth responses were analyzed in this work. In this study the response of germination, establishment and development of *S. nigricans* on different environmental conditions were evaluated. Likewise, a retrospective analysis of the performance of this species in the sinkholes (locally known as *abras*), formed by the alteration of the edaphic structure due to the disturbance of the hydrological system.

Riparian species have established in them, where they find suitable conditions for their development. Germination experiments were performed under natural and controlled conditions, and germination and seedling growth were analyzed on four substrates from the study site and in two commercial substrates. To analyze the change of plant cover and the frequency of adult individuals, data collected in the sinkholes from 2009 to 2017 were used. Under natural conditions, the germination proportion was low (0.01 - 0.05), while in the controlled environment it was significantly higher (0.74 - 0.96), suggesting that seeds have conditional dormancy. Seeds germinated in high proportions both in light and darkness, so they can be considered light indifferent. In field conditions, seeds undergo a hydration - dehydration - rehydration process known as natural priming, which allows the germination processes to start, without reaching the root protrusion, and changes remain after dehydration. Priming resulted in the reduction of lag time and an increase of the maximum germination rate in the recovered seeds. In the greenhouse seeds germinated on all substrates, but with very variable percentages. The highest germination percentage was recorded on silica sand ($53.60 \pm 1.23\%$), due to the humidity that this substrate retains, and the lowest percentage was on the substrate from the river mouth, now totally dry ($2.80 \pm 0.40\%$), probably due to the altered water retention and the increase in salt concentrations, especially of gypsum, caused by the desiccation process. Germination in black soil was also low ($10.40 \pm 1.14\%$), but seedling growth was highest in this substrate, indicating that the conditions that seeds require to germinate are different from those that seedlings need to grow. The disturbance of the system affects the performance of *S. nigricans*, as evidenced by the decrease in its frequency trough time, which shows a clear tendency towards the limitation, and even the disappearance, of this species, caused by the progressive desiccation of the Churince System.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Ecosistemas riparios

En las zonas áridas, la baja precipitación, las temperaturas extremas y las características del suelo hacen que el agua sea un recurso escaso (Noy-Meir, 1973; Gutterman, 2002). Sin embargo, existen cuerpos de agua que forman oasis aislados, caracterizados por presentar altas concentraciones de sales y por tener un régimen de agua intermitente, debido a la alta tasa de evaporación que hay en estos sitios (Ezcurra *et al.*, 1988; Gallina *et al.*, 2006). Los ecosistemas riparios contribuyen a la riqueza de especies de las zonas áridas y semiáridas, ya que al ser sitios de interacción entre ambientes terrestres y acuáticos, presentan una combinación de factores ambientales muy particulares que, a su vez, dan origen a la alta diversidad de microhábitats y de especies, algunas de ellas endémicas, que los caracteriza (Hubbard, 1977; Gregory *et al.*, 1991; Gallina *et al.*, 2006).

La vegetación riparia que se distribuye alrededor de los cuerpos de agua tiene importantes funciones ecológicas como la retención de sedimentos, la absorción de contaminantes que mejoran la calidad del agua y contribuye a mantener los reservorios de la misma. Esta vegetación, además, funge como hábitat para especies de diferentes grupos taxonómicos (Cronk y Fennessy, 2001; Green, 2007). Las especies vegetales que habitan en estos sitios dependen en gran parte del flujo del agua para que ocurran muchos de sus procesos biológicos, cuentan con diferentes adaptaciones morfofisiológicas y tienen requerimientos específicos que responden a la heterogeneidad ambiental, lo que se refleja en sus ciclos de vida y en la dinámica de sus poblaciones (Cronk y Fennessy, 2001; Bunn y Arthington, 2002; Nilsson y Svedmark, 2002), por lo que su presencia en estos sitios puede considerarse un indicador de la disponibilidad de agua.

A nivel mundial, muchos ecosistemas riparios han sido profundamente alterados por las actividades humanas, al grado de que incluso algunos han perdido su estructura y funcionalidad. Lo anterior representa un impacto negativo en la biodiversidad, las interacciones biológicas y la supervivencia de las especies que

habitan en ellos, así como en los servicios ecosistémicos que brindan estos sistemas (Bunn y Arthington, 2002; Zaines, 2007).

1.2. Cuatrociénegas, un oasis perturbado

En el Valle de Cuatrociénegas (Coahuila) y en los valles contiguos como Calaveras-Ocampo, La Madrid y El Hundido, el manejo inadecuado del agua y la sobreexplotación de los acuíferos con fines agrícolas condujeron a la disminución de los niveles de agua y, por lo tanto, al descenso de su disponibilidad dentro del Área Natural Protegida de la que forma parte (Rodríguez *et al.*, 2005; Souza *et al.*, 2006; Pisanty *et al.*, 2013). Actualmente uno de los cinco sistemas hidrológicos característicos del valle, conocido como Sistema Churince, se está desecando drásticamente a tal grado que desde 2008-2009 la laguna terminal (Laguna Churince o Grande) y parte del río de este sistema han quedado sin agua superficial (Souza *et al.*, 2006; Cerritos *et al.*, 2011; Pisanty *et al.*, 2013). Cabe mencionar que inicialmente la Laguna Churince tenía una longitud de aproximadamente un kilómetro de largo y medio kilómetro de ancho y estaba completamente llena de agua (Minckley, 1969). Lo anterior pone en peligro a la diversidad de especies, que incluye a las endémicas, afecta los servicios ecosistémicos e impacta negativamente a los habitantes de la zona, generando dificultades sociales y económicas (INE-SEMARNAP, 1999; Ortiz-Acosta y Romo-Aguilar, 2016).

La disminución en la disponibilidad de agua ha provocado cambios en la estructura de la comunidad vegetal del Sistema Churince, que probablemente responden a los gradientes de humedad y de salinidad en general y de concentración de yeso en particular, provocados por la desecación progresiva del sistema, ya que la presencia de algunas especies que se encontraban con mayor frecuencia en las abras o en la planicie húmeda ha disminuido. El disturbio sufrido por el sistema hidrológico ha causado la modificación de ambientes históricamente presentes en el valle, como los riparios, y la apertura de nuevos ambientes que están siendo colonizados por diferentes especies, casi todas ellas riparias. Este es el caso de los lechos secos del río y de la laguna, y de los hundimientos diferenciales que se explican en el siguiente párrafo (Torres Orozco-Román, 2017; Rodríguez-Sánchez, 2018; Pisanty *et al.*, en prensa).

Otra consecuencia de esta perturbación es la alteración de la estructura edáfica, que ha dado como resultado la aparición de hundimientos diferenciales o abras (como son conocidos localmente) cuyo número ha aumentado en diferentes partes del Sistema Churince desde 2003 (Pisanty *et al.*, 2013). Su formación es frecuente en regiones áridas y semiáridas con suelos dispersivos, cuyas partículas tienen baja cohesión y por ello son fácilmente erosionables (Umesh *et al.*, 2011). El proceso dispersivo se da cuando el flujo del agua remueve las partículas y provoca que el suelo colapse (Heinzen y Arulanandan, 1977). De acuerdo con lo anterior, su formación acelerada puede considerarse como un indicador de la desestabilización del sistema (Pisanty *et al.*, 2013).

Por otra parte, las abras representan microambientes favorables para la germinación y el establecimiento de algunas especies que regularmente se distribuyen alrededor de los cuerpos de agua y en la planicie húmeda (Peralta-García *et al.*, 2016). La comprensión de estos procesos, así como de los requerimientos necesarios para que se den, es fundamental para entender las dinámicas poblacionales y para poder proyectar cambios en la estructura vegetal ante las variaciones ambientales. En este trabajo se analiza la respuesta germinativa y de crecimiento de una de las principales especies riparias colonizadoras de las abras del Sistema Churince, cuya presencia ya empieza a disminuir por la desecación progresiva del sistema, por lo que será importante saber cómo responde en un ambiente que está siendo cada vez más perturbado y cómo logra establecerse en los ambientes recién formados como lo son las abras.

II. ANTECEDENTES

2.1. Germinación, latencia y endurecimiento natural

Las semillas son estructuras reproductivas y de dispersión de las plantas que resultan de la recombinación sexual (singamia) (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Su germinación es crucial en el ciclo de vida de las plantas y en la dinámica de las poblaciones y de las comunidades.

La germinación es el resultado del reinicio de la actividad metabólica y del crecimiento del embrión, y representa la transición entre la etapa de semilla y la plántula (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997; Pimienta *et al.*, 2006). En el proceso de germinación se pueden identificar tres fases (Bewley y Black, 1994; Bewley, 1997). La fase I comienza con la entrada de agua a la semilla, con la que se reanudan actividades metabólicas como la respiración y el consumo de oxígeno, y se repara el material genético, así como otros daños ocurridos. Durante la fase II la entrada de agua disminuye, se vuelven a sintetizar proteínas y se transcribe nuevo ARNm. En la fase III hay una nueva entrada de agua y ocurre la emergencia del embrión, generalmente a partir de la extensión de la radícula (Bewley, 1997; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013).

El que la germinación ocurra o no depende tanto de factores internos de las semillas como de factores ambientales (Bewley y Black, 1994). Se dice que las semillas son quiescentes cuando no logran germinar debido a que uno o más de los factores físicos, como la humedad, la cantidad de oxígeno y de luz, y la temperatura, son insuficientes para completar sus requerimientos germinativos, pero en cuanto las condiciones necesarias se presentan, pueden germinar (Bewley y Black, 1994; Bewley, 1997; Murdoch y Ellis, 2000; Orozco-Segovia y Sánchez-Coronado, 2013). La latencia, por su parte es la imposibilidad que tienen las semillas viables de germinar, aun cuando los factores ambientales son óptimos (Baskin y Baskin, 2004), debido a que pueden existir otras causas que lo impidan, como embriones inmaduros, dureza de la exina o un desbalance hormonal (Bewley, 1997). Así, la quiescencia y la latencia son dos estados de reposo de las semillas que les permiten permanecer viables por largos periodos de tiempo y germinar una vez que estén listas para iniciar el proceso. Es frecuente que las plantas que habitan en humedales presenten algún tipo de latencia, como se ha visto en diferentes especies de *Carex* (Cyperaceae), cuyas semillas tienen latencia condicional cuando están maduras (Kettenring y Galatowitsch, 2007), u otras especies de la misma familia que presentan latencia fisiológica como *Bolboschoenus maritimus* (Clevering, 1995; Marty y Kettenring, 2017).

Las semillas en el suelo pueden pasar por un tratamiento de endurecimiento natural (*natural priming*; González-Zertuche *et al.*, 2000; González-Zertuche *et al.*,

2001; Gamboa-de Buen *et al.*, 2006; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2013), en el que las semillas se hidratan y se activan los procesos metabólicos, así como la síntesis y movilización de proteínas, hasta el punto de que el nivel de hidratación lo permite. Antes de que la germinación ocurra, las semillas pasan por un período de deshidratación seguido por un proceso de rehidratación, con la ventaja de que las semillas mantienen los avances metabólicos obtenidos durante la primera hidratación (Bray, 1995; González-Zertuche *et al.*, 2001). Dentro de los beneficios obtenidos por este proceso están el rompimiento de la latencia, el incremento en la tasa y porcentaje de germinación, una mejora en la sincronía con las condiciones ambientales, así como en el vigor de las semillas y en la supervivencia de las plántulas (Bray, 1995; Halmer, 2004; Benítez-Rodríguez *et al.*, 2013). Baskin y Baskin (1982) mencionan que algunas especies, como *Cyperus inflexus*, requieren de ciclos de hidratación y deshidratación, como los que experimentan en condiciones naturales, lo que da como resultado tasas y porcentajes de germinación mayores. En zonas áridas las semillas pueden pasar por este proceso, ya que frecuentemente están sometidas a fluctuaciones de temperatura y a lluvias esporádicas, que hacen que la disponibilidad de agua sea variable. Contreras-Quiroz *et al.* (2015) realizaron un estudio con cinco especies del Desierto Chihuahuense, de las cuales tres, mostraron una reducción en el tiempo medio de germinación.

La latencia, la quiescencia y el endurecimiento (*priming*) son procesos de suma importancia en ambientes riparios de zonas áridas, ya que las semillas se enfrentan a condiciones ambientales muy cambiantes e impredecibles, como baja cantidad de oxígeno, poca disponibilidad de luz y cambios en la salinidad y en la disponibilidad de agua (DeBerry y Perry, 2000; Cronk y Fennessy, 2001) que pueden tener efecto en los diferentes tipos de respuesta germinativa de las especies que habitan en ellos.

2.2. Establecimiento de las plántulas

El establecimiento de las plántulas es otra etapa vulnerable en el ciclo de vida, que depende tanto de factores abióticos como bióticos, los cuales varían en diferentes escalas de espacio y tiempo. Entre los factores abióticos se encuentran la microtopografía, las características físicas y químicas del suelo, la cantidad y la calidad

de la luz, y la disponibilidad de agua, mientras que entre los bióticos destacan la competencia y la herbívora (Kitajima y Fenner, 2000; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Deng *et al.*, 2015).

Las plantas que habitan en ambientes riparios, especialmente en los que se encuentran en las zonas áridas, experimentan ciclos de sequías e inundaciones, así como variaciones no periódicas de carácter estocástico. Estas condiciones modifican la disponibilidad de agua, por lo que algunas plántulas serán capaces de sobrevivir y establecerse, mientras que otras no lo lograrán (Horton y Clark, 2001; Stella *et al.*, 2010; Maxwell *et al.*, 2016). Las variaciones en el nivel de agua modifican también la cantidad de oxígeno y su turbidez, la cual a su vez puede alterar la cantidad y la calidad de luz debido a las partículas suspendidas o la proliferación de algas (Doyle y Smart, 2001; Mommer y Visser, 2005). Las respuestas ante estos cambios dependen tanto de la duración y la frecuencia de los periodos de sequía e inundación como de las características propias de cada especie. Algunas especies ribereñas presentan adaptaciones morfofisiológicas que les permiten sobrevivir en condiciones de hipoxia y baja disponibilidad de luz. Por el contrario, cuando hay sequía y el nivel del agua disminuye, algunas especies menos demandantes de agua se establecen más exitosamente, pues no toleran las condiciones de hipoxia o anoxia (Barclay y Crawford, 1982; Naiman y Décamps, 1997). Las propiedades del suelo también son particularmente importantes, debido a que la distribución y disponibilidad del agua dependen de sus características, como son la textura, la estructura, el contenido de materia orgánica, la compactación y la presencia de costras físicas (Noy-Meir, 1973; Escudero *et al.*, 1999; Escudero *et al.*, 2015). Estos factores pueden modificar el pH y el potencial hídrico, lo que influye en la respuesta germinativa y en el crecimiento de las plántulas, como se ha reportado para especies de ambientes alpinos y otras especies británicas de ambientes secos y húmedos (Evans y Etherington, 1991; Isselin-Nondedeu y Bédécarrats, 2013).

2.3. Crecimiento vegetal

El crecimiento de las plantas se puede definir como un incremento irreversible en el tiempo, que puede ser de tamaño, biomasa o volumen (Hunt 1990; 2003). El

crecimiento implica la división, expansión y diferenciación de las células (Lambers *et al.*, 1998), así como la formación de nuevos módulos (Harper *et al.*, 1986; Maillette, 1992).

El crecimiento de las plantas depende de la disponibilidad de nutrientes y de agua, que está muy relacionada con la heterogeneidad ambiental, y de las características propias de la especie (Poorter, 1989; Poorter *et al.*, 2012). Las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo influyen en la disponibilidad de agua y nutrientes. En este sentido los suelos con alta salinidad pueden provocar un incremento del potencial osmótico del suelo, lo que impide la toma de agua por parte de la raíz (Aceves-N *et al.*, 1975; Munns, 2005), influyendo negativamente en su desarrollo y crecimiento (Lieffers y Shay, 1982; Macek y Rejmánková, 2007). Por otra parte, las fluctuaciones en la disponibilidad de agua tienen diferentes efectos sobre el crecimiento de las plantas como, por ejemplo, pueden modificar la asignación de biomasa a diferentes órganos (Sainju *et al.*, 2017).

En condiciones de baja disponibilidad de nutrientes se ha reportado que hay mayor asignación de biomasa hacia las raíces, que fungen no sólo como órganos de fijación y absorción (Müller *et al.*, 2000), sino también de exploración (de Kroon, 2007; Tron *et al.*, 2015) y que cuando hay más nutrientes hay una mayor asignación hacia los tallos y las hojas. La asignación de la biomasa también depende de las especies pues, por ejemplo, se ha documentado que las herbáceas monocotiledóneas asignan relativamente mayor biomasa a las raíces que a las hojas y a los tallos en comparación con las herbáceas dicotiledóneas (Garnier, 1991; Poorter *et al.*, 2015).

Los análisis de crecimiento permiten cuantificar el incremento de la biomasa y la asignación diferencial de ésta a diferentes órganos, ya sea bajo condiciones naturales o controladas. Estos análisis se basan en cambios de las dimensiones de la planta como la altura, el número de hojas o de módulos, el área foliar y el peso seco en intervalos de tiempo definidos (Evans, 1972; Hunt, 2003) considerando una medición inicial y una final, o mediciones intermedias que permiten determinar con mayor precisión la tasa de crecimiento (Evans, 1972; Hunt, 2003). Cuando se utiliza el peso seco como parámetro, es necesario realizar cosechas destructivas, eligiendo la temporalidad que permita el número de plantas y los recursos para cultivarlas (Hunt, 1982).

Los principales índices utilizados en los análisis de crecimiento son (Hunt, 1990; Hunt, 2003; Rees *et al.*, 2010):

- Tasa relativa de crecimiento, que es el incremento en el tamaño de una variable de crecimiento relativo al tamaño inicial y a un intervalo de tiempo. Por ejemplo, si el peso es la variable de crecimiento evaluada las unidades serían $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$.
- Proporción raíz/parte aérea (vástago), que es un índice del crecimiento del sistema de captura de agua y nutrientes (parte subterránea) en comparación con el crecimiento del sistema de captura de energía luminosa (parte aérea) en un tiempo dado.

2.4. Estudios sobre *Schoenus nigricans*

La familia Cyperaceae cuenta con 21 géneros y 460 especies en México (González-Elizondo *et al.*, 2018) y está bien representada en los ambientes riparios. Dentro de esta familia se encuentra la especie *Schoenus nigricans*, una macrófita emergente sobre la cual se han realizado algunos trabajos de germinación, crecimiento y diferenciación ecotípica (Bocchieri *et al.*, 1987; Ernst y Van der Ham, 1988; Martínez-Sánchez *et al.*, 2006; Vicente *et al.*, 2007; Tatár, 2010). Esta especie requiere de abundante humedad por lo que es común en humedales, marismas y en los bordes de cuerpos continentales de agua (Martínez-Sánchez *et al.*, 2006; Vicente *et al.*, 2007; Diego-Pérez y González-Elizondo, 2013). En el Valle de Cuatrociénegas esta especie se distribuye en los márgenes de los cuerpos de agua (Villarreal-Quintanilla, 2001; Vela *et al.*, 2015) por lo que se puede considerar como indicadora de la disponibilidad de agua (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, 2013).

En Cuatrociénegas, Pérez y Sosa (2009) reportó que *S. nigricans* se encontraba en un 60% de las abras presentes en el Sistema Churince durante 2008; sin embargo, en 2012, año en el que no se registraron abras con agua, Rodríguez-Sánchez (2014) reportó a esta especie sólo en el 18% de las abras, lo que indica un 42% de disminución en ese intervalo. Es posible asegurar que el requerimiento de una alta disponibilidad de

agua es un factor determinante para explicar la disminución de esta especie (Pisanty *et al.*, 2013).

Martínez-Sánchez *et al.* (2006) mostraron, en un estudio desarrollado en Murcia (España), que en un ambiente controlado las semillas de *S. nigricans* germinaron en presencia (fotoperíodo 12:12h de luz-oscuridad) y en ausencia de luz (24h de oscuridad), especialmente bajo temperaturas fluctuantes (20/30 °C). Además, la luz estimuló la germinación en temperaturas constantes de 25° C y 35° C (en esta última la germinación en la oscuridad fue nula).

Por su parte, Vicente *et al.* (2007; 2009) colocaron semillas de *S. nigricans* en cuatro soluciones salinas (NaCl, MgCl₂, MgSO₄ y Na₂SO₄) y en agua destilada como control. Sus resultados mostraron que a partir de concentraciones de 2%, la germinación disminuyó o fue nula. Sin embargo, las semillas que no germinaron en las soluciones salinas fueron colocadas posteriormente en agua destilada, y en estas condiciones tuvieron una mejor respuesta germinativa, incluso mayor que las semillas colocadas en agua destilada sin ningún tratamiento previo.

Se sabe también que, sin ningún tratamiento pregerminativo y en condiciones controladas, las semillas de *S. nigricans* pueden requerir de más de un mes de hidratación, período después del cual comienzan a germinar. Al estar en condiciones naturales, las semillas pasan por un proceso de endurecimiento natural que aumenta el porcentaje de germinación en condiciones de laboratorio, pero se desconoce cuáles son los factores específicos, además del agua, que permiten la germinación en condiciones naturales (Peralta-García, 2013).

III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

General

Conocer los procesos de germinación y crecimiento de *Schoenus nigricans* que pueden influir en su distribución y comportamiento en un ambiente perturbado en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México.

Particulares

- Determinar la respuesta germinativa de las semillas en condiciones naturales (en campo), controladas (en cámaras de germinación) y semicontroladas (en un invernadero).
- Evaluar y analizar la respuesta germinativa y de crecimiento de las primeras etapas de desarrollo en diferentes sustratos del Sistema Churince en el invernadero.
- Identificar, a partir de trabajos previos, si en condiciones naturales existen cambios en su cobertura y frecuencia durante un periodo de 9 años (2009-2017).

Hipótesis

1) La respuesta germinativa de las semillas colocadas en condiciones naturales, semicontroladas o controladas será diferente. Se espera que haya mayor germinación en condiciones controladas y semicontroladas debido a la constante disponibilidad de agua, y menor en condiciones naturales, donde las condiciones ambientales son más heterogéneas e impredecibles.

2) En condiciones naturales, las semillas estarán expuestas a variaciones en la disponibilidad de agua, por lo que algunas semillas se hidratarán parcialmente (endurecimiento hídrico), y en el laboratorio tendrán mayor tasa y porcentaje de germinación, así como un tiempo de inicio de la germinación menor, en comparación con las semillas control.

3) La germinación, el crecimiento y la supervivencia de las plantas en el invernadero dependerán del tipo de sustrato en el que se encuentren, habiendo una mejor respuesta en el sustrato de las abras y en la tierra negra, como se ha visto para otras especies del mismo sitio.

4) Como consecuencia de la desecación progresiva del Sistema Churince, la cobertura y la frecuencia de la especie disminuirán en el tiempo.

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio

El Valle de Cuatrociénegas se localiza en el Desierto Chihuahuense, en el estado de Coahuila, México (Figura 4.1). El 7 de noviembre de 1994 fue declarada Área Natural Protegida (ANP), con una superficie de 84,347 hectáreas, con categoría de Área de Protección de Flora y Fauna por presentar diversidad de ambientes y alta riqueza biológica, que incluye 70 especies endémicas (INE-SEMARNAP, 1999). Se localiza entre las coordenadas 26°45' y 27°00' N y 101°48' y 102°17' O, con una altitud aproximada de 740 m snm (Minckley, 1969; INE-SEMARNAP, 1999). El clima es seco semicálido, con lluvias en verano y algunas en invierno. La precipitación anual es de 211 mm, y la temporada de lluvias se presenta entre junio y septiembre, la temperatura media anual de 21.9°C, pero alcanza hasta 50°C en verano, mientras que en invierno se han registrado temperaturas bajo cero (Figuras 4.2 y 4.3) (Montiel-González *et al.*, 2018). El valle cuenta con cinco sistemas hidrológicos formados por pozas, lagunas, arroyos y ríos, y es considerado como un sitio Ramsar (la Convención sobre los humedales, que se ocupa de su conservación) debido a la importancia que estos sistemas tienen para la avifauna migratoria. El Sistema Churince es uno de los sistemas hidrológicos principales del ANP; está conformado por la Poza Bonita, la Poza Churince, el Río Churince, la Laguna Intermedia (conocida también como Los Güeros) y la Laguna Churince o Grande (Figura 4.1). Como se mencionó anteriormente, el sistema se está desecando progresivamente y actualmente la Laguna Churince y la parte final del río que desembocaba en ésta se encuentran ya sin agua (De Anda *et al.*, 2018; Pisanty *et al.*,

en prensa), mientras que el nivel de la Laguna Intermedia sigue disminuyendo (De Anda *et al.*, 2018).

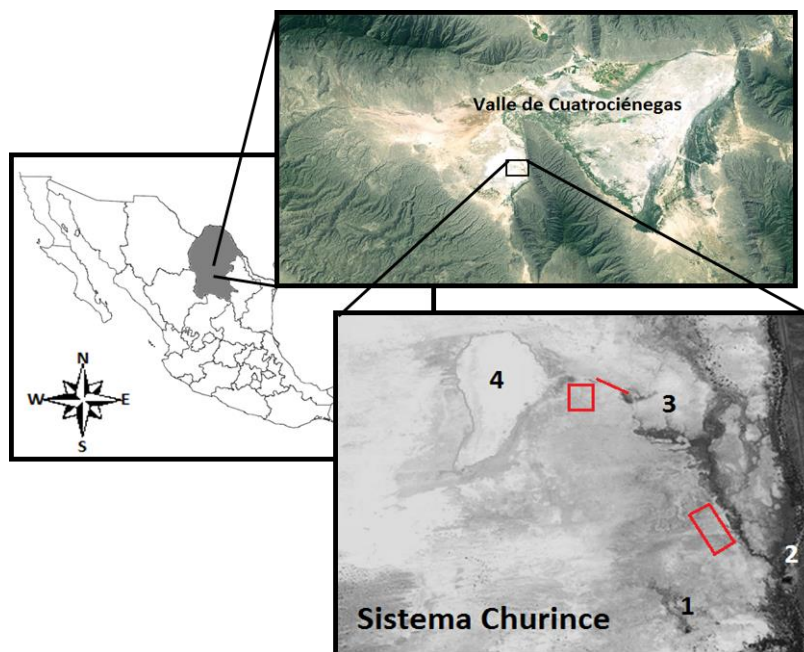


Figura 4.1. Sitio de estudio. Sistema Churince, 1. Poza Bonita, 2. Poza Churince, 3. Laguna Intermedia (conocida como Los Güeros), 4. Laguna Churince o Grande actualmente seca. Las líneas rojas marcan las zonas de trabajo.

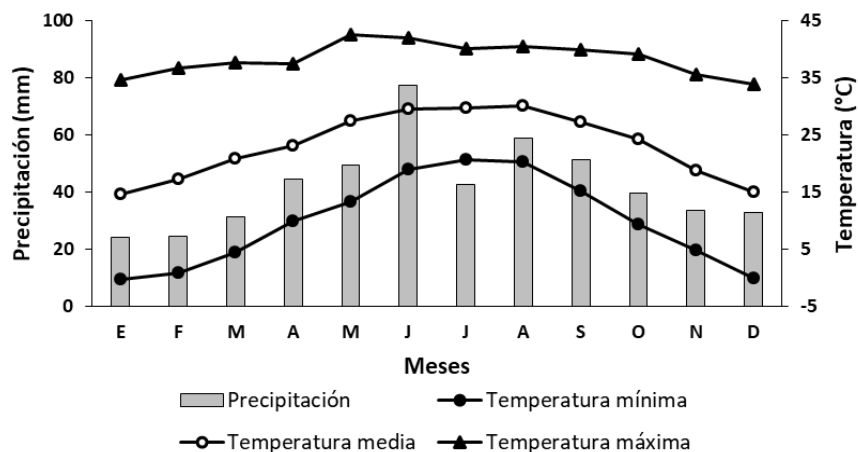


Figura 4.2. Climograma promedio (2009-2017) de Cuatrociénegas, Coahuila, México. Fuente: elaboración propia a partir de los datos de la estación climatológica Servicio

Meteorológico Nacional-Comisión Nacional del Agua ubicada a 26°59'N, 102°03'O, 740 m snm.

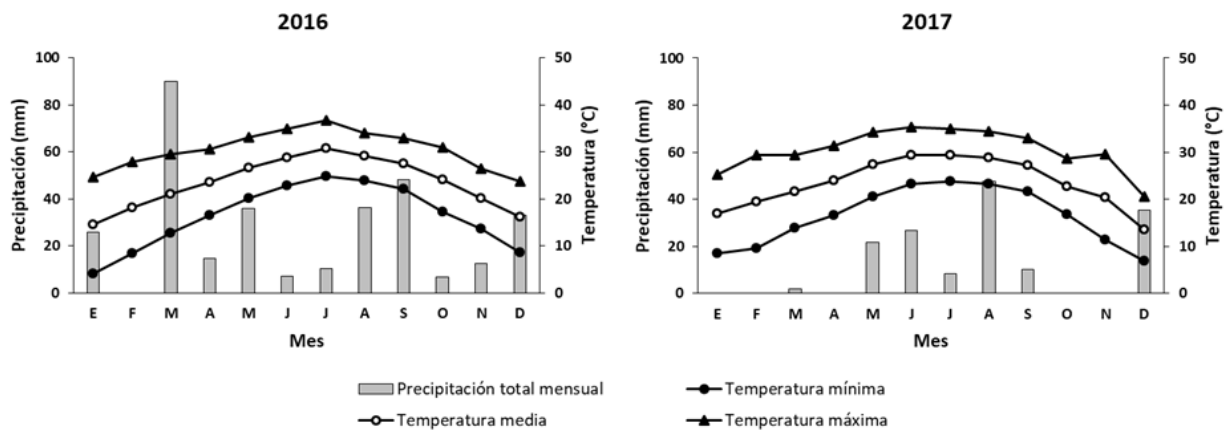


Figura 4.3. Climogramas de 2016 y 2017 de Cuatrociénegas, Coahuila, México. Fuente: elaboración propia a partir de los datos de la estación climatológica Servicio Meteorológico Nacional-Comisión Nacional del Agua ubicada a 26°59' N, 102°03' O, 740 m snm.

Debido a la diversidad de ambientes, se reconocen varios tipos de vegetación en el Valle de Cuatrociénegas (Pinkava ,1984). A continuación, se describen los tipos de vegetación que se pueden identificar en la zona donde se llevó a cabo este estudio:

- Vegetación halófila. Se establece en las zonas planas con suelos salinos, está compuesta principalmente por herbáceas de la familia Poaceae, como *Distichlis spicata* y *Sporobolus airoides*, así como por otras hierbas de hojas pequeñas y carnosas (Vela *et al.*, 2015) como *Portulaca* sp. (Portulacaceae) y *Sesuvium verrucosum* (Aizoaceae).
- Vegetación acuática. Se encuentra en los cuerpos de agua, con formas tanto enraizadas (por ejemplo, *Typha domingensis*) o flotantes (por ejemplo, *Nymphae amplia*) (INE-SEMARNAP, 1999).

- Vegetación riparia. Se distribuye alrededor de los cuerpos de agua y está principalmente compuesta por *Phragmites australis* (Poaceae), (De la Maza-Benignos, 2017) y especies de la familia Cyperaceae como *Schoenus nigricans* (Pinkava, 1984).
- Áreas sin vegetación aparente. Son zonas originalmente descritas por Pinkava (1984), en las que la cobertura vegetal es poca debido a la alta concentración de sales en el suelo. Las zonas originales se han modificado debido al disturbio, pues en algunos casos ya se incluyen zonas nuevas cuya colonización apenas inicia (por ejemplo, los lechos secos) o, por el contrario, zonas que actualmente presentan mucha más vegetación debido a que la disponibilidad de agua aumentó a consecuencia de la pérdida a nivel subsuperficial de agua, como la planicie en la que se encuentran las abras (Pisanty *et al.*, en prensa).

4.2. Especie de estudio

Schoenus nigricans L. (Cyperaceae) es una planta herbácea, perenne, cespitosa, cuyos tallos forman macollos; su altura es de 85 a 150 cm (Figura 4.4a). La especie se caracteriza porque las vainas de sus hojas basales son de color café oscuro a negro y las inflorescencias son frecuentemente oscuras (Figura 4.4b y c) (Sparling, 1968; Correll y Correll, 1972). Es una especie riparia que se encuentra cerca de marismas, ciénagas, cuerpos de agua dulce o salobre y generalmente está presente en zonas áridas y semiáridas (Correll y Correll, 1972; Diego-Pérez y González-Elizondo, 2013). Es una especie cosmopolita. En América se distribuye desde Estados Unidos hasta Sudamérica, y también se encuentra en Europa, Asia, África y Australia. En México su distribución abarca los estados de Campeche, Chiapas, Coahuila, Durango, Nuevo León, Oaxaca, San Luis Potosí, Quintana Roo y Yucatán (Martínez-Sánchez *et al.*, 2006; Diego-Pérez y González-Elizondo, 2013; González-Elizondo *et al.*, 2018).

La reproducción sexual de esta especie se da por medio de aquenios trígono-ovoides, blancos y brillantes, que miden 1.5-1.9 mm de largo y 0.8-1 mm de ancho (Sparling, 1968; Adams, 1994) (Figura 4.4d). La floración ocurre casi todo el año, más frecuentemente entre julio y noviembre (Diego-Pérez y González-Elizondo, 2013).

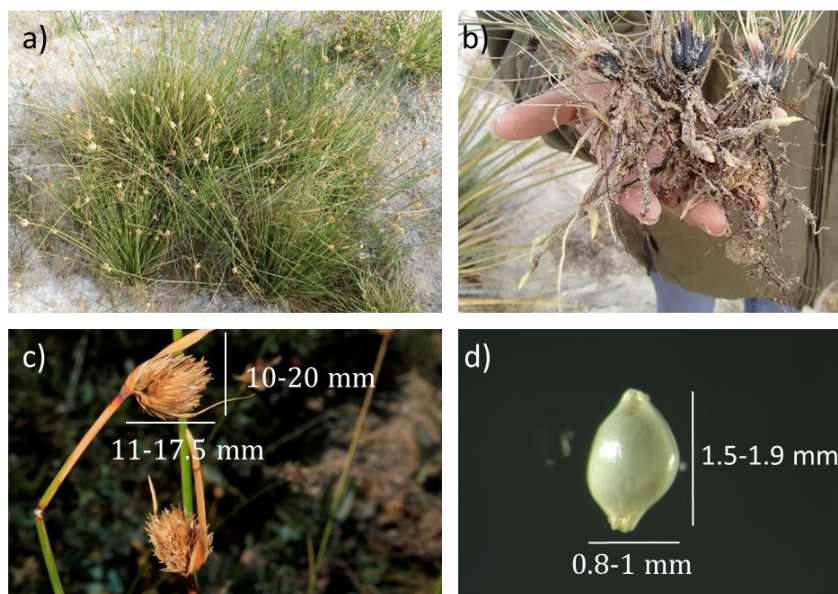


Figura 4.4. Especie de estudio. a) *Schoenus nigricans* (Foto: Cynthia Peralta), b) rizoma (Foto: Cynthia Peralta), c) inflorescencia (Foto: Israel Solano), d) aquenio (Foto: Alejandro Martínez Mena).

4.3. Colecta de semillas

Con un muestreo dirigido realizado en agosto de 2016 se recolectaron frutos maduros de aproximadamente 100 individuos de *S. nigricans*. Los frutos se almacenaron en bolsas de papel estraza y posteriormente en el laboratorio se separaron los aquenios (a los que nos referiremos de aquí en adelante como semillas, dado que en cada uno hay sólo una semilla). Una parte de las semillas fue colocada en bolsas de papel glassine y se almacenó en un sitio fresco y oscuro, para usarlas posteriormente como controles, mientras que la otra parte se utilizó para realizar los experimentos de germinación que se detallan a continuación.

4.4. Efecto de la luz

Se utilizó un total de 200 semillas recién colectadas, las cuales fueron repartidas y sembradas, en 10 cajas de Petri, en grupos de 20 semillas en cada caja, en un sustrato de agar al 0.8% (*i.e.*, la unidad experimental es una caja de Petri con 20 semillas). Cinco cajas fueron expuestas a la luz, mientras que las otras cinco fueron forradas con dos

capas de papel aluminio, con la finalidad de evitar el paso de la luz. Las cajas se colocaron en una cámara de germinación (NuAire™ 1-3 6LL serie 3558.01.02D Fernbrook Lane Plymouth MN, USA), con un régimen térmico de 18/32 °C (18/6 h respectivamente) y un fotoperíodo de 12:12 h de luz-oscuridad, con las temperaturas más altas correspondientes a las horas de luz y las más bajas a las de oscuridad. Todas las cajas de Petri se sellaron con plástico flexible con la finalidad de evitar la desecación del agar, y las cajas se rotaron de posición dentro de la cámara de germinación tres días a la semana, con el objetivo de que todas las cajas estuvieran expuestas a las mismas condiciones.

La germinación de las semillas que estuvieron expuestas a la luz se registró tres veces a la semana, y para las semillas que permanecieron en la oscuridad el registro se hizo cuatro meses después de haber sido sembradas. El tiempo que las semillas permanecieron en la oscuridad se determinó con base en experimentos previos, a partir de los cuales se sabe que sin algún tratamiento pregerminativo, la germinación comienza después de un mes de la siembra (Peralta-García, 2013).

La probabilidad de germinación en la luz y en la oscuridad se calculó con una regresión logística (un modelo lineal generalizado), que considera una distribución binomial de los datos y una función de enlace logit, con el paquete estadístico JMP 10 (SAS Institute Inc.).

4.5. Germinación en condiciones naturales y en laboratorio

Antes del montaje del experimento se realizó un recorrido por la zona de estudio y se eligieron cuatro sitios para llevar a cabo la prueba de germinación en condiciones naturales. Estos sitios fueron: 1) zona de las abras de la parte terminal del Sistema Churince (última parte del río antes de la desembocadura), 2) zona de las abras de la Laguna Intermedia, 3) el lecho seco del río, y 4) la planicie que se extiende del lado de la ribera sur del río (Figuras 4.5a-d). Se eligieron cuatro abras en cada una de las dos zonas en las que se presentan estos hundimientos. Cabe mencionar que para los fines de este trabajo las abras fueron consideradas como equivalentes entre sí, aún cuando no pueden considerarse réplicas en el sentido estricto, dado que se ha documentado

que representan ambientes discretos que son colonizados por el mismo grupo de especies (Pisanty *et al.*, 2013; Pisanty *et al.*, en prensa).

Un total de 6000 semillas se repartieron al azar en 300 bolsas de tela organza de un tamaño aproximado de 5×7 cm, de esta manera se obtuvieron las unidades experimentales, correspondientes a una bolsa de organza con 20 semillas de *S. nigricans*. La distribución de las bolsas se realizó de la siguiente manera: 30 en cada una de las cuatro abras de la zona terminal del Sistema Churince (a la que nos referiremos como Laguna Churince) = 120 bolsas, 30 en cada una de las cuatro abras de la Laguna Intermedia = 120 bolsas, 30 en el lecho seco del río y 30 en la planicie (Figuras 4.5a-d). Las bolsas se fijaron al sustrato, sin ser enterradas, con clavos de tres pulgadas y se marcaron con etiquetas de aluminio para su identificación. Este experimento se inició en octubre de 2016, con semillas de un mes de edad.

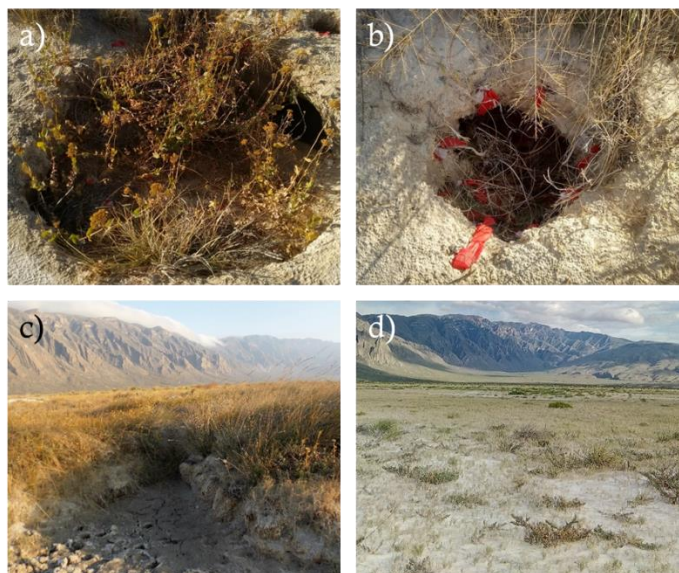


Figura 4.5. Sitios experimentales para la determinación de la germinación en condiciones naturales en la parte terminal del Sistema Churince, Cuatrociénegas, Coahuila, México. a) y b) abras (hundimientos diferenciales) originadas por la dispersión del suelo debida a la pérdida de agua a nivel subsuperficial, c) lecho seco del río, d) planicie.

Las bolsas fueron recuperadas bimestralmente de manera aleatoria en cada uno de los sitios durante un año. Las bolsas recuperadas se trasladaron al laboratorio para determinar el número de semillas que germinaron en condiciones naturales. Las semillas que no germinaron en las bolsas, denominadas como semillas recuperadas de aquí en adelante, se colocaron en cajas de Petri de 60×15 mm, con un sustrato de agar (concentración al 0.8 %) y se introdujeron a una cámara de germinación a fin de evaluar su respuesta germinativa bajo las mismas condiciones de luz y temperatura que en la prueba del efecto de la luz. Al mismo tiempo se sembró un número equivalente de semillas que se mantuvieron almacenadas en el laboratorio, que fungieron como control.

Para estimar las probabilidades de germinación se realizó una serie de regresiones logísticas con el paquete estadístico JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc.). Los factores analizados fueron: 1) el efecto del tipo de almacenamiento (en el laboratorio o en condiciones naturales), 2) el efecto del sitio de almacenamiento, que incluyen cinco sitios en total, cuatro en condiciones naturales (planicie, lecho seco del río, abras de la Laguna Churince y abras de la Laguna Intermedia) y el laboratorio), 3) el efecto del tiempo de almacenamiento (el tiempo que las semillas se mantuvieron almacenadas en los cinco sitios), y 4) el efecto de la interacción entre el sitio y el tiempo de almacenamiento.

Tasa máxima de germinación y tiempo de inicio de la germinación en el ambiente controlado

Los porcentajes acumulados de germinación de cada una de las réplicas fueron transformados a arcoseno (Zar, 2014) y posteriormente se ajustaron a las siguientes ecuaciones con en el programa TableCurve 2D versión 5.01.03 (SYSTAT Software Inc.)

$$y = a / [1 + be^{-cx}]$$

$$y = a / [1 + bx^c]$$

Donde: a = máxima germinación, b = pendiente, c = coeficiente de forma de la curva, x = tiempo, e = base de los logaritmos naturales (\ln).

A partir de los ajustes de las curvas de germinación se obtuvo la primera derivada máxima con la cual se estimó la tasa máxima de germinación. El tiempo de inicio de la germinación se obtuvo a partir del primer día en el que hubo germinación, es decir, en el que emergió la primera radícula. La tasa máxima de germinación y el tiempo de inicio de la germinación se evaluaron mediante un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución Poisson y función de enlace logarítmica. Se analizó el efecto de los siguientes factores: 1) el tipo de almacenamiento (en el laboratorio o en condiciones naturales), 2) el sitio de almacenamiento, que incluye cinco sitios en total, cuatro en condiciones naturales (planicie, lecho seco del río, abras de la Laguna Churince y abras de la Laguna Intermedia) y el laboratorio), 3) el tiempo de almacenamiento (el tiempo que las semillas se mantuvieron almacenadas en los cinco sitios), y 4) la interacción entre el sitio y el tiempo de almacenamiento.

4.6. Germinación en el invernadero

La germinación se evaluó en 6 diferentes tipos de sustrato, de los cuales cuatro provenían del sitio de estudio (lecho seco del río, abras de la Laguna Churince, desembocadura seca del río y ribera del río) y dos son comerciales: tierra negra (Miracle Gro® Moisture Control® Potting Mix; NH₃-N 0.113%, NO₃-N 0.097%, P₂O₅ 0.11%, K₂O 0.16%) y arena sílica. Los suelos se colectaron desde la superficie hasta 30 cm de profundidad, y fueron guardados en bolsas negras de plástico. Posteriormente, estas muestras fueron esterilizadas en una autoclave (Yamato Scientific) a una temperatura de 125°C durante 25 minutos, a fin de evitar la germinación de semillas que pudieran estar presentes en el suelo. En el invernadero, se sembraron cinco semillas de *S. nigricans* en cada una de las 50 macetas de plástico de 9.5 cm de diámetro, que fungieron como unidades experimentales. Se contó con 5 réplicas por sustrato. Las semillas se colocaron en la superficie del sustrato sin enterrarlas, y se regaron a saturación tres veces a la semana. Las macetas se colocaron en bandejas de plástico con un nivel de agua de aproximadamente cinco centímetros (Figura 4.6). Una vez sembradas, las semillas se revisaron diariamente y a partir de que comenzaron a germinar los datos se registraron tres veces a la semana. Las macetas y las bandejas se cambiaron aleatoriamente de posición una vez a la semana a fin de evitar efectos

puntuales debidos a su posición dentro del invernadero. Los datos de temperatura media, mínima y máxima del invernadero se midieron diariamente con un registrador de datos (HOBO Pro V2, Onset Computer Corporation, Pocasset, MA, USA) (Figura 4.7).



Figura 4.6. Experimento de germinación y crecimiento de *Schoenus nigricans* en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM.

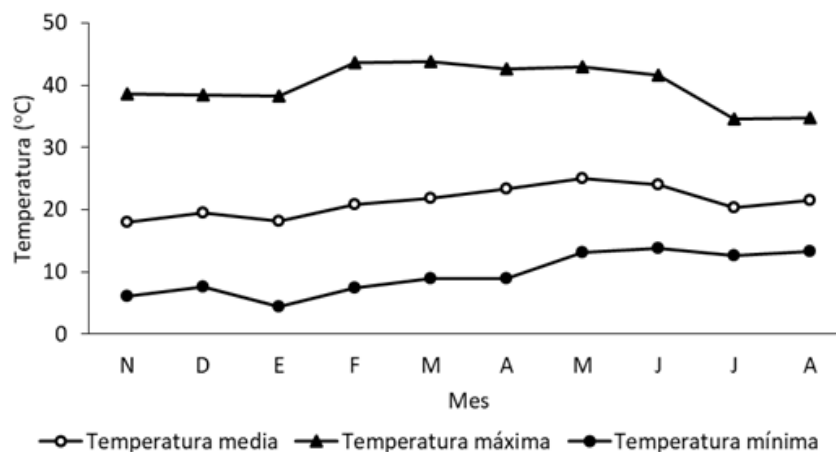


Figura 4.7. Temperaturas mensuales promedio registradas en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, a lo largo del período experimental (noviembre 2016 - agosto 2017).

La tasa máxima de germinación se obtuvo a partir de los porcentajes transformados a arcoseno (Zar, 2014) y posteriormente ajustados con en el programa

TableCurve 2D versión 5.01.03 (SYSTAT Software Inc.). El tiempo de inicio de la germinación se obtuvo a partir del primer día en el que hubo germinación.

Las diferencias entre los porcentajes de germinación fueron analizadas con pruebas de Kruskal-Wallis (Zar, 2014) en el paquete estadístico Statgraphics Centurion XVI.I. Las tasas máximas y el tiempo de inicio de la germinación entre los seis sustratos fueron analizadas con un GLM.

4.7. Crecimiento y supervivencia

A partir de la prueba de germinación en el invernadero, la primera planta obtenida en cada una de las réplicas de los diferentes sustratos fue medida semanalmente a partir de una semana de haber emergido (Figura 4.8a). Durante 6 meses se registró la altura del tallo más alto de cada planta (mm), desde su base con un vernier digital (Truper®). El número de plantas medidas dependió de la emergencia en cada sustrato (arena sílica = 36, abras = 17, ribera = 12, tierra negra = 11, lecho = 6, desembocadura = las plantas no sobrevivieron). Las alturas registradas en el tiempo fueron transformadas a su logaritmo natural y posteriormente ajustadas con en el programa TableCurve 2D versión 5.01.03 (SYSTAT Software Inc.), con lo que se obtuvo la primera derivada máxima de la curva. A partir de este dato se estimaron las tasas máximas de crecimiento relativo ($\text{mm mm}^{-1} \text{ día}^{-1}$, Hunt, 1982) de *S. nigricans*. También se calculó la altura promedio final (mm).

Se cosechó un número variable de plantas de 13 semanas de edad, de cada sustrato (arena sílica = 9, abras = 3, ribera = 8, lecho = 2, tierra negra = 7). Los tallos y las raíces fueron separados y colocados individualmente en bolsas diferentes de papel glassine. Las muestras fueron colocadas en un horno (Felisa®) a 80°C durante 48 horas. Transcurrido este tiempo, las muestras se pesaron en una balanza analítica (Mettler Toledo®, modelo XP6, serie B524048633, Greifensee, Suiza) para obtener el peso seco de cada una de las partes. Con los pesos obtenidos se cuantificó la biomasa total de las plantas (g) y se determinó la proporción raíz/parte aérea (biomasa de la raíz/biomasa del tallo).

A partir del momento de su formación, se registró también el número de tallos y brotes laterales secundarios (*tillers*) (Figura 4.8b) de 92 plantas que crecieron en los

diferentes sustratos, con distintas edades (arena sílica y abras = 21 semanas, ribera = 16 semanas, lecho = 13 semanas, tierra negra = 15 semanas).

La supervivencia de las plantas en los diferentes sustratos se evaluó con el número de plántulas que sobrevivieron hasta la semana 13.

El efecto del tipo de sustrato sobre la tasa máxima de crecimiento relativo de plantas de 13 semanas se analizó con un Análisis de Varianza de una vía (ANOVA). Para los demás parámetros (altura promedio, biomasa total y proporción raíz/vástago) se evaluó el efecto del tipo de sustrato, a las 13 semanas, con una prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 2014). Finalmente la supervivencia se analizó con una regresión logística.

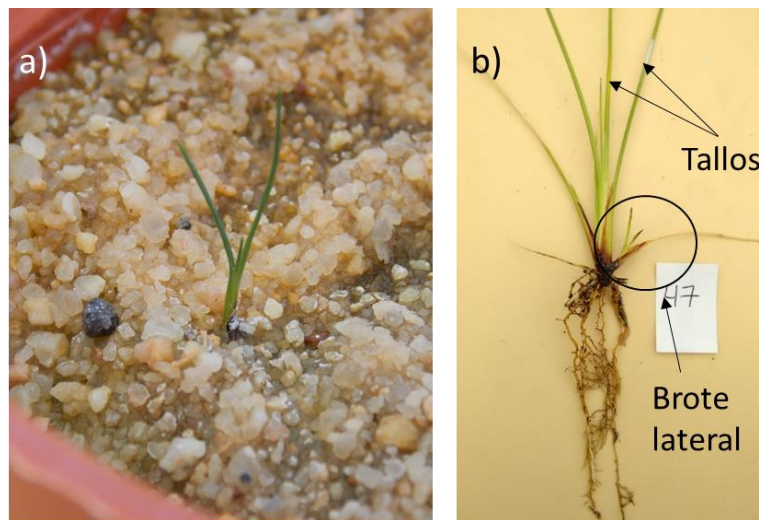


Figura 4.8. Crecimiento en condiciones de invernadero. a) Plántula de *Schoenus nigricans* en arena sílica, b) formación de tallos y brotes laterales secundarios.

4.8. Análisis retroactivo del cambio de cobertura y frecuencia en condiciones naturales

Pérez y Sosa (2009), Rodríguez-Sánchez (2014), Peña (en prep.), Escobar (2019) y Pisanty *et al.* (en prensa) registraron la cobertura, la riqueza y la frecuencia de las especies riparias colonizadoras de un total de 247 abras ubicadas en la parte terminal del Sistema Churince, que fueron censadas entre enero de 2008 y septiembre de 2017. En el presente trabajo se recopilaron los datos específicos de *S. nigricans* que abarcan

desde 2009 hasta 2017 para evaluar el comportamiento de la especie en el tiempo y, con ello, su respuesta a la perturbación del Sistema Churince.

La cobertura de *S. nigricans* fue aproximada a un área elíptica y calculada con la fórmula correspondiente, utilizando las medidas del largo y el ancho de cada individuo presente en las abras (Pérez y Sosa, 2009; Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2014; Peña (en prep.) y Escobar (2019). Para cada periodo se utilizó la cobertura absoluta de *S. nigricans*, sin referirla al área de las abras, y se calculó la frecuencia, obtenida a partir del número total de abras en las que estuvo presente la especie. Para la cobertura absoluta se realizó una transformación logarítmica de los datos ($\log(x+1)$) (Zar, 2014) y se analizó con una regresión lineal para ver si existe una relación entre ella y el tiempo. Además, se hizo un análisis de Kruskal-Wallis para determinar diferencias entre años de muestreo. Para la frecuencia también se realizó una transformación ($\sqrt{x+0.5}$) (Zar, 2014) y posteriormente los datos se analizaron con un GLM para las diferencias entre los años de muestreo.

V. RESULTADOS

5.1. Efecto de la luz

Las semillas de *S. nigricans* germinaron en luz y en oscuridad, aunque en condiciones de luz la proporción de germinación fue significativamente mayor (0.86 ± 0.02) que la que germinó en la oscuridad (0.64 ± 0.008) ($Wald \chi^2 = 12.15, g.l. = 1, p = 0.0005$) (Figura 5.1). Las semillas que estuvieron expuestas a la luz germinaron después de 27 días de haber sido sembradas. Este dato no se determinó en condiciones de oscuridad, pues las cajas permanecieron cubiertas continuamente durante cuatro meses.

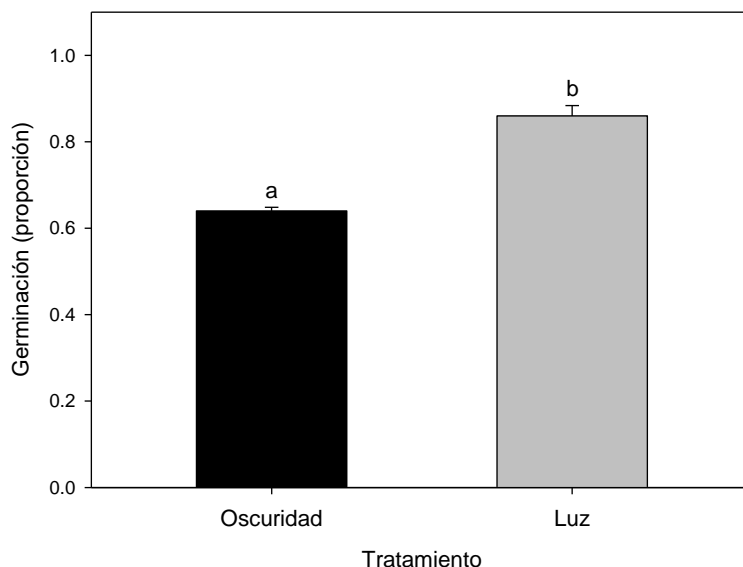


Figura 5.1. Proporción de germinación de las semillas de *Schoenus nigricans* en condiciones de luz u oscuridad obtenida cuatro meses después de la siembra. N = 200 semillas. Las letras diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

5.2. Germinación en condiciones naturales

La germinación en condiciones naturales fue baja (0.013 - 0.051) (Figura 5.2) y sólo ocurrió en dos de las cuatro abras seleccionadas cerca de la Laguna Intermedia, en las cuales, a comparación de los demás sitios, hubo presencia de agua - siempre escasa - o al menos de suelo húmedo a lo largo del estudio.

El tiempo que las semillas estuvieron almacenadas en condiciones naturales tuvo un efecto significativo sobre la proporción de germinación ($Wald \chi^2 = 17.26, g.l. = 5, p = 0.004$). De acuerdo con este resultado, la mayor proporción se observó en las semillas sembradas en abril y septiembre (0.051 y 0.047 respectivamente) seguida de las de junio (0.03), sin diferencias significativas entre sí. La proporción de germinación en junio mostró un comportamiento intermedio, que tampoco difirió de las proporciones de germinación más bajas que fueron obtenidas en noviembre, enero y agosto (0.013, 0.013 y 0.016, respectivamente) (Figura 5.2).

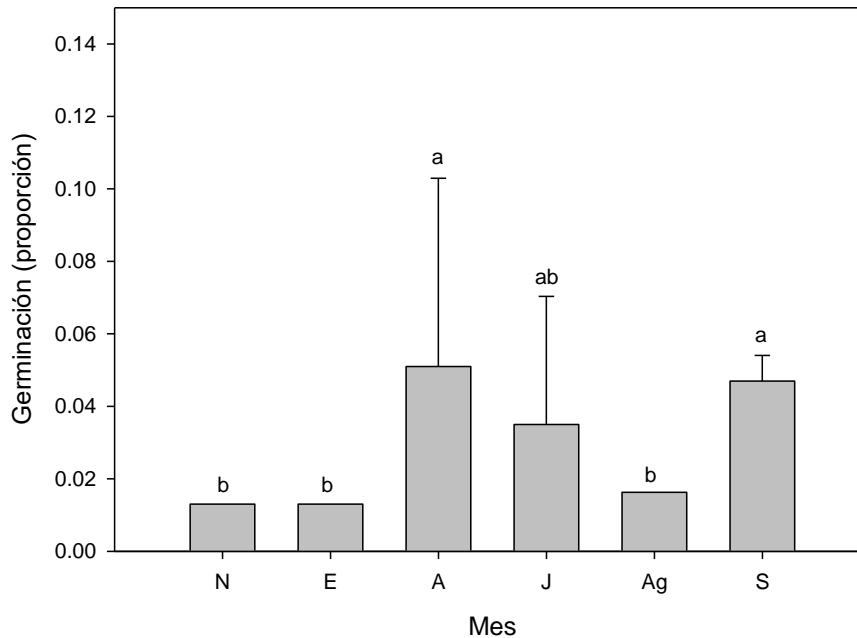


Figura 5.2. Proporción de germinación de las semillas de *Schoenus nigricans* en condiciones naturales, en la parte terminal del Sistema Churince, Cuatrociénegas, Coahuila, México, en cada uno de los meses de recuperación. N= noviembre (2016) y E= enero, A= abril, J= junio, Ag= agosto y S= septiembre (2017). Las letras diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas entre meses ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

5.3. Germinación de las semillas control y de las semillas recuperadas

5.3.1. Proporción de germinación

En todos los sitios y meses las proporciones de germinación fueron mayores a 0.75 (Figura 5.3). De acuerdo al tipo de almacenamiento, las semillas control mostraron proporciones de germinación significativamente mayores que las recuperadas ($Wald \chi^2 = 4.99, g.l. = 1, p = 0.02$). Al considerar en el análisis el sitio de almacenamiento (cinco en total, cuatro en condiciones naturales y el laboratorio) no se observó un efecto significativo en las proporciones de germinación ($Wald \chi^2 = 8.02, g.l. = 4, p = 0.09$). La proporción de germinación estuvo influenciada por el tiempo de almacenamiento ($Wald \chi^2 = 43.17, g.l. = 5, p < 0.0001$) y su interacción con el sitio de almacenamiento ($Wald \chi^2 = 32.70, g.l. = 20, p = 0.03$). Las mayores proporciones de germinación se

obtuvieron en los meses de abril, enero y septiembre y los valores máximos correspondieron al lecho seco del río y a la planicie, ambos en junio (0.96 ± 0.04 y 0.95 ± 0.02 , respectivamente), mientras que las menores proporciones se dieron en agosto, con los valores más bajos en la planicie y en el lecho seco del río (0.75 ± 0.01 y 0.76 ± 0.04 , respectivamente) (Figura 5.3).

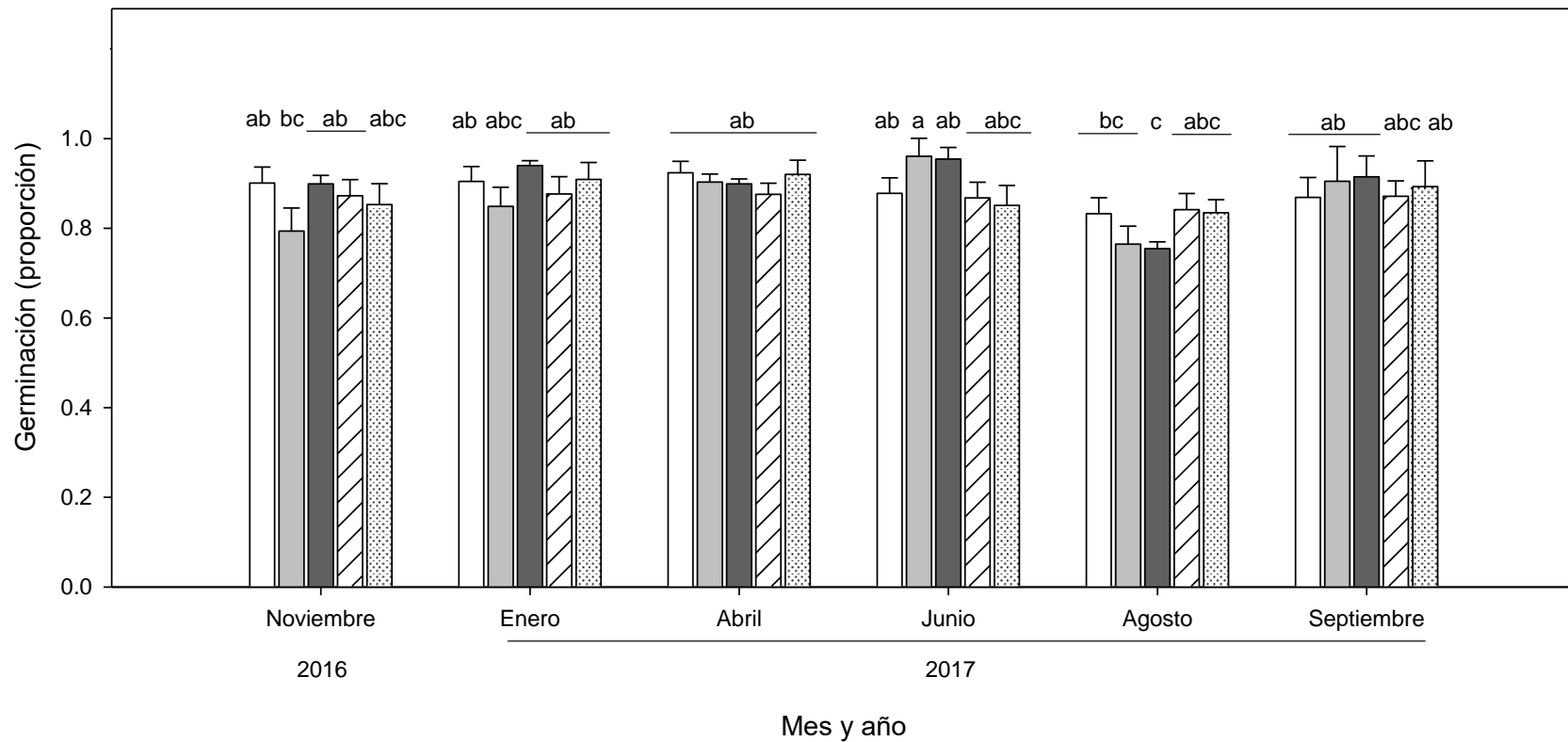


Figura 5.3. Proporción de germinación de las semillas de *Schoenus nigricans* en condiciones controladas, después de su almacenamiento en el laboratorio y en condiciones naturales en cuatro sitios distintos del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México. Los meses corresponden al momento de la recuperación de las semillas y su inmediata siembra. Las letras diferentes indican diferencias significativas debido a la interacción entre sitios y tiempos de almacenamiento ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

5.3.2. Tasa máxima de germinación

La tasa máxima de germinación de las semillas recuperadas fue significativamente mayor que la de las semillas control en todos los meses ($\chi^2 = 81.87, g.l. = 1, p < 0.0001$). Las tasas de germinación difirieron significativamente de acuerdo al sitio donde las semillas fueron almacenadas (en el laboratorio y en los cuatro sitios en condiciones naturales) ($\chi^2 = 106.86, g.l. = 4, p < 0.0001$), al tiempo de almacenamiento en dichos sitios ($\chi^2 = 34.29, g.l. = 5, p < 0.0001$), así como a la interacción de ambos factores ($\chi^2 = 55.49, g.l. = 20, p < 0.0001$). En los dos primeros meses la velocidad de germinación en los cinco sitios de recuperación fue baja y con poca variación ($1.63 - 3.22\% d^{-1}$), sin diferencias significativas ente entre sí (Figura 5.4). Sin embargo, a partir de abril la velocidad de germinación de las semillas recuperadas, particularmente las del lecho seco del río, la planicie y la Laguna Intermedia, comenzaron a ser mayores y más variables, hasta alcanzar los valores máximos entre agosto y septiembre ($7.07 \pm 2.52\% d^{-1}$ lecho, $3.97 \pm 0.88\% d^{-1}$ planicie, $7.65 \pm 12.87\% d^{-1}$ Laguna Intermedia) (Figura 5.4). Por su parte las semillas recuperadas de la Laguna Churince y las control mantuvieron una velocidad baja a lo largo del tiempo ($1.50 - 2.93\% d^{-1}$) y con poca variación (Figura 5.4).

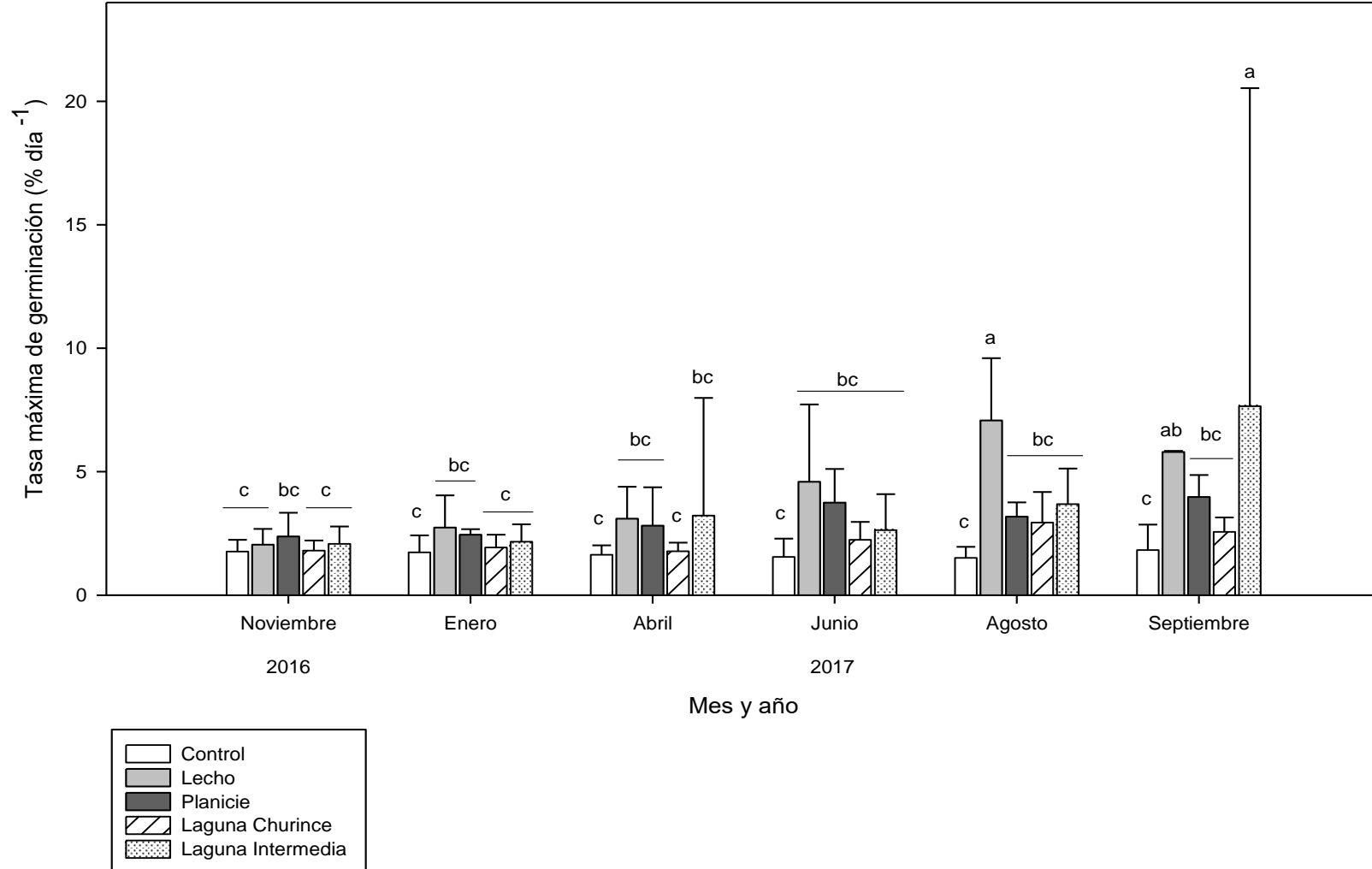


Figura 5.4. Tasa máxima de germinación de las semillas de *Schoenus nigricans* en condiciones controladas, después de su almacenamiento en el laboratorio y en condiciones naturales en cuatro sitios distintos del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México. Los meses corresponden al momento de la recuperación de las semillas y su inmediata siembra. Las letras diferentes indican diferencias significativas debido a la interacción entre sitios y tiempos de almacenamiento ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

5.3.3. Tiempo de inicio de la germinación

El tiempo de inicio de la germinación fue significativamente mayor en las semillas control que en las semillas recuperadas en todos los meses de recuperación ($\chi^2 = 494.24$, $g.l. = 1$, $p < 0.0001$). Los tiempos de inicio difirieron significativamente de acuerdo al sitio de almacenamiento (en el laboratorio y en las cuatro condiciones naturales) ($\chi^2 = 568.31$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$), al tiempo de almacenamiento en dichos sitios ($\chi^2 = 35.42$, $g.l. = 5$, $p < 0.0001$) y a la interacción de ambos factores ($\chi^2 = 148.76$, $g.l. = 20$, $p < 0.0001$). En las semillas control, el tiempo requerido para comenzar a germinar aumentó a partir de la recuperación de junio, hasta obtener su valor máximo en la de septiembre, que fue el tiempo significativamente más largo de todos (42.71 ± 11.19 días) (Figura 5.5). Este resultado contrastó con el comportamiento de las semillas recuperadas de los cuatro sitios, ya que entre los primeros dos y tres meses las semillas requirieron de más días para comenzar a germinar (entre 22 y 31 días), mientras que el tiempo se fue acortando entre los últimos dos y tres meses (17 y 24 días).

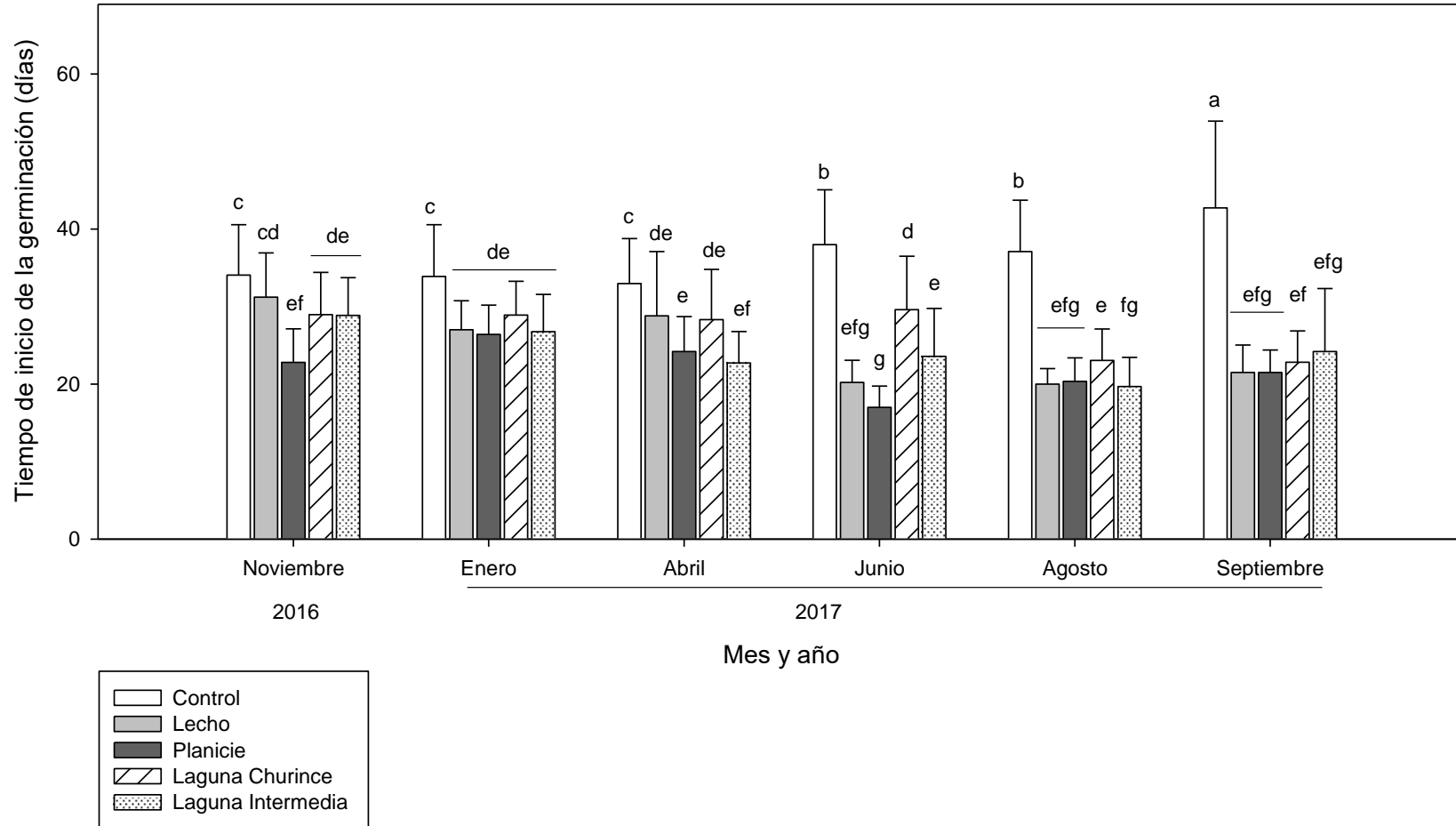


Figura 5.5. Tiempo de inicio de la germinación de las semillas de *Schoenus nigricans* en condiciones controladas, después de su almacenamiento en el laboratorio y en condiciones naturales en cuatro sitios distintos del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México. Los meses corresponden al momento de la recuperación de las semillas y su inmediata siembra. Las letras cursivas diferentes indican diferencias significativas debido a la interacción entre sitios y tiempos de almacenamiento ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

5.4. Germinación en invernadero

Los porcentajes de germinación en los seis sustratos fueron significativamente diferentes entre sí ($H = 119.48$, $p < 0.05$). El porcentaje más alto se registró en la arena sílica, donde alcanzó un valor de $53.6 \pm 1.23\%$ (Figura 5.6), mientras que en los otros cinco sustratos la germinación fue menor a 20%. Entre estos últimos, el porcentaje de germinación fue significativamente mayor en el sustrato de las abras ($18 \pm 1\%$) y menor en el lecho del río ($7.2 \pm 0.65\%$) y en el de la desembocadura ($2.8 \pm 0.40\%$), que fue el más bajo de todos. En la tierra negra se obtuvo un porcentaje intermedio que, a excepción de la arena sílica, no se diferenció de los otros sustratos (Figura 5.6).

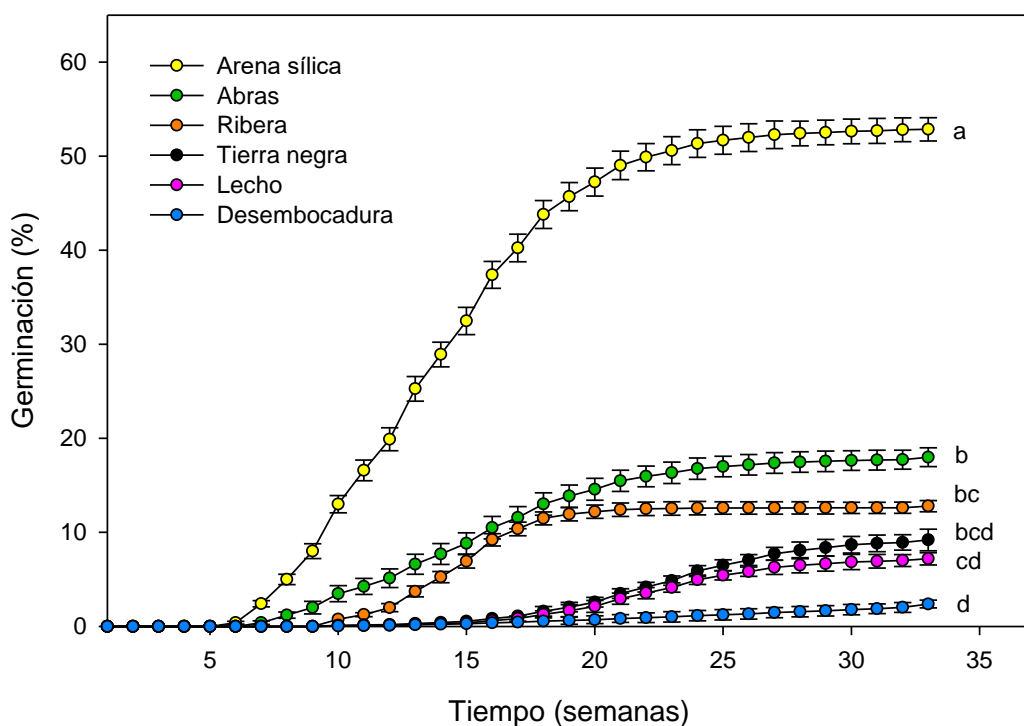


Figura 5.6. Porcentaje acumulado de germinación de las semillas de *Schoenus nigricans* en cuatro sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México y dos sustratos comerciales en el invernadero. Las letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

La tasa máxima de germinación y el tiempo de inicio de la germinación difirieron significativamente entre los seis sustratos ($\chi^2 = 1361.54$, $g.l. = 5$, $p < 0.0001$; $\chi^2 = 923.6$,

$g.l. = 5, p < 0.0001$, respectivamente) (Figura 5.7a y b). Las mayores tasas de germinación y el mayor tiempo requerido para comenzar a germinar correspondieron a la desembocadura ($122.11 \pm 40.92\% d^{-1}$, 183.83 ± 43.47 días, respectivamente), al lecho seco del río ($91.10 \pm 30.65\% d^{-1}$, 149.53 ± 31.69 días, respectivamente) y a la tierra negra ($78.43 \pm 38.15\% d^{-1}$, 150.25 ± 31.18 días, respectivamente), sin diferencias significativas entre sí. La menor tasa y el menor número de días requeridos para comenzar a germinar fueron obtenidos en la arena sílica ($29.71 \pm 52.00\% d^{-1}$, 85.60 ± 46.53 días, respectivamente). Finalmente, se identificó un grupo con tasas y tiempos de inicio de la germinación intermedios, conformado por las abras ($50.99 \pm 41.13\% d^{-1}$, 115.26 ± 44.93 días, respectivamente) y la ribera ($49.39 \pm 43.91\% d^{-1}$, 105.13 ± 29.65 días, respectivamente), sin diferencias significativas entre sí.

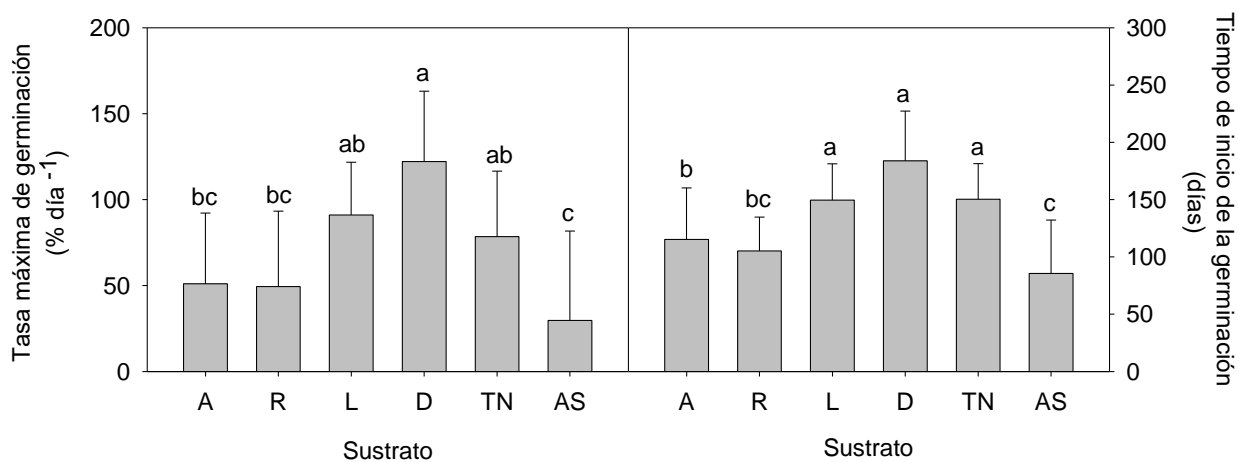


Figura 5.7. a) Tasa máxima de germinación ($\% d^{-1}$) de las semillas *Schoenus nigricans* en seis diferentes sustratos, b) tiempo de inicio de la germinación (días) en invernadero (número de días transcurridos desde la siembra en el invernadero hasta la emergencia de la primera radícula.). A = abras; R = ribera; L= lecho seco del río Churince; D = desembocadura; TN = tierra negra; AS = arena sílica. Las letras diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

5.5. Crecimiento

Sólo una de las tres plántulas que emergieron en el sustrato de la desembocadura del río sobrevivió, por lo que solamente se presentan los análisis para los otros cinco sustratos.

Altura y tasa relativa de crecimiento

A las 13 semanas la altura promedio fue significativamente diferente entre los cinco sustratos ($H = 12.736$, $p = 0.0126$), siendo mayor la obtenida en tierra negra (108.27 ± 23.24 mm) y que difirió significativamente de las alturas alcanzadas en los demás sustratos (67.08 - 73.01 mm) (Figura 5.8). Sin embargo, las tasas máximas de crecimiento de la altura no fueron significativamente distintas ($F = 0.79$, $p = 0.53$) (Figura 5.9).

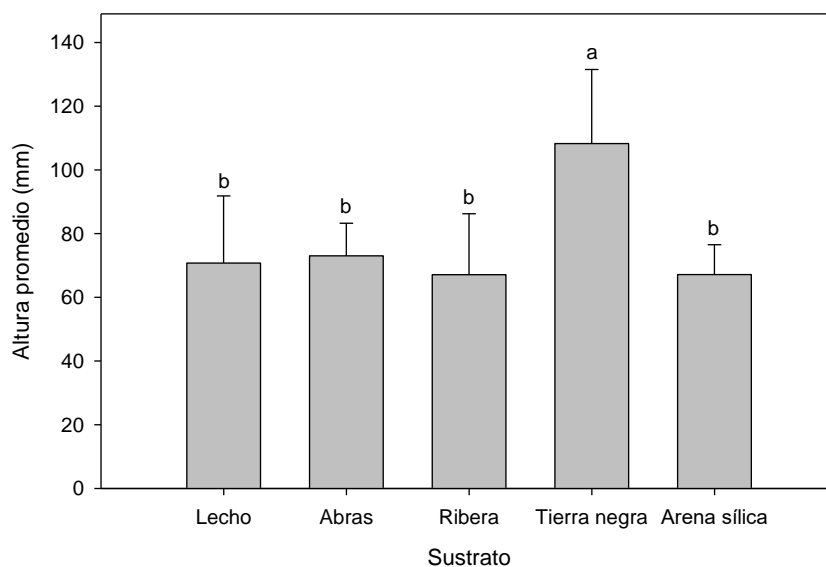


Figura 5.8. Altura promedio (mm) de las plantas de 13 semanas de edad de *Schoenus nigricans* en tres sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México y dos sustratos comerciales. N = 82. Las letras diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas entre sustratos ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

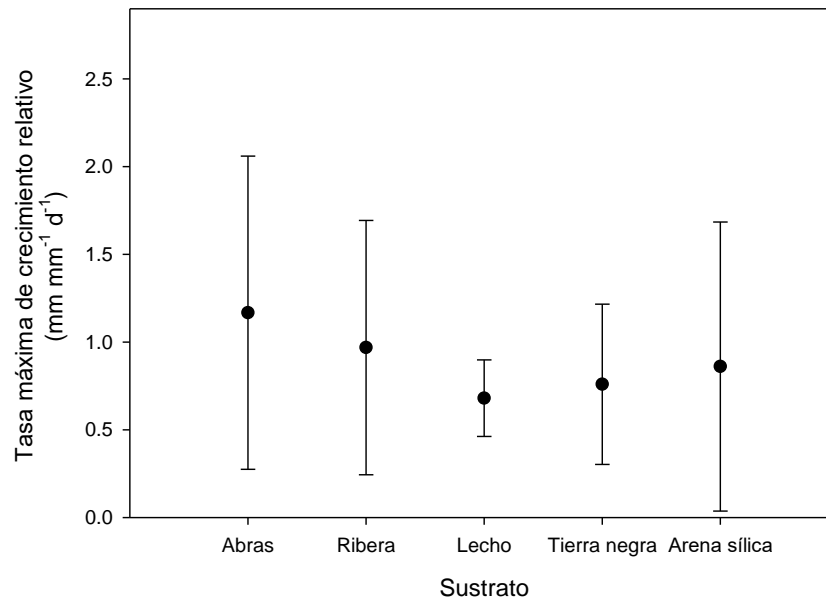


Figura 5.9. Tasas máximas de crecimiento relativo de la altura ($\text{mm mm}^{-1} \text{d}^{-1}$) de las plantas de 13 semanas de edad de *Schoenus nigricans* en tres sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México y dos sustratos comerciales, en el invernadero. $N = 82$. No se observan diferencias significativas ($p > 0.05$). Media \pm 1 D.E.

Asignación de biomasa

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre la biomasa acumulada por las plantas de 13 semanas de edad que crecieron en el invernadero en cinco sustratos ($H = 14.06$, $p = 0.007$). La biomasa fue significativamente mayor en las plantas que crecieron en tierra negra (0.03 ± 0.01 g), seguida de la de los demás sustratos, que no difirieron significativamente entre sí ($0.008 - 0.01$) (Figura 5.10).

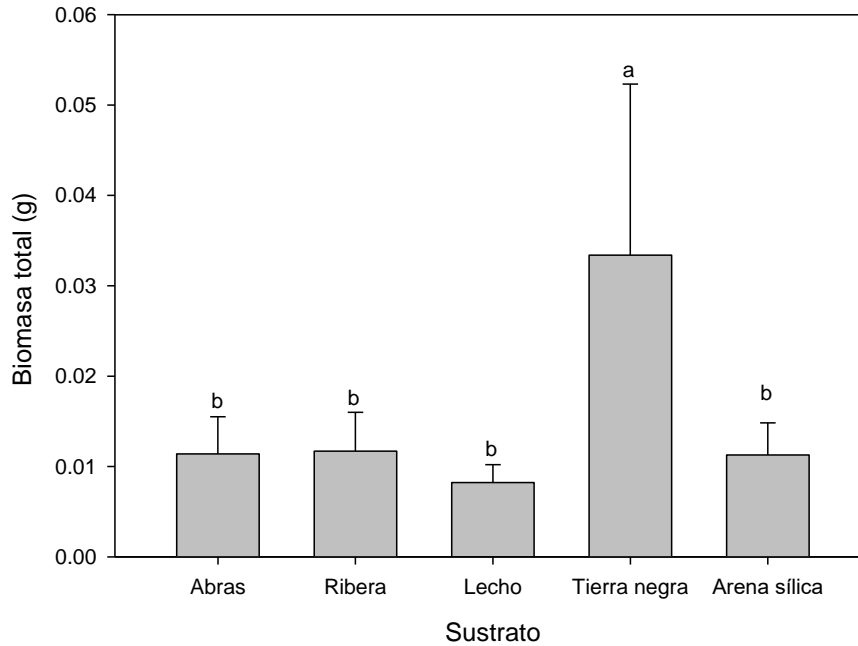


Figura 5.10. Biomasa total (g) de las plantas de 13 semanas de edad de *Schoenus nigricans* en tres sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México y dos sustratos comerciales. N = 29. Las letras diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas entre sustratos ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

Proporción raíz/parte aérea

El cociente obtenido en los cinco sustratos difirió significativamente ($H = 14.77$, $p = 0.005$) (Figura 5.11), siendo mayor a 1 en arena sílica (1.82 ± 2.99), seguido de los demás sustratos, que no difirieron entre sí y que tuvieron un cociente menor a 1 ($0.09 - 0.38$).

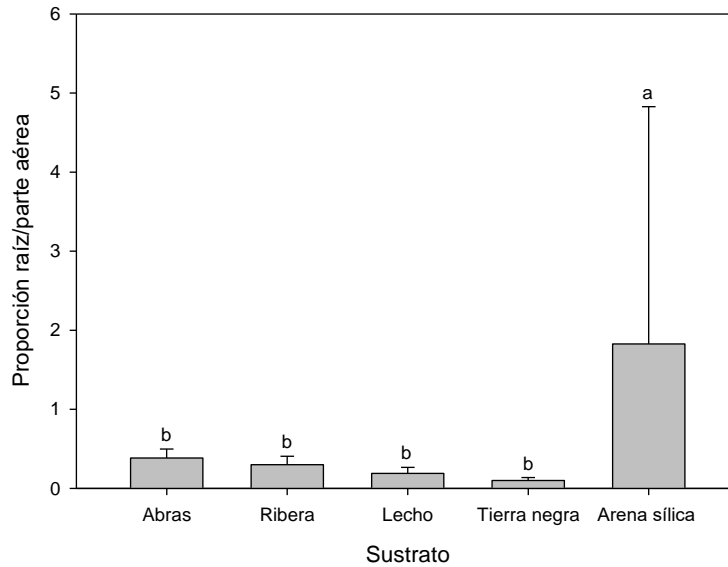


Figura 5.11. Proporción raíz/parte aérea de las plantas de 13 semanas de edad de *Schoenus nigricans* en tres sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México y dos sustratos comerciales. N = 29. Las letras diferentes sobre cada barra indican diferencias significativas entre sustratos ($p < 0.05$). Media \pm 1 D.E.

Producción de tallos y brotes laterales secundarios

Debido a que el inicio de la germinación no fue simultáneo, la producción de tallos y de brotes secundarios (en caso de presentarlos) se cuantificó a lo largo de un número diferente de semanas para cada sustrato, pues algunas pudieron registrarse por más tiempo que otras (21 semanas para las plantas que crecieron en arena sílica y sustrato de las abras, 16 semanas para las de la ribera, 15 semanas para las de la tierra negra y 13 semanas para las del lecho seco del río). En la figura 5.12 se puede observar que las plantas que crecieron en tierra negra fueron las únicas que produjeron 6 tallos y brotes laterales secundarios con 15 semanas de edad, mientras que las de mayor edad que crecieron en la arena sílica y las abras (21 semanas) produjeron en promedio cinco tallos sin brotes laterales, y las de menor edad del lecho seco del río y la ribera (13 y 16 semanas) produjeron tres y cuatro tallos, respectivamente, sin brotes laterales.

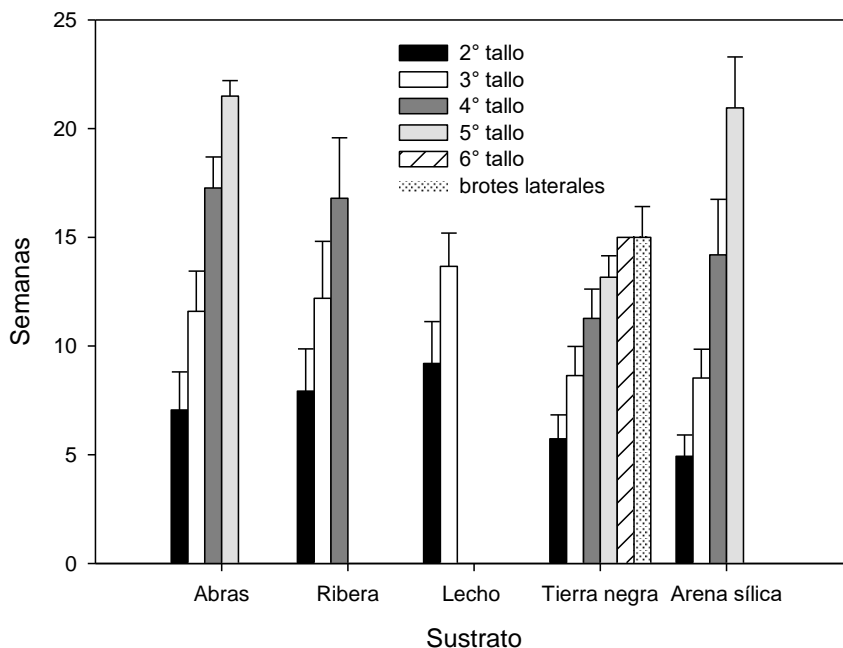


Figura 5.12. Producción de tallos y brotes laterales secundarios de *Schoenus nigricans* en tres sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México y dos sustratos comerciales, a lo largo de 21 semanas en el invernadero. Tiempo transcurrido después de la germinación: arena sílica y abras = 21 semanas, ribera = 16 semanas, tierra negra = 15 semanas y lecho seco del río = 13 semanas. N = 92. Media \pm 1 D.E.

Supervivencia

A partir de una semana después de que emergieron, se evaluó la supervivencia de las plantas que sobrevivieron hasta la semana 13. Este análisis sólo se realizó con cinco de los sustratos, ya que en el de la desembocadura emergieron tres plántulas, de las cuales únicamente sobrevivió una. Las proporciones fueron significativamente diferentes entre los cinco sustratos ($Wald \chi^2 = 17.0091$, $g.l. = 4$, $p < 0.0045$), siendo mayor en las plantas que crecieron en tierra negra (0.93), arena sílica (0.82) y abras (0.68), mientras que las proporciones más bajas fueron para la ribera (0.50) y el lecho del río (0.53), sin diferencias significativas entre sí (Figura 5.13).

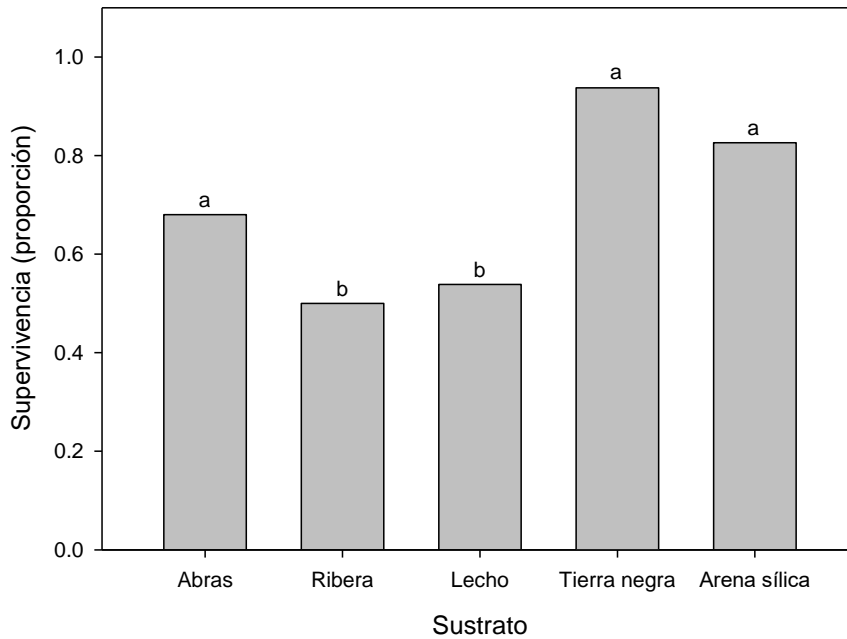


Figura 5.13. Proporción de supervivencia de las plantas de *Schoenus nigricans* hasta la semana 13, en tres sustratos del Sistema Churince de Cuatrociénegas, Coahuila, México, y dos sustratos comerciales, en el invernadero.

5.6. Cobertura y frecuencia: una visión retrospectiva

La cobertura y la frecuencia de *S. nigricans* en las abras han sido variables a lo largo del tiempo como se puede ver en las figuras 5.14 y 5.15. La regresión lineal mostró una relación entre el tiempo y la cobertura de *S. nigricans* ($R^2 = 0.16$, $F = 8.11$, $p < 0.05$). También se evaluaron, las diferencias entre los años de muestreo que, de acuerdo al GLM, no fueron significativas ($\chi^2 = 14.44$, $g.l. = 8$, $p = 0.07$). La frecuencia, en cambio, fue significativamente diferente entre los años de muestreo ($H = 35.96$, $p < 0.05$), con una clara tendencia decreciente, en la que en los primeros tres años fue mayor y después disminuyó hasta llegar a los valores más bajos en los últimos cuatro años.

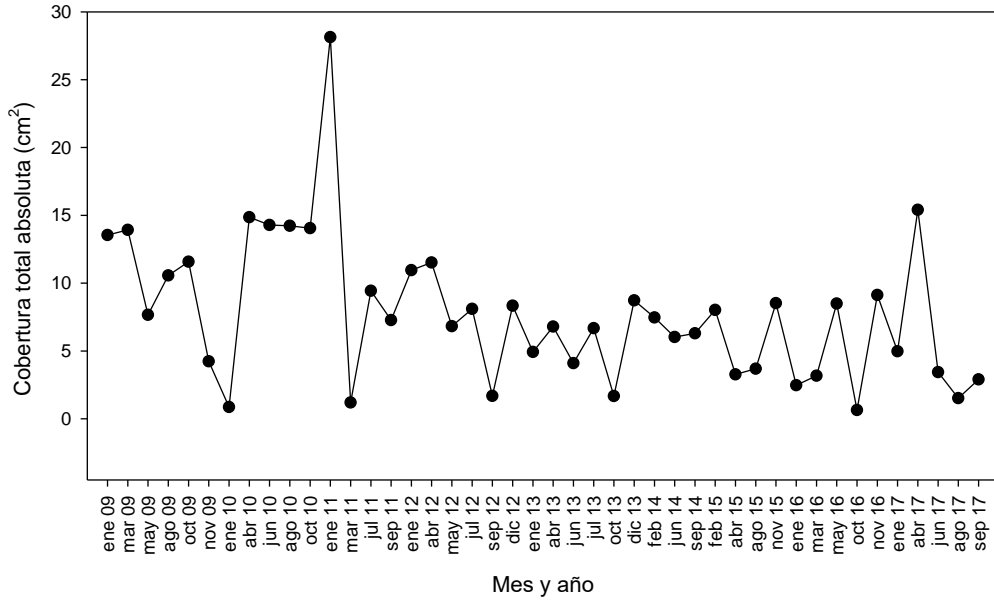


Figura 5.14. Cobertura total absoluta de *Schoenus nigricans* durante el período 2009-2017, en las abras del Sistema Churince, Cuatrociénegas, Coahuila, México.

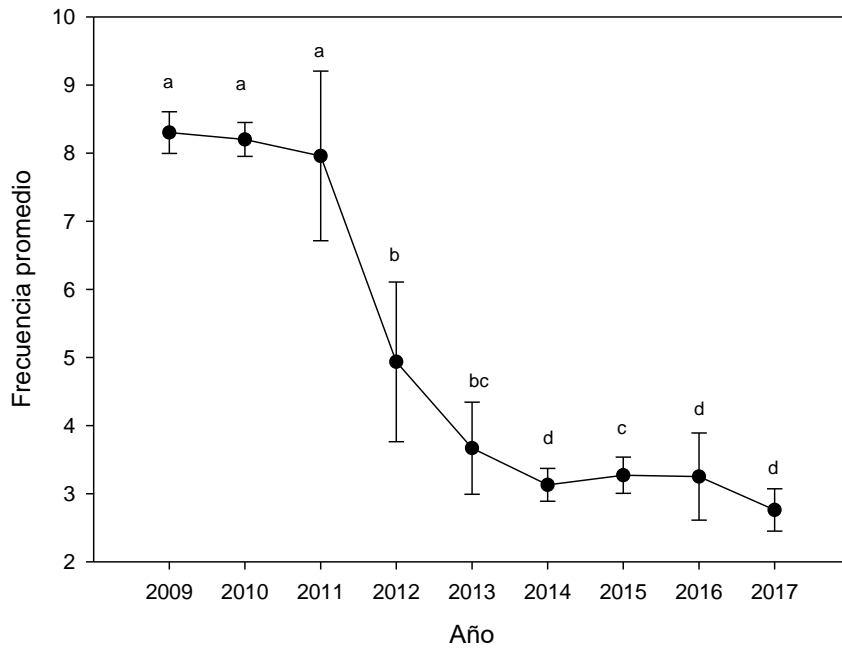


Figura 5.15. Frecuencia promedio de *Schoenus nigricans* en las abras del Sistema Churince en el período 2009-2017. Las letras diferentes indican diferencias significativas.

VI. DISCUSIÓN

6.1. Efecto de la luz

Las semillas de *S. nigricans* fueron indiferentes a las condiciones lumínicas, ya que germinaron tanto en la luz como en la oscuridad. Esta respuesta es relevante en el ambiente que actualmente habita la especie, ya que además de estar sometida a la heterogeneidad ambiental propia de los sitios ribereños, también enfrenta los cambios no predecibles, que son el resultado de la alteración de los sistemas hidrológicos, y a sus efectos en las zonas circundantes. Esto subraya la importancia de poder germinar bajo distintas condiciones lumínicas, ya que la desecación progresiva del Sistema Churince ha originado la apertura de nuevos ambientes, como las abras, que han sido colonizadas por ésta y otras especies, cuyas condiciones de luz, humedad y temperatura son diferentes y variables en el tiempo, debido a características relacionadas con su tamaño, profundidad y cobertura vegetal (Pisanty *et al.*, 2013; Pisanty *et al.*, en prensa). Es así como las semillas tienen la capacidad potencial de germinar en sitios heterogéneos como el suelo irregular de la ribera y de los lechos secos de los ríos o en las distintas abras, en los que pueden quedar enterradas o expuestas a la luz.

A pesar de ser indiferentes, una proporción significativa de semillas no germinó en la oscuridad. En condiciones naturales esta respuesta puede contribuir a la formación de un banco de semillas viables por al menos 12 meses, como se observó en el presente estudio, que permite que la germinación ocurra cuando las condiciones ambientales son adecuadas y distribuye en el tiempo y el espacio el riesgo que de que la germinación de todas las semillas ocurra en un solo evento bajo condiciones que no son óptimas para el establecimiento (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996; Fenner y Thompson, 2005; de Jong y Klinkhamer, 2005). Así, hay una proporción de semillas de esta población de *S. nigricans* que requiere ser estimulada por la luz para poder germinar, como se ha observado en otros estudios para ésta y otras ciperáceas. En este sentido, Martínez-Sánchez *et al.* (2006) observaron, en una población de *S. nigricans* en España, que la germinación ocurrió tanto en condiciones con luz como en la oscuridad, pero con un mayor porcentaje en la primera. También se ha encontrado que en varias especies de *Carex*, otra ciperácea, que habitan en humedales, y en otros sitios húmedos

o secos, las semillas no latentes requieren de luz para germinar, o bien germinan en mayores porcentajes en la luz que en la oscuridad (Schütz y Rave, 1999; Kettenring *et al.* 2006). Grime *et al.* (1981), por su parte, encontraron que en la familia Cyperaceae la germinación es baja en la oscuridad. Esta respuesta ante el ambiente lumínico por parte de *S. nigricans* y otras especies de la misma familia también puede sugerir que es una respuesta adaptativa ante los sitios heterogéneos como los humedales y ambientes riparios que habitan.

6.2. Germinación en condiciones naturales y controladas

En un estudio anterior no hubo germinación en condiciones naturales (Peralta-García, 2013), a diferencia de lo observado en el presente trabajo, en el que sí se registró germinación en todos los meses, aunque en una muy baja proporción (0.01 - 0.05) y muy localizada. La germinación sólo se presentó en dos abras cercanas a la Laguna Intermedia, que a lo largo del experimento, independientemente de la época, siempre estuvieron húmedas o con agua, a diferencia de los demás sitios que nunca presentaron agua. Las proporciones más bajas se dieron en los meses fríos, mientras que las mayores fueron en los meses más calurosos. Esta baja proporción de germinación contrasta con las proporciones altas que se obtuvieron en condiciones controladas, pues las semillas control y recuperadas alcanzaron valores entre 0.74 y 0.96 a lo largo del tiempo, debido a que una vez sembradas las semillas se mantuvieron húmedas y en intervalos de luz y temperatura que favorecieron la germinación. Aquí llama la atención que en agosto, un mes muy caluroso, las proporciones de germinación de las semillas control y de las recuperadas fueron bajas, particularmente en las semillas provenientes del lecho seco del río y la planicie, sitios que están más abiertos y por lo tanto sujetos a la variabilidad ambiental como las fluctuaciones de temperatura y agua, a diferencia de las abras que son hundimientos del suelo y que pudieron amortiguar las condiciones heterogéneas al mantener una humedad y temperaturas menos fluctuantes en el suelo. Estos resultados coinciden con los obtenidos para *Bouteloua rigidiseta*, *Aristida longiseta* y *Stipa leucotricha* (Poaceae), tres especies herbáceas en Texas, en las que la germinación y el establecimiento incrementaron en micrositios que las protegieron de la desecación (Fowler, 1986).

Es probable que la relación entre la constante disponibilidad de agua y las variaciones de temperatura a las que las semillas fueron expuestas, hayan influido en la respuesta germinativa de *S. nigricans*. En este sentido, Martínez *et al.* (2006) identificaron que las semillas de esta especie provenientes de Murcia, España, alcanzan la máxima germinación en condiciones controladas en una temperatura fluctuante de 20° C/30° C. Además, se ha reportado que varias especies riparias o de humedales requieren de temperaturas fluctuantes, así como de procesos de estratificación y escarificación para poder germinar (Kettenring y Galatowitsch, 2007; Xiao *et al.*, 2010; Baskin y Baskin, 2014). En este trabajo se pudo ver que, en condiciones controladas y sin tratamientos pre germinativos, la proporción de germinación fue alta en el régimen de temperatura y luz utilizadas (termoperíodo 18/32 °C, fotoperíodo 12:12 h), sin embargo, se desconoce lo que sucede en otras combinaciones de temperatura, luz y humedad, que se pueden presentar en las diferentes épocas en condiciones naturales y que podrían estar impidiendo la germinación. Por ello, será importante realizar estudios más precisos para describir mejor esta relación de factores ambientales.

Los resultados anteriores también sugieren la presencia de latencia condicional, que ocurre cuando las semillas se encuentran en un estado de transición entre la latencia y su rompimiento, por lo que sólo germinan en un estrecho rango de condiciones ambientales (Baskin y Baskin, 2004). Esto es común entre las ciperáceas, así como entre otras especies que habitan en este tipo de ambientes estrictamente regulados por el agua (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Kettenring y Galatowitsch, 2007; Baskin y Baskin, 2014; Marty y Kettenring, 2017). La latencia condicional se ha reportado para *S. nigricans* en otros sitios (Martínez-Sánchez *et al.*, 2006; Vicente *et al.*, 2007). En el presente trabajo se pudo ver que, sin ningún tratamiento pre germinativo, las semillas requirieron entre 30 (\pm 5) y 49 (\pm 6) días para comenzar a germinar, lo cual contrasta con las respuestas observadas en otras especies riparias del mismo sitio (*Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis*, *Eustoma exaltatum* y *Flaveria chlorifolia*) que germinan en menos días (Peralta *et al.*, 2016). La respuesta de *S. nigricans* puede interpretarse como un mecanismo que permite identificar condiciones óptimas no sólo para la germinación, sino también para el establecimiento de las plántulas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996). Las semillas latentes pueden

formar parte del banco de semillas, en el que pueden permanecer viables y germinar en años posteriores, contribuyendo al mantenimiento o a la regeneración de la población, lo que resulta fundamental en sitios heterogéneos como el que nos ocupa. Este es otro punto a considerar en estudios futuros pues, como se mencionó anteriormente, las semillas son indiferentes a la luz y será necesario saber si, en caso de formar un banco de semillas, éste es persistente por varios años o no. Esto es particularmente importante si se considera que esta especie carece de mecanismos de propagación vegetativa a larga distancia, como los que tienen otras ciperáceas.

Otra causa que puede impedir la germinación en condiciones naturales es una alta salinidad presente en el suelo, que provoca estrés osmótico e impide la entrada de agua a la semilla (Sinha *et al.*, 1982; Zhang *et al.*, 2010). Vicente *et al.* (2007; 2009) observaron efectos negativos de la concentración de sales sobre la germinación de *S. nigricans* y una mejor respuesta en agua destilada, por lo que es probable que la presencia de agua en las dos únicas abras en las que hubo germinación a lo largo de todo el estudio haya diluido y reducido la salinidad en el ambiente, permitiendo la emergencia de las plántulas en las bolsas experimentales. Sin embargo, resta por estudiar el efecto de la posible dilución de las sales por el agua en la respuesta germinativa ante diferentes concentraciones de salinidad que pueden darse en condiciones naturales.

No resulta muy claro si en realidad la presencia de yeso influye en la germinación de *S. nigricans*, ya que se han reportado diferentes respuestas en cuanto a su efecto. Herrero *et al.* (2009) mencionan que el yeso no incrementa el potencial osmótico y por lo tanto puede que no influya en la germinación. Otros autores, sin embargo, mencionan que el contenido de yeso puede limitar la retención de agua y afectar la germinación si se trata de especies que no son gipsófilas en sentido estricto (Verheye y Boyadgiev, 1997; Isselin-Nondedeu y Bédécarrats, 2013), como puede ser el caso de *S. nigricans*. Escudero *et al.* (1997), en una revisión de la germinación de 11 especies que crecen en suelos gípsicos, no identificaron ningún efecto inhibitorio de la germinación, mientras que Cañadas *et al.* (2014) observaron que el yeso tiene un efecto positivo en algunas gipsófilas (plantas que sólo crecen en suelos de yeso, Meyer, 1986). Sin embargo, en una especie gipsovaga (plantas que pueden crecer o no en suelos de yeso, Meyer, 1986),

el porcentaje de germinación fue significativamente menor en las tres soluciones con yeso que probaron. En este rubro también es necesario realizar estudios adicionales a fin de poder separar el efecto de las sales de yeso de otros aspectos como la textura y la salinidad sobre la germinación de la especie de estudio, pero la información disponible apunta a que la presencia de yeso no tiene efectos como los de otro tipo de sales, como el cloruro de sodio.

Las semillas control tuvieron bajas velocidades y mayores tiempos de inicio de la germinación que las semillas recuperadas. En éstas últimas la velocidad aumentó con el tiempo y los días requeridos para comenzar a germinar se redujeron. Esto, aunado al hecho de que una proporción alta de semillas no germinara en condiciones naturales pero que sí lo hicieran en la cámara de germinación después de ser recuperadas (0.74 - 0.96), sugiere que las semillas pasaron por un proceso de endurecimiento natural en campo. Las semillas pueden haberse hidratado parcialmente, lo que inició la activación de algunos procesos metabólicos que posteriormente se detuvieron temporalmente. Cuando las semillas recuperadas fueron sembradas en agar, el proceso de germinación se reinició, mejorando la velocidad y el tiempo de inicio de la germinación. En el proceso de endurecimiento, la salinidad podría ser relevante al influir en la imbibición de las semillas por efectos osmóticos o iónicos (*osmopriming*) (Bajji *et al.*, 2002; Duan *et al.*, 2004), como se ha visto en otros estudios para ésta y otras especies, en los que el porcentaje y la velocidad de germinación de las semillas aumentaron después de haberlas sometido a soluciones salinas (Rubio-Casal *et al.*, 2003; Vicente *et al.*, 2009). También es posible que se presente un endurecimiento hídrico, debido a que, como se ha dicho, las bajas precipitaciones, las lluvias esporádicas y las inundaciones periódicas de las zonas ribereñas, aunadas a las fluctuaciones en la temperatura, y en este caso particular, el mismo proceso de desecación del valle, pueden modificar la presencia de agua. El endurecimiento puede contribuir también a la ruptura de la latencia y a mejorar el vigor y la supervivencia de las plántulas (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2013).

En la germinación de *S. nigricans* parecen estar involucrados varios procesos como la latencia y el endurecimiento natural que están muy relacionados entre sí, y son procesos sujetos a las condiciones heterogéneas que hay en el ambiente y que son las que regulan la germinación de esta especie.

6.3. Germinación en invernadero

Las semillas de *S. nigricans* germinaron en todos los sustratos, pero con porcentajes menores a 55% y con tiempos de inicio de la germinación más largos (entre 85.60 ± 46.53 y 150.25 ± 31.18 días) que los obtenidos en condiciones controladas.

Rodríguez-Sánchez (2018) realizó el mismo experimento con *Flaveria chlorifolia*, una herbácea perenne de la familia Asteraceae que es muy frecuente en los hábitats ribereños y tiene un papel muy importante en la colonización de las abras (Pisanty *et al.*, en prensa; Rodríguez-Sánchez *et al.*, en prensa). El porcentaje más alto de germinación de esta especie se registró en tierra negra (79%), seguido de la arena sílica (52%). La misma respuesta germinativa ha sido observada en *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis* (Primulaceae), que es una especie ribereña que requiere gran disponibilidad de agua y que también coloniza las abras, y en *Eustoma exaltatum* (Gentianaceae), una especie hidrófila pero no necesariamente ribereña que se encuentra en las partes húmedas del valle y que también puede establecerse en algunas abras (I. Pisanty, com. pers.). Para *S. nigricans* se esperaba un comportamiento similar, es decir, porcentajes de germinación altos en arena sílica y tierra negra, ya que ambos tienden a retener humedad, lo que favorecería la germinación de la especie al cumplir con su alta demanda de agua. Sin embargo, el porcentaje de germinación sólo fue significativamente mayor en arena sílica ($53.6 \pm 1.23\%$) mientras que en tierra negra se obtuvo un porcentaje menor ($9.19 \pm 1.14\%$), que no difirió de los demás sustratos. No hay una explicación clara en cuanto a la respuesta de *S. nigricans* en tierra negra, sobre todo considerando que otras especies con las que comparte el hábitat en el Valle de Cuatrociénegas tuvieron una buena respuesta germinativa en este sustrato. La cantidad y disponibilidad de agua deben ser mejores para las semillas de esta especie en arena sílica que en tierra negra, por motivos que desconocemos, y eso debe permitir la mejor germinación.

Las condiciones semicontroladas del invernadero no mejoraron la respuesta germinativa, a diferencia de lo sucedido en las condiciones controladas en las que estuvieron las semillas recuperadas a pesar de que los sustratos se mantuvieron constantemente húmedos. Es posible que alguna propiedad de los sustratos pueda estar influyendo en la respuesta germinativa de la especie. Se sabe que la cantidad de materia

orgánica que contienen los sustratos y su textura pueden modificar su potencial hídrico (Chapin III *et al.*, 2011) y por lo tanto reducir o impedir la entrada de agua a la semilla. En un estudio con especies de humedales (Evans y Etherington, 1990) se pudo ver que la germinación no se dio cuando los potenciales hídricos del suelo eran bajos, debido al alto requerimiento de agua por parte de estas especies.

El suelo de la desembocadura ya no tiene condiciones favorables para la emergencia y el establecimiento de *S. nigricans*, ni para otras especies riparias. Probablemente las fluctuaciones de temperatura y la desecación progresiva han llevado a la acumulación de sales y de cristales de yeso, que provocan la formación de costras que puede representar una barrera para la emergencia de la radícula, aunque Escudero *et al.* (2015) mencionan que éstas pueden, por otro lado, mantener la humedad y ser favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas a pesar de que representan una barrera mecánica para los talluelos. Sin embargo, como se menciona anteriormente, serán necesarios más estudios enfocados en el efecto de las concentraciones de yeso.

En el lecho seco del río se esperaba una respuesta diferente, ya que a pesar de que el agua ya no fluye más, las condiciones no son como en las de la desembocadura. En un estudio sobre la colonización inicial del lecho seco del río, Torres-Orozco Román (2017) observó el establecimiento de *S. nigricans* en las partes más húmedas, cercanas a donde el río aún llevaba agua al inicio de su trabajo. También constató que, en algunas zonas todavía húmedas del lecho seco del río, la presencia de *S. nigricans* está relacionada con la de otras especies hidrófilas como *Samolus ebracteatus* var. *coahuilensis* (Primulaceae), *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae), *Eustoma exaltatum*, *Sabatia tuberculata* (Gentianaceae), *Sporobolus airoides* y *Distichlis spicata* (Poaceae) que van colonizando este nuevo hábitat.

En la desembocadura, el lecho y la tierra negra se dieron mayores velocidades y mayores tiempos de inicio de la germinación que en las abras, la ribera y la arena sílica, sustratos en los que la velocidad y el tiempo para comenzar a germinar fueron significativamente menor. Estas respuestas pueden ser originadas por el riego constante que, con el tiempo, pudo modificar las características de los sustratos. Es posible que haya habido cierta lixiviación en los sustratos que pudo reducir la salinidad

presente en la desembocadura y otros solutos en los demás sustratos que impiden la entrada de agua a la semilla. Sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados que permitan describir los factores presentes en el suelo que no permiten la germinación y así explicar los resultados obtenidos en este trabajo.

6.4. Crecimiento y supervivencia

A pesar de que en tierra negra se obtuvo la mayor altura promedio de *S. nigricans*, las tasas máximas de crecimiento no difirieron en los diferentes sustratos. *S. nigricans* tiene un crecimiento más lento comparado con las demás especies que han sido estudiadas en estos sustratos y que comparten el mismo hábitat (I. Pisanty, com. pers.) y después de trece semanas la mayor altura registrada fue de 108.27mm.

En el suelo de la desembocadura sólo sobrevivió una planta de las tres que emergieron, lo que lo hace el sustrato menos favorable para la germinación, la supervivencia y el establecimiento. Además de suficiente humedad, las plantas requieren de nutrientes disponibles en el suelo, que son indispensables para su crecimiento, y por lo general un alto contenido de nutrientes en el suelo genera un mejor crecimiento que cuando hay pocos nutrientes (Lambers y Poorter, 1992; Chapin III *et al.*, 2011). Esto se vio reflejado en los resultados obtenidos, particularmente en tierra negra y arena sílica. En la tierra negra las plantas obtuvieron la biomasa total significativamente más alta, produjeron mayor número de tallos en menos semanas y fueron las únicas que generaron brotes laterales secundarios (Figura 5.12), mientras que en arena sílica las plantas de 21 semanas acumularon una biomasa menor y no produjeron brotes laterales.

La asignación de biomasa hacia las diferentes estructuras también depende de la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo. Varios autores mencionan que las plantas asignan mayor biomasa hacia las estructuras que les permiten adquirir el recurso más limitante para su crecimiento (Bloom *et al.*, 1985; McConnaughay y Coleman, 1999). Se ha reportado que, cuando la cantidad de nutrientes o la disponibilidad de agua son bajas, las plantas tienden a asignar mayor biomasa hacia la raíz, mientras que en un ambiente con mayor disponibilidad de agua y nutrientes tienden a asignar mayor biomasa hacia la parte aérea (Ericsson, 1995; Müller *et al.*,

2000). La arena sílica fue el único sustrato en el que las plantas asignaron mayor biomasa hacia la raíz (coeficiente raíz/parte aérea > 1). En los sustratos de las abras, la ribera, el lecho seco del río, y la tierra negra hubo mayor asignación de biomasa hacia la parte aérea (coeficiente raíz/vástago < 1). Esto nos indica que a pesar de que en arena sílica hay disponibilidad de agua, no hay disponibilidad de nutrientes para el crecimiento de la planta, y por ello se asignan más recursos al crecimiento de la estructura de exploración, *i.e.*, la raíz. En los demás sustratos hay mayor cantidad de nutrientes, sobre todo en tierra negra y abras, por lo que la mayor asignación fue hacia la parte aérea, donde se encuentran las estructuras fotosintéticas.

Después de finalizado el experimento, también se observó que en el sustrato de las abras las plantas comenzaban a tener mayor altura y a generar un mayor número de tallos, probablemente debido a que, en comparación con los demás sustratos del sitio de estudio, éste es el de mayor contenido de materia orgánica (Cristina Siebe, com. pers.), que se ha acumulado en estos microambientes colonizados por plantas que ahí se establecen y completan su ciclo de vida. Rodríguez-Sánchez (2018) obtuvo resultados similares para *F. chlorifolia*, ya que esta especie tuvo mayor biomasa y porcentaje de establecimiento en tierra negra, e incluso presentó flores en casi todas las plantas que germinaron y crecieron en el invernadero. Esta autora también reporta que el establecimiento y el crecimiento fueron limitados en la desembocadura.

No se sabe con exactitud la cantidad de yeso contenida en los diferentes sustratos del sitio de estudio, pero como se mencionó en la sección anterior, en la desembocadura seca puede ser considerable debido a las fluctuaciones de agua recurrentes que provocaron el depósito de yeso (Mamer y Newton, 2017). López-Lozano *et al.* (2012) y Perroni *et al.* (2014) mencionan que en el suelo del valle hay un alto contenido de yeso, carbonato de calcio y sulfatos, lo que puede impedir la absorción de ciertos nutrientes por parte de las plantas y modificar las características del suelo, como su textura. Además, las raíces de algunas plantas no pueden atravesar la corteza dura del suelo (Omran, 2016), lo que puede explicar la baja supervivencia en este sustrato. Las temperaturas en el invernadero fluctuaron considerablemente (Figura 4.7) y esto pudo influir también en la modificación de las características del suelo. En las macetas con suelo de la desembocadura se pudo notar la formación de una costra,

probablemente de yeso. Lo anterior, aunado al pequeño tamaño de muestra de cada edad, ocasionado por la germinación irregular, así como la muerte de algunas plántulas, hace que los análisis estadísticos sean menos robustos (Wang *et al.*, 2011), lo que influye en los resultados que aquí se presentan.

A diferencia de lo que ocurrió con la germinación, el crecimiento de *S. nigricans* fue mejor en tierra negra que en el resto de los sustratos. Esto nos indica que los requerimientos de la germinación son distintos a los de las plántulas, lo que se conoce como conflicto semilla-plántula (Schupp, 1995). En este caso, dicho conflicto probablemente tiene que ver con la capacidad de retención de humedad por parte del sustrato para la completa hidratación de las semillas, mientras que en el desempeño de las plántulas no sólo es determinante la disponibilidad de agua, sino también la de nutrientes. El conflicto semilla-plántula ocurre en diferentes especies que responden de diferentes maneras. Cranston y Hermanutz (2013) vieron en *Picea mariana*, una conífera, que la emergencia de las plántulas es facilitada por la presencia del dosel, pero las plántulas no logran crecer ni sobrevivir en estas condiciones. En otro estudio, Veloso *et al.* (2017) observaron que las semillas del arbusto tropical *Copaifera oblongifolia*, sembradas en altas intensidades de luz, tuvieron bajos porcentajes de germinación, pero las plantas que sí emergieron mostraron una mayor biomasa de tallos, en cambio cuando las semillas fueron sembradas con baja intensidad de luz y en oscuridad tuvieron porcentajes mayores pero las plántulas tuvieron menor biomasa de tallos. En el presente estudio este conflicto resulta muy evidente y probablemente esté asociado a los nutrientes, por lo que valdría la pena ahondar en los efectos que cada uno de éstos tiene sobre el crecimiento de las plantas establecidas en sustratos inhóspitos como los de la zona de estudio.

6.5. Cobertura y frecuencia: una mirada retrospectiva

De acuerdo con los datos recopilados de 2009 a 2017, la frecuencia de *S. nigricans* en las abras ha ido disminuyendo significativamente con el tiempo, mientras que su cobertura ha ido variando, pero sin diferir estadísticamente entre años. Esto indica que el mantenimiento de la cobertura tiene que ver con otros factores diferentes a los que ocasiona la disminución de la frecuencia de la especie en las abras, ya que a pesar de

que la regresión lineal mostró una relación entre la cobertura y el tiempo, el modelo sólo explica el 16% ($R^2 = 0.16$) de la variación, por lo que la asociación entre las dos variables no es alta. Esto se debe a que las plantas registradas en el período de estudio se encuentran en las abras más grandes formando manchones continuos, y por lo tanto la cobertura no muestra cambios sustantivos, lo que hace que no refleje la disminución de su frecuencia en estos micrositios. Pérez y Sosa (2009) reportó a *S. nigricans* como una de las especies más frecuentes en las abras, pues se encontraba en 60% de las mismas. Unos años después, Rodríguez-Sánchez (2014) la reportó sólo en 18% de las abras, mientras que Escobar (2019) la reportó únicamente en 11%. Varios autores (Souza *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2007; Ortiz-Acosta y Romo-Aguilar, 2016; De Anda *et al.*, 2018) han reportado una clara relación entre el disturbio y la disminución de los niveles de agua y, en varios casos, que incluyen al sistema Churince, la desaparición de los cuerpos de agua dentro del valle, como es el caso de la Laguna Churince. De continuar esta tendencia es probable que se den cambios mayores en cuanto a la estructura de la vegetación. De hecho, en las abras ya se han reportado cambios importantes en la frecuencia de algunas especies como *S. ebracteatus* var. *coahuilensis* (Primulaceae), que era muy común en la planicie húmeda y en los bordes de los cuerpos de agua, además de ser una de las colonizadoras más importantes de las abras, y como *F. chlorifolia* (Asteraceae), que es una de las especies que más ha tolerado los cambios que se han dado debido a la desecación progresiva del Sistema Churince. Otras especies, como la microendémica *Sabatia tuberculata* (Gentianaceae), han casi desaparecido de la zona de estudio (Pisanty *et al.*, 2013; Rodríguez-Sánchez, 2018, Pisanty *et al.*, en prensa).

El caso del sistema Churince no es una situación aislada, puesto que, en el mundo, la degradación de los humedales y de las zonas riparias, con la consecuente disminución o pérdida de especies, se ha dado desde hace muchos años y en diferentes lugares. En una revisión sobre *S. nigricans*, Sparling (1968) menciona que en sitios como Flitwick Moore, en Bedfordshire, Inglaterra, la disminución de agua por el drenado de un pantano provocó una disminución en la presencia de esta especie, limitando la recuperación de su población. Por otra parte, Ernst y Van der Ham (1988) mencionan una disminución de *S. nigricans* entre 1950 y 1985 en Los Países Bajos

debido a la extracción de agua de las dunas. Por ello, podemos concluir que la pérdida de frecuencia de esta especie en las abras está estrechamente relacionada con la desecación de los cuerpos que propicia la formación de las abras y la subsecuente pérdida de agua y humedad en las mismas.

El disturbio en la zona de estudio ha originado la pérdida del hábitat original de *S. nigricans*, y la formación de nuevos hábitats y microhábitats favorables para la germinación y el establecimiento de ésta y otras especies riparias, pero si no se toman medidas efectivas para, por lo menos frenar la desecación progresiva del Sistema Churince, en un futuro cercano estas especies no lograrán sobrevivir ni establecerse debido a la falta de agua. Además, pueden ocurrir modificaciones severas en la comunidad vegetal, incluyendo la pérdida de especies y la llegada de especies invasoras, como es el caso de *Tamarix ramosissima* (Smith *et al.*, 1998), que ya se presenta en algunos puntos del valle (Pisanty y Rodríguez-Sánchez, 2017).

En la germinación y el crecimiento de *S. nigricans* influyen muchos procesos que limitan su germinación en condiciones naturales, pero al parecer las condiciones desfavorables de disminución de la disponibilidad de agua, salinización del suelo y aumento en la cantidad de yeso tienen un impacto negativo en estos procesos vitales que podrían impedir el mantenimiento y la regeneración de las poblaciones de esta especie.

VII CONCLUSIONES

- Las semillas de *S. nigricans* son indiferentes a la luz porque germinan tanto en luz como en oscuridad. Esto les permite germinar en un gradiente de condiciones lumínicas variables, como las que se presentan en su hábitat ribereño original y en las abras formadas a partir del disturbio del Sistema Churince.
- La baja germinación en condiciones naturales y el hecho de que algunas semillas no germinan en la oscuridad sugiere que las semillas pueden tener una latencia condicional, que les permite formar un banco de semillas y mantenerse viables,

al menos por un tiempo, hasta que las condiciones sean adecuadas no sólo para la germinación sino también para el establecimiento de las plántulas.

- El hecho de que las semillas germinen con mayor proporción en condiciones controladas que en condiciones naturales y semicontroladas nos sugiere que responden a diferentes señales ambientales, como fluctuaciones de temperatura, disponibilidad constante de agua, y contenido de sal o yeso en el suelo.
- Las semillas pueden pasar por un proceso de endurecimiento natural en condiciones naturales, debido a la salinidad del medio (endurecimiento osmótico) o a fluctuaciones de agua (endurecimiento hídrico), que ocasiona la imbibición parcial de las semillas, lo que hace que después de ser recuperadas mejoren su tasa máxima de germinación y reduzcan el tiempo de inicio de la germinación, lo que representa una ventaja sobre las semillas control y probablemente también resulte benéfico en condiciones naturales.
- La baja germinación en campo y en los sustratos provenientes del sitio de estudio, sobre todo en el lecho seco y la desembocadura del río, sugieren que además de la creciente falta de disponibilidad de agua, las concentraciones de salinidad y de yeso se están modificando debido la desecación progresiva del Sistema Churince, impidiendo este proceso.
- Cuando tienen disponibilidad de agua y nutrientes suficientes, las plantas pueden crecer más, desarrollar un mayor número de estructuras como tallos y brotes laterales secundarios, y tener mayor proporción de supervivencia, lo cual explica su exitoso establecimiento en las abras y la cobertura que conservan, aun cuando su frecuencia ha disminuido de manera importante conforme el agua ha desaparecido.
- El disturbio en la zona de estudio está modificando la distribución de las especies ribereñas como *S. nigricans*, que ya no se encuentran en los bordes de los cuerpos de agua que ahora están secos, pero que se han establecido en las abras. En éstas, se observa un cambio en la frecuencia de la especie de estudio y, de continuar la desecación del Sistema Churince, es probable que en el futuro la estructura de la vegetación pueda cambiar a modo de que sean más frecuentes

las especies más tolerantes al estrés hídrico y osmótico y menos frecuentes las especies que requieren de alta disponibilidad de agua.

Literatura citada

- Aceves-N,E., Stolzy, L.H. y Mehuys, G.R. 1975. Effects of soil osmotic potential produced with two salt species on plant water potential, growth, and grain yield of wheat. *Plant and Soil* 42:619-627.
- Adams, C.D. 1994. *Schoenus*. En: Davidse, G., Sousa S.M. y Charter, A.O. (Eds.) *Flora Mesoamericana. Volumen 6. Alismataceae a Cyperaceae*. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. México pp. 423.
- Bajji, M., Kinet, J.M. y Lutts, S. 2002. Osmotic and ionic effects of NaCl on germination, early seedling growth, and ion content of *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae). *Canadian Journal of Botany* 80:297-304.
- Barclay, A.M. y Crawford, R.M.M. 1982. Plant growth and survival under strict anaerobiosis. *Journal of experimental botany* 33(134):541-549.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. 1982. Effects of wetting and drying cycles on the germination of seeds of *Cyperus inflexus*. *Ecology* 63(1):248-252.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14:1-16.
- Baskin, C.C. y Baskin J.M. 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, Nueva York.
- Benítez-Rodríguez, L., Gamboa-deBuen, A., Sánchez-Coronado, M.E., Alvarado-López, S., Soriano, D., Méndez, I., Vázquez-Santana, S., Carabias-Lillo, J., Mendoza, A. y Orozco-Segovia, A. 2013. Effects of seed burial on germination, protein mobilisation and seedling survival in *Dodonaea viscosa*. *Plant Biology* 16:732-739.
- Bewley, J.D. y Black, M. 1994. *Seeds physiology of development and germination*, Segunda edición, Plenum Press, Nueva York, EUA.
- Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell* 9:1055-1066.
- Bloom, A.J., Chapin III, F.S., y Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants. An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:363-392.

- Bocchieri, E., Floris, G. y Mulas, B. 1987. Dormance, germination et contenu protéique des semences de deux populations de *Schoenus nigricans* cueillies à des altitudes différentes. *Canadian Journal of Botany* 65:617-621.
- Bray, C.M. 1995. Biochemical processes during the osmopriming of seeds. En: Kigel, J. y Galili, G. (Eds.) *Seed Development and Germination*. New York: Marcel Dekker Inc. pp. 767-789.
- Bunn, S.E. y Arthington, A.H. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30(4):492-507.
- Cañadas, E.M., Ballesteros, M., Valle, F. y Lorite, J. 2014. Does gypsum influence seed germination? *Turkish Journal of Botany* 38:141-147.
- Cerritos, R., Eguiarte, L.E., Avitia, M., Siefert, J., Travisano, M., Rodríguez-Verdugo, A. y Souza, V. 2011. Diversity of culturable thermo-resistant aquatic bacteria along an environmental gradient in Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. *Antonie van Leeuwenhoek* 99:303-318.
- Chapin III, F.S., Matson, P.A. y Mooney, H.A. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Clevering, O.A. 1995. Germination and seedling emergence of *Scirpus lacustris* L. and *Scirpus maritimus* L. with special reference to restoration of wetlands. *Aquatic Botany* 50:63-78.
- Contreras-Quiroz, M.R., Pando-Moreno, M. y Jurado, E. 2015. Seed germination of plant species from semiarid zones after hydration-dehydration treatments. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 14(1):41-50.
- Correll, D.S y Correll H.E. 1972. *Aquatic and wetland plants of Southwestern United States*. Environment Protection Agency, Washington D.C pp. 348-349.
- Cranston, B.H. y Hermanutz, L. 2013. Seed-seedling conflict in conifers as a result of plant-plant interactions at the forest-tundra ecotone. *Plant Ecology and Diversity* 6(3-4):319-327.
- Cronk, J.K. y Fennessy, M.S. 2001. *Wetland plants biology and ecology*, Lewis Publishers, Estados Unidos de Norteamérica.
- De Anda, V., Zapata-Peñasco, I., Eguiarte, L.E. y Souza, V. 2018. Chapter 7: Toward a comprehensive understanding of environmental perturbations in microbial mats from

- the Cuatro Ciénegas Basin by network inference. En: García-Oliva, F., Elser, J. y Souza, V. (Eds.) *Ecosystem ecology and geochemistry of Cuatro Ciénegas. Cuatro Ciénegas Basin: An endangered hyperdiverse oasis*. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature pp. 85-97.
- DeBerry, D.A. y Perry, J.E. 2000. *An introduction to wetland seed banks*. Technical Report Number 00-2. Wetlands Program, Virginia Institute of Marine Science, School of Marine Science, College of William and Mary, Gloucester Point, Virginia.
- de Jong T., Klinkhamer P. 2005. *Evolutionary ecology of plant reproductive strategies*. Cambridge University Press, UK.
- de Kroon, H. 2007. How do roots interact? *Science* 318:1562-1563.
- De la Maza-Benignos, M. (Ed.) 2017. *Cuatrociénegas y su estado de conservación a través de sus peces*. PRONATURA Noreste A.C.
- Deng, Z.M., Chen, X.S., Xie, Y.H., Xie, Y.J., Hou, Z.Y. y Li, F. 2015. The role of seedling recruitment from juvenile populations of *Carex brevicuspis* (Cyperaceae) at the Dongting Lake wetlands, China. *Scientific Reports* 5(8646):1-5.
- Diego-Pérez, N. y González-Elizondo, M.S. 2013. Cyperaceae. En: Lot, A., Medina, R. y Chiang, F. (Eds.) *Plantas acuáticas mexicanas una contribución a la Flora de México, Volumen I. Monocotiledóneas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México pp. 85-164.
- Doyle, R.D. y Smart, R.M. 2001. Impacts of water column turbidity on the survival and growth of *Vallisneria americana* winterburds and seedlings. *Journal of Lake and Reservoir Management* 17(1):17-28.
- Duan, D., Liu, X., Khan, M.A. y Gul, B. 2004. Effects of salt and water stress on the germination of *Chenopodium glaucum* seed. *Pakistan Journal of Botany* 36(4):793-800.
- Ericsson, E. 1995. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* 168-169:205-214.
- Ernst, W.H.O. y Van der Ham, N.F. 1988. Population structure and rejuvenation potential of *Schoenus nigricans* in coastal wet dune slacks. *Acta Botanica Neerlandica* 37(4):451-465.

- Escobar-Sánchez, S. 2019. *Formación, dinámica y colonización de abras en un sistema perturbado en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México, en el período 2016-2017*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Escudero, A., Carnes, L.F. y Pérez-García, F. 1997. Seed germination of gypsophytes and gypsovags in semi-arid central Spain. *Journal of Arid Environments* 36(3):487-497.
- Escudero, A., Somolinos, R.C., Olano, J.M. y Rubio, A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *Journal of Ecology* 87:290-302.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F.T., y Luzuriaga, A.L. 2015. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological reviews* 90:1-18.
- Evans, G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Evans, C.E. y Etherington, J.R. 1990. The effects of soil water potential on seed germination of some British plants. *The New Phytologist* 118:539-548.
- Evans, C.E. y Etherington, J.R. 1991. The effect of soil water potential on seedling growth of some British plants. *The New Phytologist* 118:571-579.
- Ezcurra, E., Felger, R.S., Russell, A.D. y Equihua, M. 1988. Freshwater islands in a desert sand sea: the hydrology, flora, and phytogeography of the Gran Desierto oasis of Northwestern Mexico. *Desert Plants* 9(2):35-44, 55-57.
- Fenner, M y Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, New York pp. 97-109.
- Finch-Savage, W.E. y Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171:501-523.
- Fowler, N.L. 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist* 115(1):131-145.
- Gallina, M., Peña, A., Herzig, M., Muñoz, E. y Ayala, J. 2006. *Los Humedales prioritarios de México*. CONANP-SEMARNAT, México.
- Gamboa-de Buen, A., Cruz-Ortega, R., Martínez-Barajas, E., Sánchez-Coronado, M.E. y Orozco-Segovia, A. 2006. Natural priming as an important metabolic event in the life history of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiologia Plantarum* 128:520-530.

- Garnier, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6(4):126-131.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M. y Zamora, R. 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93:1194-1202.
- González-Elizondo, M.S., Reznicek, A.A. y Tena-Flores, J.A. 2018. Cyperaceae in México: Diversity and distribution. *Botanical Sciences* 96(2):305-331.
- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65:73-81.
- González-Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M.E., Aguilera, P. y Orozco-Segovia, A. 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* 11:27-34.
- Green, D. 2007. Biological processes in riparian areas-habitat. En: Zaimes, G. (Ed.) *Understanding Arizona's riparian areas*. The University of Arizona, College of Agriculture and Life Sciences, Arizona.
- Gregory, S.V., Swanson, F.J., McKee, W.A. y Cummins, K.W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. Focus on links between land and water. *Bioscience* 41(8):540-551.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J. y Band, S.R. 1981. A Comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69(3):1017-1059.
- Gutterman, Y. 2002. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. *Plant Species Biology* 15:113-125.
- Halmer, P. 2004. Methods to improve seed performance in the field. En: Benech-Arnold, R.L. y Sánchez, R.A. (Eds.) *Handbook of Seed Physiology: Applications to Agriculture*. New York: The Haworth Reference Press pp. 125-156.
- Harper, J.L., Rosen, B.R. y White, J. 1986. *The growth and form of modular organisms*. The Royal Society, Londres.
- Heinzen, R.T. y Arulanandan, K. 1977. Factors Influencing Dispersive Clays and Methods of Identification. *ASTM Special Technical Publication* 623:202-217.
- Herrero, J., Artieda, O. y Hudnall, W.H. 2009. Gypsum, a trick material. *Soil Science Society of America* 73:1757-1763.

- Horton, J.I. y Clark, J.L. 2001. Water table decline alters growth and survival of *Salix gooddingii* and *Tamarix chinensis* seedlings. *Forest Ecology and Management* 140:239-247.
- Hubbard, J.P. 1977. Importance of riparian ecosystems: biotic considerations. En: Johnson, R.R. y Jones, D.A. (Eds.) *Importance, preservation and management of riparian habitat: a symposium*. USDA Forest Service General Technical Report RM-43. Fort Collins, Colo: US Department of Agriculture, Rocky Mountain Forest and Range Experimental Station pp 14-18.
- Hunt, R. 1982. *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold, Londres.
- Hunt, R. 1990. *Basic Growth Analysis. Plant growth analysis for beginners*. Unwin Hyman. Londres pp. 1-54.
- Hunt, R. 2003. Growth and development: Growth analysis, individual plants. En: Thomas, B., Murphy, D.J. y Murray, D. (Eds.) *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. Academic Press, Londres pp. 579-588.
- INE-SEMARNAP, 1999. *Programa de manejo del área de Protección de flora y fauna Cuatrociénegas, México*.
- Isselin-Nondedeu, F. y Bédécarrats, A. 2013. Germination and seedling responses of subalpine plants to different soil substrates. *Folia Geobotanica* 48:39-53.
- Kettenring, K.M., Gardner, G. y Galatowitsch, S.M. 2006. Effect of light on seed germination of eight wetland *Carex* species. *Annals of Botany* 98(4):869-874.
- Kettenring, K.M. y Galatowitsch, S.M. 2007. Temperature requirements for dormancy break and seed germination vary greatly among 14 wetland *Carex* species. *Aquatic Botany* 87:209-220.
- Kitajima, K. y Fenner, M. 2000. Ecology of seedling Regeneration. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Segunda edición). CAB International, Wallingford pp. 331-359.
- Lambers, H y Porter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:188-261.

- Lambers, H., Chapin, F.S. III y Pons, T.L. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer, New York.
- Lieffers, V.J. y Shay, J.M. 1982. Distribution and variation in growth of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* on the Canadian prairies. *Canadian Journal of Botany* 60:1938-1949.
- López-Lozano, N.E., Eguiarte, L.E., Bonilla-Rosso, G., García-Oliva, F., Martínez-Piedragil, C., Rooks, C. y Souza, V. 2012. Bacterial communities and the nitrogen cycle in the gypsum soils of Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila: a Mars analogue. *Astrobiology* 12(7):699-709.
- Macek, P. y Réjmánková, E. 2007. Response of emergent macrophytes to experimental nutrient and salinity additions. *Functional Ecology* 21:478-488.
- Maillette, L. 1992. Seasonal model of modular growth in plants. *Journal of Ecology* 80:123-130.
- Mamer, E. y Newton, T.B. 2017. *The relationships between the Cuatrociénegas gypsum dune field and the regional hydrogeology, Coahuila, Mexico*. New Mexico Bureau of Geology and Mineral resources. Open-file Report 589.
- Martínez-Sánchez, J.J., Conesa, E., Vicente, M.J., Jiménez, A. y Franco, J.A. 2006. Germination responses of *Juncus acutus* (Juncaceae) and *Schoenus nigricans* (Cyperaceae) to light and temperature. *Journal of Arid Environments* 66:187-191.
- Marty, J.E. y Kettenring, K.M. 2017. Seed dormancy break and germination for restoration of three globally important wetland bulrushes. *Ecological Restoration* 35(2):138-147.
- Maxwell, A., Capon, S.J. y James, C.S. 2016. Effects of flooding on seedling establishment in two Australian riparian trees with contrasting distribution; *Acacia stenophylla* A. Cunn. ex Benth. and *Casuarina cunninghamiana* Miq. *Ecohydrology* 9(6):942-949.
- McConnaughay, K.D.M. y Coleman, J.S. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80(8):2581-2593.
- Meyer, E. 1986. The ecology of gypsophile endemism in the Eastern Mojave Desert Ecology 67:1303-1313.
- Mincley, W.L. 1969. *Environments of Bolson of Cuatro Cienegas, Coahuila, Mexico, with Special Reference to the Aquatic Biota*. Texas Western Press, The University of Texas at El Paso, Science Series 2:1-65.
- Mommer, L. y Visser, E.J.W. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany* 96:581-589.

- Montiel-González, C., Bautista, F., Delgado, C. y García-Oliva, F. 2018. Chapter 3. The climate of Cuatro Ciénegas Basin: drivers and temporal patterns. En: Souza, V., Olmedo-Álvarez, G. y Eguiarte, L.E. (Eds.) *Cuatro Ciénegas ecology, natural history and microbiology. Cuatro Ciénegas Basin: An endangered hyperdiverse oasis*. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature pp. 35-42.
- Müller, I., Schmid, B. y Weiner, J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3(2):115-127.
- Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167:645-663.
- Murdoch, A.J. y Ellis, R.H. 2000. Dormancy, viability and longevity. En: Fenner, M. (Ed.) *Seeds the ecology of regeneration in plant communities*, Segunda Edición, CABI Publishing, UK pp. 183-214.
- Naiman, R.J. y Décamps, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:621-658.
- Nilsson, C. y Svedmark, M. 2002. Basic Principles and Ecological Consequences of Changing Water Regimes: Riparian Plant Communities. *Environmental Management* 30(4):468-480.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-52.
- Omran, E.S.E. 2016. A simple model for rapid gypsum determination in arid soils. *Modeling Earth Systems and Environment* 2:185.
- Orozco-Segovia, A. y Sánchez-Coronado, M.E. 2013. Tema VI. Germinación. En: Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Santana, S. *Biología de Angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias: Coordinación de la Investigación Científica, México.
- Ortiz-Acosta, S.E. y Romo-Aguilar, M.L. 2016. Impactos socioambientales de la gestión del agua en el área natural protegida de Cuatro Ciénegas, Coahuila. *Región y Sociedad* 28(66):195-230.

- Peralta-García, C., Sánchez-Coronado, M.E., Orozco-Segovia, A., Orozco-Segovia, S. y Pisanty-Baruch, I. 2016. Germination of four riparian species in a disturbed semi-arid ecosystem. *South African Journal of Botany* 106:110-118.
- Pérez y Sosa, M.C. 2009. *Dinámica de la colonización de hundimientos diferenciales (abras) en el Sistema Churince del Valle de Cuatrociénegas, Coahuila*, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Perroni, Y., García-Oliva, F. y Souza, V. 2014. Plant species identity and soil P forms in an oligotrophic grassland-desert scrub system. *Journal of Arid Environments* 108:29-37.
- Pimienta, E., Muñoz, A., Ramírez, B.C. y Méndez, L. 2006. *Desarrollo vegetal*, Universidad de Guadalajara, México.
- Pinkava, 1984. Vegetation and flora of the Bolsón of Cuatro Ciénegas region, Coahuila, Mexico: VI. Sumary, Endemism and corrected catalogue. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science* 19:23-47.
- Pisanty, I., Pérez y Sosa, M.C. y Gálvez, G. 2013. Agriculture, water mismanagement and ecosystem transformations in the Cuatrociénegas Valley in the Chihuahuan Desert, Mexico. En: Schwabe, K., Albiac, J., Connor, J.D., Hassan, R.M. y Meza-González, L. (Eds.) *Drought in arid and semi-arid regions: a multi-disciplinary and cross-country perspective*. Springer Publishing, Dordrecht, Holanda pp. 148–181.
- Pisanty, I. y Rodríguez-Sánchez, M. 2017. Amenazas a la biodiversidad de Cuatro Ciénegas. En: *La biodiversidad en Coahuila. Estudio de estado*. Vol. I. Conabio/Gobierno del estado de Coahuila de Zaragoza, México pp. 485-498.
- Pisanty, I., Rodríguez-Sánchez, M., Torres-Orozco, P., Granados, L.A., Escobar, S. y Mandujano, M.C. En prensa. Disturbance and the formation and colonization of new habitats in the terminal part of the Churince System. *Plant diversity and Ecology in the Chihuahuan desert*. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature
- Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. En: Lambers, H., Cambridge, M.L., Konings, H. y Pons T.L. (Eds.) *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. SPB Academic Publishing, The Hague pp. 45-68.

- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P. y Liesje, M. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193:30-50.
- Poorter, H., Jagodzinski, A.M., Ruiz-Peinado, R., Kuyah, S., Luo, Y., Oleskyn, J., Usoltsev, V.A., Buckley, T.N., Reich, P.B. y Sack, L. 2015. How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents. *Plant Phytologist* 208:736-749.
- Rees, M., Osborne, C.P., Woodward, F.I., Hulme, S.P., Turnbull, L.A. y Taylor, S.H. 2010. Partitioning the components of relative growth rate: How important is plant size variation? *The American Naturalist* 176(6):E156-E161.
- Rodríguez, J.M., Souza, V. y Díaz de León, L.E. 2005. The overexploitation of the aquifer of El Hundido Valley and the corresponding effects on the reserves Cuatro Ciénegas Valley of Coahuila, Mexico. En: Stevanović, Z. y Milanović, P. (Eds.) *Water resources and environmental problems in karst*. Proceedings of the International conference and field seminars, National Committee of the International Association of Hydrogeologists of Serbia and Montenegro pp. 303-310.
- Rodríguez, J.M, Souza V. y Arriaga L. 2007. Effect of the overexploitation of the aquifer of the Hundido Valley and the impact on the ecological reserve of Cuatrociénegas, Coahuila. *Ciencia FIC. Universidad Autónoma de Nuevo León* 1:32-38.
- Rodríguez-Sánchez, M. 2014. *Análisis de la dinámica de los hundimientos diferenciales en la zona del Churince en Cuatro Ciénegas, Coahuila*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Sánchez, M. 2018. *Dinámica poblacional, germinación, establecimiento y crecimiento de *Flaveria chlorifolia* (Asteraceae) en un sistema perturbado en el Valle de Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Sánchez, M., Pisanty, I., Mandujano, M.C., Flores-Olvera, H. y Almaguer, A.K. En prensa. An unlikely movable feast in a desert hydrological system: why do life cycles matter. *Plant diversity and Ecology in the Chihuahuan desert*. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature

- Rubio-Casal, A.E., Castillo, J.M., Luque, C.J. y Figueroa, M.E. 2003. Influence of salinity on germination and seeds viability of two primary colonizers of Mediterranean salt pans. *Journal of Arid Environments* 53:145-154.
- Sainju, U.M., Allen, B.L., Lenssen, A.W. y Ghimire, R.P. 2017. Root biomass, root/shoot ratio, and soil water content under perennial grasses with different nitrogen rates. *Field Crops Research* 210:183-191.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82(3):399-409.
- Schütz, W. y Rave, G. 1999. The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. *Plant Ecology* 144:215-230.
- Sinha, A., Gupta, S.R. y Rana, R.S. 1982. Effects of osmotic tension and salt stress on germination of three grass species. *Plant and Soil* 69:13-19.
- Smith, S.D., Devitt, D.A., Sala, A., Cleverly, J.R. y Busch, D.E. 1998. Water relations of riparian plants from warm deserts regions. *Wetlands* 18(4):687-696.
- Souza, V., Espinosa, L., Escalante, A., Eguiarte, L., Farmer, J., Forney, L., Lloret, L., Rodríguez, J., Soberón, X., Dirzo, R. y Elser, J. 2006. An endangered oasis of aquatic microbial biodiversity in the Chihuahuan desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(17):6565-6570.
- Sparling, J.H. 1968. *Schoenus nigricans* L. (*Chaetosporia nigricans* Kunth). *Journal of Ecology* 56(3):883-899.
- Stella, J.C., Battles, J.J, McBrigde, J.R. y Orr, B.K. 2010. Riparian seedling mortality from simulated water table recession, and the design of sustainable flow regimes on regulated rivers. *Restoration Ecology* 18(S29):284-294.
- Tatár, S. 2010. Seed longevity and germination characteristics of six fen plant species. *Acta Biologica Hungarica* 61:197-205.
- Torres Orozco-Román, I.P. 2017. *Dinámica de colonización de especies vegetales en el lecho seco del río Churince, Cuatrociénegas, Coahuila, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Tron, S., Bodner, G., Laio, F., Ridolfi, L. y Leitner, D. 2015. Can diversity in root architecture explain plant water use efficiency? A modeling study. *Ecological Modelling* 312:200-210.
- Umesh, T.S, Dinesh, S.V. y Sivapullaiah, P.V. 2011. Characterization of Dispersive soils. *Material Sciences and Applications* 2:629-633.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. En: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. y Smith, A.P. (Eds.) *Tropical forest plant ecophysiology*. Springer, Boston, MA pp. 535-558.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rojas, M., Sánchez-Coronado, M.A. y Cervantes, V. 1997. *La reproducción de las plantas: Semillas y meristemos*. Fondo de Cultura Económica, La ciencia para todos pp. 65-80.
- Vela, M.P., Vela, E.L. y Lozano, D.F. 2015. *Evaluación del conocimiento actual del APFF de Cuatrociénegas, Coahuila: FASE 1*. Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey. Centro de Calidad Ambiental. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. JN002. México.
- Veloso, A.C.R., Silva, P.S., Siqueira, W.K, Duarte, K.LR., Gomes, I.L.V., Santos, H.T y Fagundes, M. 2017. Intraspecific variation in seed size and light intensity affect seed germination and initial seedling growth of a tropical shrub. *Acta Botanica Brasilica* 31(4): 736-741.
- Verheye, W.H. y Boyadgiev, T.G. 1997. Evaluating the land use potential of gypsiferous soils from field pedogenic characteristics. *Soil Use and Management* 13:97-103.
- Vicente, M.J., Conesa, E., Álvarez-Rogel, J., Franco, J.A., Martínez-Sánchez, J.J. 2007. Effects of various salts on the germination of three perennial salt marsh species. *Aquatic Botany* 87:167-170.
- Vicente, J.M., Conesa, E., Álvarez-Rogel, J., Franco, J.A. y Martínez-Sánchez, J.J. 2009. Relationships between salt type and seed germination in three plant species growing in salt marsh soils of semi-arid mediterranean environments. *Arid Land Research and Management* 23:103-114.
- Villarreal-Quintanilla, J.A. 2001. *Flora de Coahuila. Listados florísticos de México XXIII*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México 138 p.
- Wang, Y-S, Chu, C-J, Zhu, K. y Shen, Z-H. 2011. Effects of inter-specific variability on biomass allocation: a hierarchical Bayesian approach. *Ecological Informatics* 6:341-344.

- Xiao, C., Xing, W. y Liu, G. 2010. Seed germination of 14 wetland species in response to duration of cold-wet stratification and outdoor burial depth. *Aquatic biology* 11:169-177.
- Zaimes, G. 2007. Human alterations in riparian areas. En: Zaimes, G. (Ed.) *Understanding Arizona's riparian areas*. The University of Arizona, College of Agriculture and Life Sciences, Arizona.
- Zar, J.H. 2014. *Biostatistical analysis*. (5a edición). Pearson Education. Harlow.
- Zhang, H. Irving, L.J., McGill, C., Matthew, C., Zhou, D. y Kemp, P. 2010. The effects of salinity and osmotic stress on barley germination rate: sodium as an osmotic regulator. *Annals of Botany* 106:1027-1035.