



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
PROGRAMA INSTITUCIONAL DE DOCTORADO
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“Interacciones entre especies hidrófitas emergentes
enraizadas potencialmente invasoras: efecto de
nutrientes y composición”**

TESIS

Que como requisito para obtener el grado de

DOCTORA

en Ciencias Biológicas
en Conservación y Manejo de Recursos Naturales

Presenta:

Yazmín Escutia Lara

Directora de Tesis:
Dra. Sabina I. Lara Cabrera

Codirector de Tesis:
Dr. Roberto Lindig Cisneros

Morelia, Michoacán, Agosto de 2011



AGRADECIMIENTOS

AGRADECIMIENTOS

Con estas palabras quisiera expresar mi gratitud a todas aquellas personas que de una u otra manera colaboraron en la realización de este trabajo.

Especialmente a mis padres por brindarme su apoyo y cariño en todos los sentidos, además de otorgarme su confianza, creer en mi en cualquier aspecto, para un logro tan importante en mi formación personal.

A mi hermano con todo cariño, por la paciencia y por estar conmigo incondicionalmente.

A mi tío J. L. Gerardo por su cariño, sus consejos, pero sobre todo por haber creído siempre en mí para lograr cualquier cosa.

Para la realización de esta investigación se contó con el apoyo de diferentes instituciones, alumnos, maestros y sinodales, sin los cuáles no se habría podido efectuar, para todos ellos mi más sincero agradecimiento.

A los integrantes de mi comité revisor, integrado por la Dra. Yvonne Herrerías Diego, Dr. Javier Ponce Saavedra, Dr. Erick de la Barrera Motppellier, Dra. Ek del Val de Gortari, Dr. Luis Zambrano González, quienes aportaron su valioso conocimiento y paciencia para el desarrollo de esta investigación.

A mi directora de tesis, la Dra. Sabina I. Lara Cabrera y mi codirector, el Doctor Roberto Lindig Cisneros, por la paciencia y tiempo prestado durante la realización del trabajo, tanto en campo, como en el laboratorio y hasta la redacción del escrito final.

Al Dr. Javier Ponce Saavedra mi más sincero agradecimiento porque a lo largo de estos años ha estado apoyándome, aconsejándome, y sobre todo por aceptar guiarme en mi formación profesional (licenciatura, maestría y doctorado).

A mis compañeros y amigos; Rebeca, Ramón, Brenda, Mariela M, Víctor, Ana, por los momentos que compartimos, pero por estar siempre en las buenas y en las malas.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Restauración, en especial a Mariela, quienes siempre estuvieron conmigo y que sin ellos no se hubiera podido llevar a cabo esta investigación.

AGRADECIMIENTOS

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Biología Acuática, Chayito, Diego, Ceballos, Marbe, Rubén, Tohtli y en especial a mi mamá académica: Reyna por su apoyo, sus consejos y sus palabras de aliento en todo momento.

A Lili por ser mi amiga y por su apoyo en la parte administrativa del posgrado, ya que sin ella, esto no se podría lograr.

Al Dr. Ricardo Pérez, por su apoyo y sus consejos, así como coordinador general del Posgrado de la Facultad de Biología.

A todos mis maestros, ya que fueron importantes durante mi formación académica.

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, División de Posgrado, Facultad de Biología, por las facilidades y apoyo durante la realización de esta investigación.

Al Laboratorio de Ecología de Restauración –Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México–, mediante su apoyo por medio del proyecto PAPIIT IN203608 y CONACYT (SEP-CONACYT 2008-101335) por el financiamiento del proyecto.

A CONACYT por la beca otorgada (21550) de septiembre de 2008 a agosto de 2011.

A todas estas personas, así como otras demasiado numerosas para mencionarlos, y que de alguna manera intervinieron en la elaboración de este trabajo.

Mil gracias

Yazmín Escutia Lara.

RESUMEN

RESUMEN

El presente trabajo se realizó en el período comprendido de abril de 2008 a abril de 2011, contando con una fase experimental controlada en mesocosmos para la evaluación de la dinámica del crecimiento de *Phragmites australis* Cav. y *Schoenoplectus americanus* Pers. en respuesta a la adición de nutrientes, y un experimento en campo de cosecha de carrizo (*Phragmites australis* Cav. Trin ex. Steud.) como método de control en una zona de los humedales del manantial de La Mintzita, el cual se llevó a cabo de marzo de 2009 a enero de 2010 y dos visitas adicionales en febrero y marzo de 2010.

Estudios previos con *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae) y *Typha domingensis* (Typhaceae) muestran que estas especies responden de manera diferente a la adición de nutrientes, en particular al nitrógeno y al fósforo. Los resultados indican que *T. domingensis* responde principalmente a la adición de N con un mayor crecimiento, número de hojas y biomasa mientras que *S. americanus* responde a la adición de N con un mayor crecimiento y número de hojas.

Para *S. americanus*, a diferencia de *T. domingensis*, ningún tratamiento de fertilización tuvo un efecto diferencial en la acumulación de almidón. Los resultados de este estudio sugieren que si se incrementan las concentraciones de nitrógeno en humedales en donde coexisten *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* la primera podría desplazar a la segunda, causando pérdida de la biodiversidad de los mismos. Este tipo de mecanismos podrían explicar la capacidad de *Phragmites australis* de invadir áreas dominadas por *S. americanus*.

Por lo tanto en un experimento de parcelas divididas, se evaluó la interacción de comunidades experimentales dominadas por *S. americanus* las especies nativas y *Phragmites australis*. De 36 mesocosmos a 12 no se adicionaron nutrientes (Tratamiento control) mientras que a los otros 24 se les adicionó una mezcla de nitrógeno y fósforo (KNO_3 (18g) + KH_2PO_4 (10.35g)) (Tratamiento 1) por semana, durante 6 meses, posteriormente se comenzó con la segunda fertilización en abril de 2010, donde sólo a 12 de los 24 que se fertilizaron el año anterior se les continuó adicionando N y P por 6 meses más (Tratamiento 2).

RESUMEN

Para *P. australis* se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para la altura, número de tallos, biomasa aérea y rizomas, mientras que para *S. americanus*, se encontraron diferencias estadísticas significativas en altura máxima, altura promedio de tallos y número de tallos, porcentaje de cobertura y biomasa aérea.

El incremento de nutrientes por sí solo no fue un factor determinante para que *P. australis* desplace a otras especies, por lo que en condiciones naturales *S. americanus* será capaz de competir por los nutrimentos sin ser desplazado por *P. australis* siempre y cuando no se presente algún disturbio, ya que en el estudio de mesocosmos se mantuvo la composición y estructura original, antes de introducir a *P. australis*. Por lo anterior los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica en ausencia de disturbio.

En el experimento en campo de cosecha de carrizo (*Phragmites australis*) los resultados indican que la cosecha incrementa el establecimiento de especies nativas, y que la riqueza de especies varía en función del método de cosecha. En parcelas en donde el carrizo se removió completamente cada dos meses, 9 especies nativas se establecieron, el mismo número que en parcelas en donde se removió el carrizo cuando un tallo alcanzara dos metros de altura. En parcelas en donde sólo se removieron tallos de dos metros de altura o más, se establecieron 6 especies, en contraste sólo tres especies se establecieron en las parcelas control.

La composición de especies se correlaciona con el método de cosecha (ANOSIM, $R=0.4514$, $P < 0.01$). La cosecha también reduce la capacidad de retoñar del carrizo ($F_{(3,20)} = 27$, $P < 0.000001$). Después de tan sólo un año, las parcelas de remoción total presentaron la menor biomasa aérea seca (108 ± 15 g) seguida por el tratamiento de remoción total cuando un tallo alcanzara dos metros de altura (197 ± 81 g), y el tratamiento de remoción de tallos de dos metros de altura o mayores (593 ± 466 g) y el control (3296 ± 232 g). Varias plantas de carrizo murieron después del primer año. Aunque ensayos de largo plazo son requeridos y en más sitios invadidos, estos resultados sugieren que la cosecha de carrizo puede ser una medida de control eficiente en humedales invadidos en el occidente de México.

RESUMEN

Aún es poco lo que se conoce sobre la dinámica de *P. australis*, sin embargo los datos obtenidos serán de gran ayuda para proponer medidas de manejo y restauración para el humedal de La Mintzita y otros similares.

Palabras clave: humedal, cosecha, dinámica, especies nativas, diversidad, restauración.

SUMMARY

SUMMARY

The present work was undertaken between April, 2008 and April 2011, and consisted in a controlled experiment in Mesocosms for assessing the dynamics of *Phragmites australis* Cav. and *Schoenoplectus americanus* Pers. in response to the addition of nutrients, and an experiment under field conditions where reeds (*Phragmites australis* Cav.) Ex Trin. (Michx.) were harvested as a control method in an area of the springs of the Mintzita. This last experiment was carried out between March 2009 and January 2010 and two additional visits in February and March 2010.

Previous studies with *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae) and *Typha domingensis* (Typhaceae) show that these species differ in their responses to nitrogen and phosphorus additions. Results indicate that *T. domingensis* responds primarily to the addition of N with increased growth, number of leaves and rhizome biomass whilst *S. americanus* responds to the addition of N with greater growth and number of leaves.

S. americanus, unlike *T. domingensis*, fertilization had no effect on starch accumulation. The results of this study suggested that increased concentrations of nitrogen in wetlands will favor *Typha domingensis* over *Schoenoplectus americanus*. Suggesting that a similar mechanism could allow *P. australis* to invade areas dominated by *S. americanus*.

In a split plot experiment, we evaluated the interaction of *S. americanus* dominated communities with *Phragmites australis*. The experiment started in April 2009 when fertilization began. Of a total of 36 Mesocosms; 12 had no nutrient addition (treatment control) the remaining 24 a mixture of nitrogen and phosphorus was added (KNO_3 (18 g) + KH_2PO_4 (10.35 g)) once a week for 6 months (treatment 1), 12 had a second fertilization period starting in April 2010, (treatment 2).

For *P. australis*, we found statistically significant differences among treatments for height, number of stems, aboveground biomass and rhizomes, whilst for *S. americanus*, we found

SUMMARY

significant statistical differences in height, average height of stems and number of stems, percentage of coverage and aboveground biomass.

Increased nutrient addition was not a determinant factor for *P. australis* spread, in fact *S. americanus* was able to compete for nutrients without being displaced by *P. australis* when no disturbance occurred. The above results suggest intraspecific competition is stronger than the interspecific in the absence of disturbance.

In the reed (*Phragmites australis*) harvesting field experiment results indicate that harvest increases the establishment of native species, and species richness will vary depending on the method of harvesting. On plots where the reeds were removed completely every two months, 9 native species were established, the same number as in plots where the reeds were removed when a stem reaching two meters in height. On plots where only stems from two meters in height or more, were established 6 species, in contrast only three species were established in the control plots.

The composition of species correlates with the method of harvesting (ANOSIM, $R = 0.4514$, $P < 0.01$). The harvest also reduces reed sprouting ($F_{(3,20)} = 27$, $P < 0.000001$). After only a year, completely cleared plots had less dry aerial biomass (108 ± 15 g) followed by the complete removal treatment when a stem reaching two meters in height (197 ± 81 g), and the treatment of removal of stems of two meters in height or greater (593 ± 466 g) and control (3296 ± 232 g). Several plants of reeds died after the first year. Although long term trials are required and further invaded sites, these results suggest that harvesting of reeds may be a measure of efficient control in wetlands invaded in the West of Mexico.

Yet very little is known about the dynamics of *P. australis*, however these results allow proposing management and restoration measures for the wetland of The Mintzita and other similar sites that are of great importance for their biological value.

Keywords: wetland, harvest, dynamic, species diversity, restoration and native.

CONTENIDO

CONTENIDO

	Páginas
Resumen.	iii
Summary.	vi
I. Introducción general.	1
II. Antecedentes generales.	4
III. Descripción del área.	8
IV. Justificación.	10
V. Objetivo general.	11
VI. Objetivos particulares.	11
VII. Hipótesis.	12
VIII. Resultados.	13
Capítulo I “Respuesta a la adición de nitrógeno y fósforo en el crecimiento de <i>Typha domingensis</i> Presl. y <i>Schoenoplectus americanus</i> (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller”	14
Resumen.	14
Abstract.	16
1.1. Introducción.	17
1.2. Materiales y métodos.	20
1.3. Resultados.	21
1.4. Discusión.	23
1.5. Agradecimientos.	26
1.6. Literatura citada.	27
Capítulo II “Cosecha de carrizo (<i>Phragmites australis</i> Cav. Trin ex. Steud.) como método de control en un humedal del occidente de México”	30
Resumen.	30
Abstract.	32

CONTENIDO

2.1. Introduction.	33
2.2. Materials and methods.	36
2.3. Results	37
2.4. Discussion.	46
2.5. Acknowledgements.	47
2.6. References.	48
Capítulo III “Dinámica de <i>Phragmites australis</i> Cav. y <i>Schoenoplectus</i>	
americanus Pers. en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno”	52
Resumen.	52
Abstract.	54
3.1. Introducción.	55
3.2. Materiales y métodos.	59
3.3. Resultados.	61
3.4. Discusión.	70
3.5. Agradecimientos.	73
3.6. Literatura citada.	74
IX. Discusión general.	78
X. Perspectivas y/o recomendaciones.	82
XI. Bibliografía complementaria.	83

RELACIÓN DE TABLAS

Páginas

CAPÍTULO I

Cuadro 1. Respuesta de <i>Typha domingensis</i> y <i>Schoenoplectus americanus</i> a los tratamientos de fertilización. La concentración corresponde a litros de medio de cultivo, los datos son medias y desviaciones estándar.	22
--	----

CAPÍTULO II

Table 1. Number of plots harvested of each treatment at each harvesting date	39
Table 2. Percent cover of <i>Phragmites australis</i> and native species present in the experimental plots. Treatments where: removal of all <i>P. australis</i> stems every two months (a), removal of stems 2 m or taller every two months (b), removal of all stems if at least one reached 2 m in height (c). Control plots not shown because only a few individuals of <i>Hidrocotaly verticillata</i> , <i>Typha domingensis</i> and <i>Eupatorium rugosum</i> were found all along the experiment	40

CAPÍTULO III

Tabla 1. Especies registradas en el experimento de mesocosmos de abril de 2009 a octubre de 2010.	66
Tabla 2. Especies registradas en el experimento de mesocosmos por tratamiento de abril de 2009 a octubre de 2010.	66
Tabla 3. Respuesta de <i>Schoenoplectus americanus</i> a los distintos tratamientos de fertilización. Los datos son medias y desviaciones estándar.	67
Tabla 3. Respuesta de <i>Phragmites australis</i> a los distintos tratamientos de fertilización. Los datos son medias y desviaciones estándar.	67

RELACIÓN DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1. Ubicación geográfica del manantial de La Mintzita, Michoacán, México. . .	9
Figura 2. Fotografía del experimento de remoción en el humedal de La Mintzita. . .	13
Figura 3. Fotografía de los mesocosmos al finalizar el experimento.	13

CAPÍTULO II

Figure 1. <i>Phragmites australis</i> mean stem height by treatment and standard errors. Treatments were: (A) removal of all <i>P. australis</i> stems every two months, (B) removal of stems 2 m or taller every two months, (C) removal of all stems if at least one reached 2 m in height, and (D) control.	44
--	----

Figure 2. Dendogram of harvest treatments and permanent plots evaluated in 4 consecutive years. Treatments where: removal of all <i>P. australis</i> stems every two months (A), removal of stems 2 m or taller every two months (B), removal of all stems if at least one reached 2 m in height (C), and control (D).	45
--	----

CAPÍTULO III

Figura 1. Altura media y error estándar de la media de <i>Schoenoplectus americanus</i> de abril de 2009 a octubre de 2010.	68
---	----

Figura 2. Alturas promedio y error estándar de la media de <i>Phragmites australis</i> por tratamiento de abril de 2009 a octubre de 2010.	68
--	----

Figura 3. Número promedio de retoños y desviación estándar de la media de <i>Phragmites australis</i> de abril de 2009 a octubre de 2010.	69
---	----

INTRODUCCIÓN GENERAL

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

En humedales, la composición florística y la distribución de especies están relacionados con las características fisicoquímicas del suelo, las cuales están controladas básicamente por el periodo hidrológico (Mitsch y Gosselink, 2000). Aunque todas las plantas de los humedales están adaptadas a períodos largos o permanentes de inundación, existen diferencias marcadas en la tolerancia de las especies al nivel de inundación. Como resultado, la duración y la altura del nivel del agua influyen en la distribución, ensamblaje y crecimiento de las especies de plantas de los humedales. Los principales impactos de la inundación sobre las plantas son: 1) deficiencia de oxígeno en las raíces, 2) acumulación de fitotoxinas en el suelo y 3) lesiones post anóxicas (Mendelssohn y Batzer, 2006).

Una de las definiciones de los humedales menciona que el ecosistema existe como tal cuando los períodos de inundación generan suelos dominados por procesos anaeróbicos y causan que la biota, especialmente de plantas vasculares, desarrollen adaptaciones de tolerancia a la inundación (Keddi, 2002). Así, los hábitat de humedales, poseen una flora y fauna adaptada a las condiciones ambientales cambiantes de estos sitios (Mendelssohn y Batzer, 2006).

Entre las definiciones existentes, la de Mitsch y Gosselink (2000) plantea caracterizar los humedales por la presencia de agua en la superficie o en la zona de las raíces de suelos hidromórficos y de vegetación adaptada a condiciones de humedad (hidrófitas y mesófitas). La importancia de los humedales queda reflejada en el hecho de constituir la principal fuente de agua para las poblaciones humanas, dependiendo de ellos cerca del 25 % de la productividad neta del planeta. En las últimas décadas los humedales están siendo revalorizados, especialmente como núcleos de biodiversidad y reguladores hidrológicos, lo cual contrasta con el incremento de las presiones que sufren (Schnack, 2001).

Los humedales juegan un papel determinante en la dinámica de nutrientes a nivel del paisaje debido a los suelos hídricos que los caracterizan y la posición que ocupan en las cuencas. Las

INTRODUCCIÓN GENERAL

condiciones de inundación del suelo causan que el sustrato presente una serie de condiciones fisicoquímicas particulares que favorecen la remoción de nutrientes del sistema. Por un lado, las condiciones anóxicas de los suelos hídricos permiten la nitrificación de los iones amonio (Reddy y Patrick, 1984), la desnitrificación, es decir, la transformación de nitratos en nitrógeno molecular y otros procesos químicos que, aunados a la absorción de compuestos nitrogenados por las plantas, tiene como resultado neto la eliminación de nitrógeno del agua que fluye por estos sistemas (Kadlec y Knight, 1996). Por otro lado, los fosfatos quedan secuestrados en el suelo o son absorbidos por las plantas del humedal, lo que tiene un efecto neto de eliminación de fósforo del sistema (Kadlec y Knight, 1996), otros elementos sufren procesos que también los inmovilizan en el humedal, siendo este el caso de los metales pesados.

Los humedales tienden a ser dominados por especies invasoras en respuesta a cambios en las condiciones abióticas, cuando esto ocurre es posible que el ecosistema se dirija hacia un estado estable del cual sea imposible el retorno sin manipulación, a pesar de que se regrese a las condiciones abióticas originales (Didham *et al.*, 2005), o que el retorno implique dinámicas radicalmente distintas a las que llevaron al estado estable, fenómeno conocido como histéresis (Suding *et al.*, 2004). Todo lo anterior hace que los humedales sean buenos modelos para estudiar el papel de los factores abióticos en la dinámica de invasiones así como de los procesos no lineales que pueden resultar de las interacciones interespecíficas.

Entre las especies nativas que muestran comportamiento invasor en humedales, particularmente de agua dulce, se encuentran varias pertenecientes al género *Typha*, que en respuesta a incrementos en las concentraciones de nutrientes pueden formar manchones monoespecíficos y desplazar a las especies nativas (Smith *et al.* 2001, Woo y Zedler, 2002, Levin *et al.*, 2006, Galatowitsch *et al.*, 1999, Zedler y Kercher, 2004). Otras especies se vuelven invasoras cuando son introducidas fuera de su rango de distribución. Entre las especies invasoras de humedales en Norteamérica destaca *Phragmites australis*, una especie particularmente agresiva que también responde a las alteraciones en la dinámica de nutrientes (Saltonstall y Stevenson, 2007, League *et al.*, 2006, Rickey y Anderson, 2004).

INTRODUCCIÓN GENERAL

En el manantial de La Mintzita hemos llevado a cabo estudios de la composición florística de los humedales en relación con las concentraciones de nitrógeno y fósforo en el agua, y constituye un modelo de estudio para los procesos de invasión por especies nativas y exóticas en función de las alteraciones de regímenes abióticos. Los manantiales de la Mintzita se caracterizan por su estado de conservación alto comparado con otros humedales del mismo tipo en la región a pesar de que son sujetos a diversos disturbios de origen antropogénico. La zonación natural consiste en un área dominada por *Schoenoplectus americanus* cerca de la orilla del humedal y una zona dominada por *Typha domingensis* conforme nos acercamos al cuerpo de agua. Entre ambas hay una zona que representa hasta el 60% del área dominada por hidrófitas emergentes, en donde coexisten ambas especies y que corresponde a la zona con mayor riqueza de especies vegetales. *Phragmites australis* se encuentra formando manchones en los humedales indistintamente de la especie nativa dominante. En este sistema, *T. domingensis* responde a los gradientes de concentración de nitrógeno pero no de fósforo, lo que ha sido corroborado a través de experimentos controlados, *S. americanus* responde a incrementos en ambos nutrientes combinados pero no a incrementos en sólo uno de ellos. Las respuestas de *P. australis* para este sistema no han sido determinadas, pero se ha reportado que esta especie responde a incrementos en concentraciones tanto de nitrógeno como fósforo y su interacción (Boar, 1996, Ehrenfeld, 2003, Ennabili *et al.*, 1998, Kuusemets y Lohmus, 2005).

En el presente proyecto se busca estudiar la relación entre los cambios en las cargas de nutrientes sobre el sistema formado por *Schoenoplectus americanus* y *Phragmites australis* así como las condiciones que causan transiciones en el sistema. La respuesta de las especies a los cambios en la disponibilidad de nutrientes se puede manifestar de diversas maneras, ya sea a través de una mayor acumulación de biomasa en general o de almidón en los rizomas (Escutia-Lara *et al.*, 2008). La acumulación de almidón en rizomas es lo que permite a las plantas reiniciar el crecimiento después del invierno cuando se reduce o interrumpe la fotosíntesis (Steinbachova-Vojtiskova *et al.*, 2006, Vojtiskova *et al.*, 2006, Fogli *et al.*, 2002, Cizkova *et al.*, 2001), fenómeno que ocurre incluso en regiones en donde el invierno no es muy frío, como los humedales de la cuenca de Cuitzeo en donde se encuentra la Mintzita.

II. ANTECEDENTES GENERALES

Los humedales son ecosistemas caracterizados por presentar suelos hidromórficos que permanecen anegados, al menos durante la estación de crecimiento, y que sostienen periódica o permanentemente una vegetación predominantemente hidrófita (Cowardin *et al.*, 1979). Los humedales se distinguen por su hidroperíodo (patrón estacional del nivel del agua), el cual está determinado por el balance de entradas y salidas del flujo de agua y modificado por las características físicas del terreno y la proximidad a otros cuerpos de agua (Mitsch y Gosselink, 2000).

Las condiciones impuestas por el hidroperíodo son muy importantes para el mantenimiento de la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas, ya que crean condiciones físico-químicas únicas que determinan características tales como las condiciones de anaerobiosis del suelo, la acumulación de materia orgánica, la disponibilidad de nutrientes, la riqueza y abundancia de especies, y la productividad primaria. El componente biótico modifica a su vez las características hidrológicas y la composición química del suelo (Middleton, 1999, Mitsch y Gosselink, 2000).

Los humedales son sistemas de alta productividad para los organismos que en ellos habitan, en especial las plantas. Son terrenos adaptados a condiciones de saturación o inundación hídrica. Sus suelos, denominados suelos hídricos, se componen primordialmente de sedimentos anaeróbicos (deficientes en oxígeno). A diferencia de los terrenos firmes (“uplands”), el oxígeno presente en los sustratos de los humedales está disuelto en el agua que ocupa los espacios de los poros entre las partículas que componen el suelo (Lara-Domínguez *et al.*, 2003).

El nivel de inundación puede llegar a tal magnitud, al menos estacionalmente, que el sustrato no se considere como suelo y permanezca saturado o inundado con cierto nivel de profundidad de agua. Por consiguiente, la característica más importante en los humedales es el volumen de

ANTECEDENTES GENERALES

agua existente en ellos. En función de esto, los humedales favorecen predominantemente el establecimiento y la regeneración de plantas llamadas hidrófitas, cuyo ciclo de vida, en el caso de ciertas especies, podría transcurrir totalmente en estas condiciones. Su presencia es fundamental como los productores de estos sistemas naturales y como integrantes estructurales asociados a todos los valores y funciones de los mismos (Lara-Domínguez *et al.*, 2003).

Las plantas de humedales (hidrófitas), crecen en agua o en suelos que al menos periódicamente presentan déficit de oxígeno como resultado del excesivo contenido de agua (Tiner, 1999). Esta falta de oxígeno afecta directamente a la planta alterando su metabolismo, e indirectamente transformando las condiciones del suelo. La deficiencia de oxígeno reduce la respiración aeróbica de las plantas y en consecuencia se produce menos trifosfato de adenosina. Este déficit de energía afecta los procesos de biosíntesis y absorción de nutrientes, disminuyendo el crecimiento de la planta (Cronk y Fennessy, 2001). A su vez, cuando disminuye la cantidad de oxígeno del suelo, cesa la oxidación de la materia orgánica y la población de microorganismos comienza a cambiar la composición iónica, provocando la acumulación de gases e iones tóxicos para la planta (Keddy, 2002).

Adaptaciones morfológicas y/o fisiológicas de las plantas de los humedales

Estas condiciones adversas generadas por la hipoxia requieren que las plantas desarrollen adaptaciones para obtener el oxígeno y escapar de los productos tóxicos de la anaerobiosis (Tiner, 1999). Estas han demostrado algún tipo de adaptación, ya sea por adaptaciones morfológicas, fisiológicas o por estrategias reproductivas, o la combinación de algunas de éstas, para alcanzar la madurez y poderse reproducir en este ambiente. La adaptación más común de las plantas de humedales es la formación de aerénquima (tejido poroso) en los tallos y raíces, el cual funciona como un sistema interno de transporte de gases. El oxígeno ingresa por la parte aérea de la planta, a través de los estomas de las hojas y viaja hacia la raíz a través del aerénquima, usualmente por difusión (Cronk y Fennessy, 2001). Cuando el oxígeno llega a la raíz, parte de él es difundido al suelo, creando un micro ambiente oxigenado alrededor de la

ANTECEDENTES GENERALES

raíz (denominado rizósfera), el cual permite a la raíz tomar nutrientes y agua del suelo (Tiner, 1999).

Algunas plantas (o parte de ellas) pueden tolerar exposiciones a condiciones estrictamente anaeróbicas, durante un largo período de tiempo (semanas o meses). Entre ellas se encuentran el embrión y el coleóptilo del arroz y los rizomas (tallos horizontales bajo el suelo) de *Schoenoplectus lacustris*, de *Scirpus maritimus* y de *Typha angustifolia*. Estos rizomas pueden sobrevivir durante muchos meses y expandir sus hojas en una atmósfera anaeróbica (Taiz, 2006).

En la naturaleza, los rizomas pasan el invierno en lodos anaeróbicos en los bordes de los lagos. En primavera, una vez que las hojas se han expandido sobre el lodo o la superficie del agua, el O₂ difunde hacia abajo a través del aerénquima al rizoma. Entonces el metabolismo cambia de un tipo anaeróbico (fermentación) a un aeróbico, entonces las raíces empiezan a crecer utilizando el oxígeno disponible. Durante la germinación el coleóptilo traspasa la superficie del agua y genera una ruta de difusión del O₂ para el resto de la planta (Taiz, 2006).

A medida que la deficiencia de oxígeno en el suelo se va extendiendo por las raíces, la formación del continuo de aerénquima hasta el ápice, permite que el oxígeno se mueva desde la raíz y abastezca a la zona apical. En las raíces de algunas plantas de tierras húmedas existen barreras estructurales compuestas por células suberinizadas y lignificadas que previenen la difusión del O₂ hacia el suelo. El O₂ así retenido aerea el meristemo apical y permite el crecimiento de 50 cm o más en un suelo anaeróbico (Taiz, 2006).

Otras plantas hidrófitas han desarrollado evolutivamente la capacidad de generar ciertos procesos bioquímicos, los cuales se consideran hoy en día más relevantes para tolerar las implicaciones de la anegación. Estos están relacionados a su capacidad de absorber (a través de las raíces) elementos tóxicos que puedan llegar a los humedales como contaminantes y oxidarlos químicamente, convirtiéndose en formas químicas inofensivas en sus tejidos. Este

ANTECEDENTES GENERALES

proceso bioquímico de oxidación se cree que es altamente eficiente en los espacios internos del tejido del arénquima de la planta hidrófita (Lara-Domínguez *et al.*, 2003).

Los mecanismos de reproducción en algunas especies de la flora de los humedales son de sumo interés en el estudio de como colonizan y se establecen estas comunidades de plantas. A través del desarrollo de tallos corredores o rizomas, se desarrollan nuevas colonias a partir de los individuos adultos ya establecidos. En el caso de hidrófitas herbáceas, este mecanismo muchas veces se combina con la reproducción por medio de semillas dispersadas por la velocidad y extensión de las corrientes características del humedal (Lara-Domínguez *et al.*, 2003).

Otro factor a considerar es el impacto producido por las distintas actividades humanas, dentro de las cuales se destaca la ganadería. El pastoreo del ganado impacta de manera directa mediante la herbivoría selectiva de la vegetación, el pisoteo del suelo y la entrada de nutrientes a través de las excretas (Coffin y Lauenroth, 1988, Archer y Smeins, 1991, Collins *et al.*, 1998).

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA

III. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA

El presente proyecto se basa en observaciones de la estructura y dinámica en un sistema modelo, los humedales del manantial de la Mintzita (figura 1), en el municipio de Morelia, Michoacán. La presa la Mintzita se localiza a una altitud de 1917 msnm., en el municipio de Morelia. Estado de Michoacán, a 4.5 km al sur de la carretera federal 15 por la rama estatal a Cointzio, a 7.5 metros en línea recta al noroeste del Poblado de Cointzio y 500 metros al suroeste. A $101^{\circ}17'47''$ de longitud oeste y $19^{\circ}38'43''$ de latitud norte. Colinda al norte con San Isidro Itzícuaru, al sur con Santiago Undameo y la Presa Cointzio, al este con la Tenencia Morelos y la Presa Cointzio, al oeste con Loma de Divisadero y San Antonio Parángare y al noroeste con San Lorenzo (INEGI, 1998).

Se localiza dentro de la provincia del Eje Neovolcánico, Subprovincia, Sierra y Bajíos de Michoacán, ubicada en el valle de Morelia, pertenece a la región hidrológica No. 12 del sistema Lema-Chapala-Santiago, dentro de la cuenca hidrológica del Lago de Cuitzeo y la Subcuenca del Río Grande de Morelia (INEGI, 1985).

Presenta un clima Cb(w)(w)i'g, lo cual corresponde a un clima templado subhúmedo, con lluvias en verano y un coeficiente de P/T entre 55 y 43.2, con lluvias invernales menor de 5 %, poca oscilación térmica, con marcha de la temperatura tipo Ganges (13 a 34 °C) (García, 1988).

Su vegetación terrestre está formada principalmente por matorral subtropical, en tanto que la vegetación acuática está formada principalmente por vegetación sumergida: *Nymphaea mexicana*, *Potamogeton pectinatum* y *Ceratophyllum demersum*; dentro de la vegetación flotante se encuentra *Eichhornia crassipes* y en la vegetación arraigada *Typha domingensis* (Rodríguez y Guevara, 2000).

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA

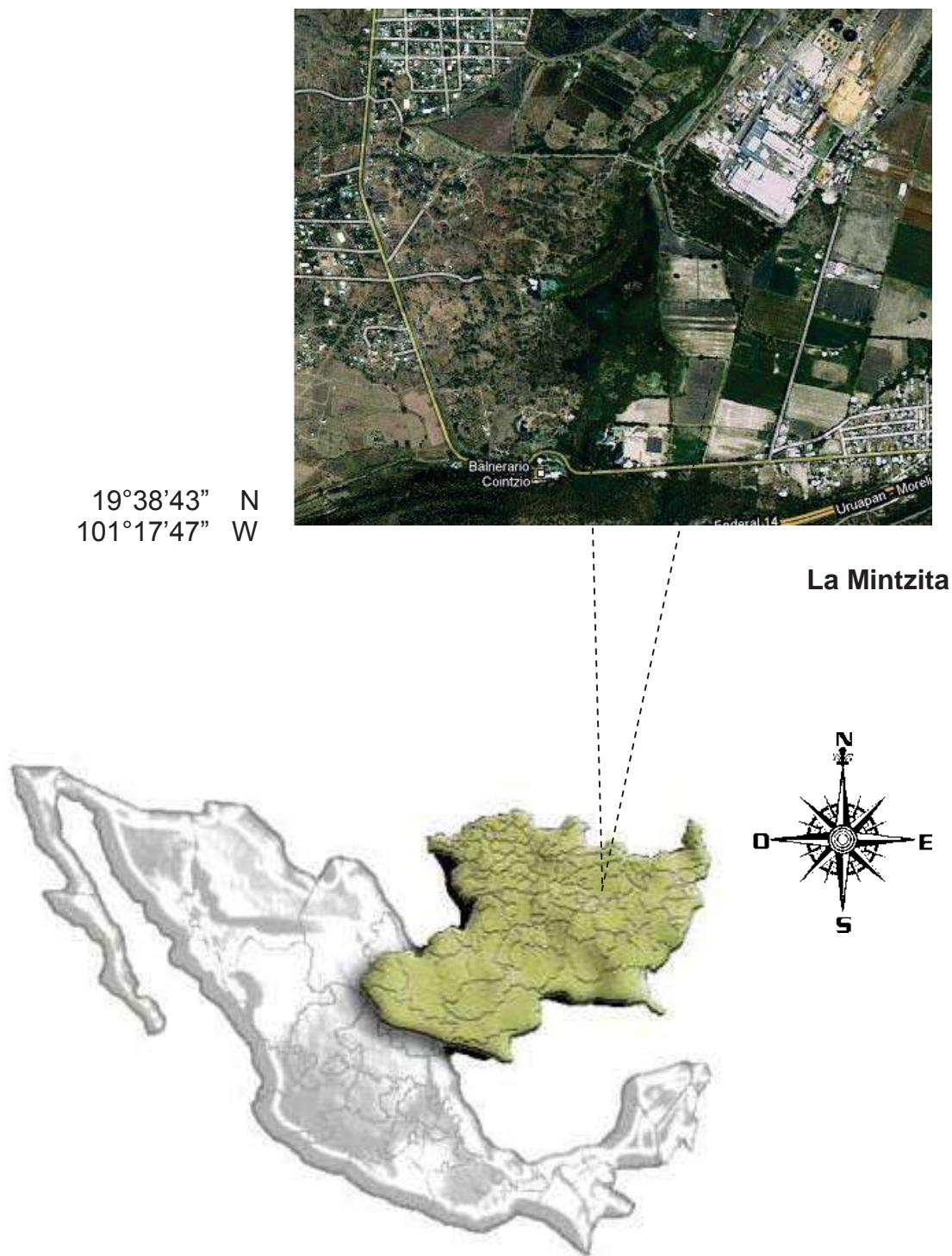


Figura 1. Ubicación geográfica del manantial de la Mintzita, Michoacán, México.

IV. JUSTIFICACIÓN

El presente proyecto contribuirá al conocimiento de los procesos de desplazamiento de especies nativas por especies invasoras y el papel que juegan las alteraciones en el ambiente físico, en este caso las cargas de nutrientes, en la magnitud y trayectoria de los procesos de desplazamiento. Además, permitirá explorar la naturaleza de procesos no lineales en la dinámica de comunidades vegetales. Esto último tiene implicaciones teóricas importantes pero también aplicación directa en el manejo, incluyendo la restauración, de humedales. Los humedales de agua dulce templados son los más ricos en especies de su tipo, el presente proyecto sentará las bases para llevar a cabo en el futuro estudios sobre la relación entre los procesos no lineales y la riqueza de especies y diversidad en humedales de agua dulce y las funciones ecosistémicas.

OBJETIVOS

V. OBJETIVO GENERAL

- Cuantificar la intensidad de las interacciones entre las especies de hidrófitas emergentes potencialmente invasoras que son medidas por la disponibilidad de nutrientes y la composición filogenética de las comunidades.

VI. OBJETIVOS PARTICULARES

- Cuantificar la respuesta de *Schoenoplectus americanus*, *Typha domingensis* y *Phragmites australis* a diferentes cargas de N y P así como la combinación de ambos.
- Determinar experimentalmente si existe una dinámica no lineal en la interacciones entre *Schoenoplectus americanus*, *Typha domingensis* y *Phragmites australis* así como de las especies no dominantes a través de experimentos de disturbio controlados y de experimentos de remoción en campo.

VII. HIPÓTESIS

En el sistema formado por *Typha domingensis*, *Schoenoplectus americanus* y *Phragmites australis* se pueden plantear las siguientes hipótesis en términos de tasas de crecimiento, competencia entre especies y resiliencia, derivadas de observaciones de campo en el sistema modelo:

1. Cambios que incrementen las concentraciones de nutrientes (nitrógeno y fósforo) por arriba de la variación natural en el sistema de referencia favorecerán a las especies invasoras siguiendo el patrón propuesto para las tasas de crecimiento (*Typha domingensis* > *Phragmites australis* > *Schoenoplectus americanus*) lo que causará pérdidas en la riqueza de especies de la comunidad vegetal.

2. Los factores de disturbio que causan pérdidas de biomasa favorecerán a las especies no invasoras o menos invasoras siempre y cuando las concentraciones de nutrientes no se encuentren por arriba de los valores que favorecen a las especies invasoras.

3. Si las concentraciones, o las proporciones de nutrientes, en particular nitrógeno y fósforo se encuentran sobre aquellos valores que representan la variación natural del sistema, se presentarán dinámicas no lineales en donde el regreso a las condiciones abióticas originales no causará un cambio en las variables bióticas en el mismo sentido.

RESULTADOS



Fig. 2. Fotografía del experimento de remoción en el humedal de La Mintzita.

VIII: RESULTADOS



Fig. 3. Fotografía de los mesocosmos al finalizar el experimento

Artículo publicado en el Boletín de la Sociedad Botánica de México. 87: 93-97 (2010)
ECOFISIOLOGÍA

CAPÍTULO I

“Respuesta a la adición de nitrógeno y fósforo en el crecimiento de *Typha domingensis*

Presl. y *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller”

Yazmín Escutia-Lara¹, Erick de la Barrera², Yanira Martínez de la Cruz¹ y Roberto Lindig-Cisneros²

¹Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.

²Laboratorio de Ecología de Restauración, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 27, Admón. 3, Santa María, C.P.58091, Morelia, Michoacán, México.

Resumen

La respuesta a los cambios en las concentraciones de nutrientes en las plantas de los humedales puede determinar la dinámica entre ellas. Estudios previos con *Typha domingensis* (Typhaceae) muestran discrepancias en cuanto a su respuesta al nitrógeno y al fósforo; en comparación, de *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae), una especie con la que coexiste con la primera en humedales del occidente de México, no existe información. En este trabajo se llevaron a cabo dos experimentos para cuantificar la respuesta de estas dos especies a diferentes concentraciones de N y P así como la combinación de ambos en el crecimiento y en particular sobre la acumulación de almidón en los rizomas. Los resultados indican que *T. domingensis* responde principalmente a la adición de N con un mayor crecimiento, número de hojas y biomasa mientras que *S. americanus* responde a la adición de N con un mayor crecimiento y número de hojas aunque para la acumulación de biomasa aérea responde a la adición de ambos nutrientes.

RESUMEN: CAPÍTULO I

Para *S. americanus*, a diferencia de *T. domingensis*, ningún tratamiento de fertilización tuvo un efecto diferencial en la acumulación de almidón. Los resultados de este estudio sugieren que si se incrementan las concentraciones de nitrógeno en humedales en donde coexisten *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* la primera podría desplazar a la segunda, causando pérdida de la biodiversidad de los mismos

Palabras clave: humedal, nutrimentos, crecimiento, hidrófitas.

CAPÍTULO I

“Responses to nitrogen and phosphorus addition on growth *Typha domingensis* Presl. y *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller”

Abstract

Responses to nutrient concentrations can determine the dynamics among wetland plant species. One of these species is *Typha domingensis* (Typhaceae) for which previous studies have obtained dissimilar results on the response to additions of nitrogen and phosphorus. *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae), is a species that coexist with the latter in Western Mexico, and no data has been gathered for responses to these nutrients. In this study two experiments were carried out to quantify response of the two species to addition of N and P as well as both nutrients combined. Results showed that *T. domingensis* responds mostly to N addition increasing height and particularly by accumulating starch in the rhizomes, and that *S. americanus* responds to N addition by increasing height and number of leaves, but aerial biomass accumulation responds to both nutrients. For *S. americanus*, in contrast with *T. domingensis*, starch accumulation did not respond to nutrient treatments. Our results suggest that if nitrogen concentrations in wetlands where *Typha domingensis* and *Schoenoplectus americanus* coexist, the first species might replace the second causing biodiversity loss.

Key words: wetland, nutrients, hydrophytes

CAPÍTULO I

“Respuesta a la adición de nitrógeno y fósforo en el crecimiento de *Typha domingensis*

Presl. y *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller”

1.1. INTRODUCCIÓN

Numerosas especies que crecen en los humedales responden a los aportes de nutrientes, particularmente fósforo y nitrógeno, alterando sus tasas de crecimiento de forma considerable (Macek y Rejmánková, 2007; Woo y Zedler, 2002). La respuesta de las plantas a los nutrientes es bien conocida, en el caso de las plantas de los humedales, las respuestas varían dependiendo de las características edáficas del humedal. En términos generales, las plantas de los humedales costeros son más susceptibles a las variaciones en nitrógeno y las plantas de humedales de aguas continentales a las variaciones en fósforo (Cronk y Fennessy, 2001).

Sin embargo, debido a las características fisicoquímicas de los suelos hídricos varios procesos, como la desnitrificación, pueden alterar la dinámica de los nutrimentos esenciales para las plantas (Richardson y Vepraskas, 2001).

En México se encuentran diversos tipos de humedales que cubren 0.66% del territorio nacional, y en su mayoría se concentran en las regiones costeras, en particular en la costa del Golfo de México (Montes *et al.*, 1999; Flores Verdugo *et al.*, 2007; Lara-Lara *et al.*, 2008; Peralta-Pelaez y Moreno-Casasola 2009). Sin embargo, también se encuentran humedales de importancia en la región continental del occidente del país, en particular los asociados a los mayores cuerpos de agua como son Chapala, Cuitzeo, Pátzcuaro y Yuriria. En particular en los lagos de Cuitzeo y Yuriria, la estructura de la vegetación acuática ha sido descrita (Ramos-Ventura y Novelo-Retana, 1993; Rojas-Moreno y Novelo-Retana, 1995), y en estos humedales destacan como especies dominantes especies de los géneros *Typha*, *Scirpus* y *Schoenoplectus*.

INTRODUCCIÓN: CAPÍTULO I

Entre las especies que responden de manera notable a los cambios en la disponibilidad de nutrimentos encontramos a aquellas que pertenecen al género *Typha* (Typhaceae) que incrementan su cobertura cuando los aportes de nitrógeno y/o fósforo se incrementan (Shih y Finkelstein, 2008).

En particular, *Typha domingensis* Presl., es una especie característica de muchos humedales de agua dulce en el occidente de México que en muchos sitios forma un patrón de zonación característico con *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller (Cyperaceae) (Ramos Ventura y Novelo Retana, 1993; Rojas Moreno y Novelo Retana, 1995). Si los aportes de nutrientes se incrementan es posible que *T. domingensis* desplace a *S. americanus* como ha ocurrido en otras regiones (Craft *et al.*, 1995), debido a que esta especie, como otras del mismo género, pudiera presentar un comportamiento invasor en respuesta a alteraciones en el régimen de nutrientes (Woo y Zedler, 2002; Galatowitsch *et al.*, 1999; Zedler y Kercher, 2004). En los humedales en donde se encuentra una zonación entre *T. domingensis* y *S. americanus*, la diversidad vegetal depende en buena medida de la dinámica de la distribución de las especies dominantes (Escutia-Lara *et al.*, 2009), por lo que entender la respuesta de estas dos especies a las concentraciones de nutrimentos en el medio es de gran importancia para comprender y en su caso manejar la dinámica de los humedales.

En condiciones experimentales *Typha domingensis* creciendo en una matriz de *S. americanus* responde a la adición de nitrógeno pero no a la adición de fósforo, tanto en el número de rizomas formados durante una temporada de crecimiento como en la biomasa de los mismos, aunque no existen diferencias en la biomasa aérea (Escutia-Lara *et al.*, 2009). Estos resultados contrastan con otros que han mostrado que *T. domingensis* responde a la adición de fósforo (Macek y Rejmankova, 2007; Lorenzen *et al.*, 2001; Miao *et al.*, 2000). Un análisis en los rizomas de *S. americanus* indicó presencia de almidón y en el género *Schoenoplectus* sólo se reportó presencia de almidón en *S. lacustris* (Steinmann y Brandle, 1984).

El presente estudio se condujo con el propósito de determinar el efecto de la adición de nitrógeno y fósforo en *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus*, establecidas

INTRODUCCIÓN: CAPÍTULO I

experimentalmente en forma independientemente, en crecimiento, acumulación de biomasa y de almidón en los rizomas, para conocer la respuesta de estas dos especies a los nutrientes antes mencionados y de esta manera poder entender mejor la dinámica entre ellas.

1.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para el presente estudio se extrajeron 216 rizomas de *Schoenoplectus americanus* y 216 de *Typha domingensis* del manantial de La Mintzita ubicado al suroeste de la Ciudad de Morelia, Michoacán México, 19° 38'43" N, y 101° 17'47" W. Los rizomas se seleccionaron para que su peso fresco no variara más de 5% entre sí. Se utilizaron 24 mesocosmos de 210 l de capacidad, 12 para cada especie. Dentro de cada uno se colocaron 9 macetas de 5 l (25 cm de altura X 16 cm de diámetro) de capacidad en cada una de las cuales se transplantó un rizoma. Los mesocosmos fueron nivelados y una válvula de flotador mantuvo el nivel de agua constante en cada uno.

Los tratamientos de fertilización consistieron en un control y la aplicación de KH_2PO_4 en dos cantidades, 0.068 y 0.137g, y de KNO_3 en dos cantidades, 0.15 y 0.30g, en un diseño ortogonal para cada especie de tal forma que se contó con 9 tratamientos y 12 repeticiones por tratamiento. El fertilizante se aplicó en la superficie de cada maceta disuelto en 15 ml de agua destilada, para el tratamiento control se agregaron 15 ml de agua destilada. La adición de nutrimentos fue cada 15 días durante 6 meses (mayo a octubre). Se eligieron las sales de potasio porque es sabido que este elemento no causa efectos tóxicos en las plantas aun en altas concentraciones. Se midió la altura de tallos y el número mensualmente. Al final del experimento se cortaron todos los tallos y se extrajeron los rizomas. La biomasa se secó a 60 °C para la obtención de peso seco. El análisis de la concentración de almidón se hizo por medios espectrofotométricos (Escutia-Lara et al. 2009). Algunas plantas que fueron dañadas a lo largo del experimento se excluyeron de los análisis. Los datos fueron analizados por medio de ANOVA de dos vías (Crawley 2007), se verificó que los residuales cumplieran con los supuestos del análisis. Todos los análisis se llevaron a cabo con el paquete estadístico R (R Development Core Team, 2009).

RESULTADOS: CAPÍTULO I

1.3. RESULTADOS

Typha domingensis respondió a la adición de nitrógeno para todas las variables de respuesta y para ninguna respondió a la adición de fósforo (Cuadro 1). En particular la altura, evaluada tanto como altura del tallo más alto ($F_{(2,89)} = 38, P < 0.0001$) o como altura promedio ($F_{(2,89)} = 8, P = 0.0006$), aumentó en la medida en que aumentaba la concentración de nitrógeno (altura del tallo más alto: $123 \pm 22, 146 \pm 20$ y 167 ± 19 cm; altura promedio: $102 \pm 21, 111 \pm 16$ y 121 ± 19 cm). También el número de tallos ($1.6 \pm 0.7, 2.1 \pm 1.0$ y 2.5 ± 0.91 ; $F_{(2,89)} = 9.9, P = 0.0001$) y la biomasa aérea ($20.1 \pm 13.3, 33.8 \pm 12.5$ y 47.3 ± 20.3 ; $F_{(2,89)} = 22.8, P < 0.0001$), respondieron de la misma manera a la adición de nitrógeno.

La acumulación de biomasa en los rizomas respondió de manera muy marcada a la adición de nitrógeno ($17.4 \pm 11.5, 26.1 \pm 13.4$ y $40.4g \pm 19.6$; $F_{(2,89)} = 17.8, P < 0.000001$), debido a que el tratamiento con mayor concentración de nitrógeno más que duplicó la biomasa en los rizomas comparado con los otros tratamientos. El almidón en los rizomas expresado en porcentaje con respecto al peso seco del rizoma respondió a la adición de ambos nutrimentos (N: $F_{(2,89)} = 7.3, P = 0.001$; P: $F_{(2,89)} = 5.4, P < 0.006$) y la interacción fue también significativa ($F_{(2,89)} = 26.2, P < 0.000001$), debido a que el tratamiento con la concentración baja de fósforo presentó el mayor porcentaje de almidón (50.3 ± 24.8 %) seguido por el tratamiento con la dosis alta y combinada de nitrógeno y fósforo (32.8 ± 1.5 %). Para *T. domingensis* la relación entre la biomasa de raíces y de tallos no varió significativamente con los tratamientos de fertilización.

Schoenoplectus americanus respondió solamente a la adición de nitrógeno para las variables altura máxima ($76.5 \pm 11.4, 99.9 \pm 10.0$ y $113.3 \text{ cm} \pm 7.6$; $F_{(2,69)} = 85.9, P < 0.000001$), altura promedio ($68.1 \pm 10.3, 80.5 \pm 6.5$ y 86.1 ± 6.0 cm; $F_{(2,69)} = 35.6, P < 0.000001$) número de tallos ($13.7 \pm 6.0, 23.5 \pm 6.9$ y 29.2 ± 7.0 ; $F_{(2,69)} = 32.6, P < 0.0000001$) y biomasa de rizomas ($7.6 \pm 4.8, 14.9 \pm 6.8$ y 17.5 ± 9.5 g; $F_{(2,69)} = 12.2, P < 0.000001$). La biomasa aérea (Cuadro 1) respondió a la adición de nitrógeno ($F_{(2,69)} = 85.9, P < 0.000001$) y también de fósforo (Cuadro 1; $F_{(2,69)} = 3.7, P = 0.03$), y la interacción no fue significativa. La relación entre la biomasa de

RESULTADOS: CAPÍTULO I

raíz y de tallos respondió también a ambos nutrientes las diferencias no son tan marcadas lo que se refleja en los valores de significancia (nitrógeno; $F_{(2,69)} = 3.6$, $P = 0.03$; fósforo; $F_{(2,69)} = 4.5$, $P = 0.01$), y la interacción no fue significativa.

Cuadro 1. Respuesta de *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* a los tratamientos de fertilización. La concentración corresponde a litros de medio de cultivo, los datos son medias y desviaciones estándar.

<i>Typha domingensis</i>								
KNO ₃ (g/l)	KH ₂ PO ₄ (g/l)	Altura del tallo más alto (cm)	Altura promedio (cm)	Número de tallos	Biomasa aérea (g)	Biomasa de rizomas (g)	% de almidón	Relación raíz tallo
0	0	125.4 ± 5.8	102.0 ± 4.6	1.3 ± 0.1	17.7 ± 4.8	14.8 ± 3.1	19.1 ± 3.1	1.8 ± 2.6
0	0.015	117.2 ± 7.2	94.8 ± 8.2	2.0 ± 0.2	20.0 ± 3.4	20.2 ± 7.1	49.5 ± 0.8	0.8 ± 0.4
0	0.03	117.8 ± 6.9	101.2 ± 6.2	1.6 ± 0.2	21.0 ± 3.1	17.4 ± 1.8	17.6 ± 1.9	0.9 ± 0.3
0.03	0	151.3 ± 5.1	113.4 ± 4.6	2.3 ± 0.2	31.1 ± 4.1	29.2 ± 1.2	19.0 ± 2.2	1.2 ± 0.9
0.03	0.015	153.5 ± 5.2	116.2 ± 5.1	2.2 ± 0.4	39.7 ± 3.7	26.2 ± 0.4	8.0 ± 1.2	0.7 ± 0.4
0.03	0.03	138.3 ± 7.0	108.4 ± 5.4	2.1 ± 0.2	32.0 ± 2.7	22.7 ± 1.8	31.1 ± 1.8	0.7 ± 0.3
0.06	0	168.0 ± 5.0	117.8 ± 5.9	2.0 ± 0.3	46.8 ± 6.4	35.4 ± 0.8	20.2 ± 0.4	0.9 ± 0.4
0.06	0.015	163.3 ± 5.9	124.2 ± 4.8	2.7 ± 0.2	46.3 ± 6.4	40.9 ± 2.2	21.8 ± 1.8	0.9 ± 0.4
0.06	0.03	168.4 ± 6.2	121.0 ± 6.7	3.0 ± 0.2	46.4 ± 4.8	40.7 ± 1.9	28.5 ± 7.1	1.0 ± 0.9
<i>Schoenoplectus americanus</i>								
KNO ₃ (g/l)	KH ₂ PO ₄ (g/l)	Altura del tallo más alto (cm)	Altura promedio (cm)	Número de tallos	Biomasa aérea (g)	Biomasa de rizomas (g)	% de almidón	Relación raíz-tallo
0	0	78.6 ± 2.1	68.7 ± 1.8	11.4 ± 0.7	4.9 ± 0.3	9.2 ± 2.1	11.2 ± 3.3	1.9 ± 1.3
0	0.015	76.8 ± 4.2	67.0 ± 3.9	16.0 ± 2.5	6.2 ± 1.1	5.4 ± 0.8	23.9 ± 7.8	1.1 ± 0.3
0	0.03	76.3 ± 2.1	72.5 ± 1.7	16.8 ± 3.9	6.5 ± 0.5	7.5 ± 1.0	19.2 ± 5.3	1.1 ± 0.3
0.03	0	98.2 ± 3.6	79.6 ± 2.2	21.3 ± 2.1	11.7 ± 1.1	15.1 ± 2.7	18.9 ± 4.3	1.6 ± 1.4
0.03	0.015	99.2 ± 2.8	79.4 ± 1.9	24.8 ± 1.6	17.0 ± 1.3	12.4 ± 2.0	15.7 ± 3.8	0.8 ± 0.2
0.03	0.03	97.1 ± 2.6	76.5 ± 1.7	24.8 ± 1.8	17.0 ± 1.2	16.4 ± 2.3	20.5 ± 2.5	1.0 ± 0.2
0.06	0	111.9 ± 2.3	86.2 ± 1.7	30.3 ± 1.9	23.3 ± 1.6	19.7 ± 3.9	16.2 ± 2.4	0.9 ± 0.5
0.06	0.015	114.8 ± 2.5 C	85.9 ± 2.1 C	29.0 ± 1.1 B	27.7 ± 1.3	16.8 ± 2.6	12.7 ± 2.8	0.6 ± 0.4
0.06	0.03	111.8 ± 2.8 C	85.6 ± 2.0 C	29.0 ± 2.5 B	24.4 ± 2.6	16.6 ± 3.2	11.9 ± 1.8	0.8 ± 0.7

1.4. DISCUSIÓN

Las dos especies estudiadas respondieron principalmente a la adición de nitrógeno. *Typha domingensis* respondió a la adición de nitrógeno aumentando su biomasa aérea y la biomasa de los rizomas. De forma contrastante, fue el tratamiento de la dosis baja de fósforo el que acumuló más almidón en los rizomas. *Schoenoplectus americanus* también respondió a la adición de nitrógeno aunque para el caso de la biomasa aérea la adición de fósforo también tuvo un efecto importante. Un aspecto importante es que para *S. americanus*, a diferencia de *T. domingensis*, ningún tratamiento de fertilización tuvo un efecto diferencial en la acumulación de almidón.

Estos resultados concuerdan en términos generales con los resultados del experimento de Escutia-Lara *et al.* (2009a) donde ambas especies se encontraban creciendo juntas. En ese caso, el crecimiento evaluado como altura y biomasa aérea de *Typha domingensis* respondió a la adición de nitrógeno pero no a la adición de fósforo y el crecimiento, en biomasa aérea, de *S. americanus* respondió a la adición de nitrógeno y fósforo. Con respecto a *T. domingensis*, estos resultados contrastan con aquellos que han mostrado una respuesta a la adición de fósforo en diferentes condiciones (Macek y Rejmankova, 2007; Lorenzen *et al.*, 2001; Miao *et al.*, 2000). Los resultados confirman que *Schoenoplectus americanus* tiene la capacidad de almacenar almidón en los rizomas y que este representa entre el 11 y el 24% del peso seco, siendo la segunda especie del género en la que se cuantifica almidón pues en *S. lacustris* el almidón puede representar hasta el 15% del peso del rizoma (Steinmann y Brändle 1984).

En general, las plantas pueden responder en términos de su crecimiento a los niveles de nutrientes disponibles en el ambiente donde se desarrollan y esto es especialmente cierto en ambientes oligotróficos como muchos humedales alimentados por manantiales, como es el caso de nuestro sistema de referencia. La asimilación de nitratos por las raíces está mediada por la enzima nitrato reductasa. Aunque existen niveles constitutivos de esta enzima, un incremento de su actividad se puede inducir por diversos factores como luz y un aumento en la disponibilidad de nitrógeno (Taiz y Zeiger 2006). En este último caso, debido a que la

DISCUSIÓN: CAPÍTULO I

asimilación de nitrógeno es un proceso energéticamente costoso, la inducción de la enzima sólo en los casos en los que el nutriente está disponible parece ser una adaptación que ha permitido a las especies vegetales reducir su actividad metabólica hasta el momento en el que los nutrientes estén disponibles (Taiz y Zeiger 2006). Para el caso de las hidrófitas consideradas en este estudio, es posible que la inducción de la nitrato reductasa ocurra de manera más expedita en *Typha domingensis* comparada con *Schoenoplectus americanus*, aspecto que debe ser estudiado en futuras investigaciones.

Por otro lado, la asimilación de nitratos por medio de la nitrato reductasa se puede saturar, en función de la especie, en forma relativamente rápida. Sin embargo, al aumentar los niveles de nitrógeno en el suelo, por ejemplo, como resultado de lixiviados de actividades agrícolas, la disponibilidad de fósforo disminuye, con lo que el desarrollo de las plantas podría verse limitado, lo cual se compensó mediante fertilización en algunos tratamientos de este estudio (Arróniz - Crespo *et al.* 2008). El hecho de que *T. domingensis* no haya respondido a la adición de fósforo pero sí a incrementos en la disponibilidad de nitrógeno, en contraste con *S. americanus*, que acumuló más peso seco con la fertilización con fósforo, sugiere que esa especie es más eficiente en la asimilación de este nutriente aún en condiciones limitantes, con lo cual se podría explicar, en parte, el éxito que ha tenido como especie invasora (Woo y Zedler 2002).

Las concentraciones de los nutrimentos en los humedales, en particular los macronutrimentos nitrógeno y fósforo, varían en función de la dinámica del suelo de la cuenca en la que se encuentran los humedales y de la posición de éstos dentro de la misma cuenca (Cronk y Fennessy, 2001). Por lo tanto, las alteraciones humanas en las cuencas, particularmente el cambio de uso de suelo y la agricultura, pueden alterar las concentraciones de estos macronutrimentos en los humedales y en consecuencia su dinámica (Zedler, 2003).

Los resultados de este estudio sugieren que si se incrementan las concentraciones de nitrógeno en humedales en donde coexisten *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* la primera

DISCUSIÓN: CAPÍTULO I

podría desplazar a la segunda, causando pérdida de la biodiversidad de los mismos (Escutia-Lara *et al.*, 2009b).

1.5. AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por la Universidad Nacional Autónoma de México por medio del proyecto PAPIIT IN203608 y CONACYT (SEP-CONACYT 2008-101335).

Agradecemos a dos revisores anónimos sus comentarios y sugerencias que mejoraron considerablemente la versión final del manuscrito.

1.6. LITERATURA CITADA

- Arróniz-Crespo, M., Leake J.R., Horton P. y Phoenix G.K. 2008. Bryophyte physiological responses to, and recovery from, longterm nitrogen deposition and phosphorus fertilisation in acidic grassland. *New Phytologist* 180: 864-874.
- Craft C.B., Vymazal J. y Richardson C.J. 1995. Response of Everglades plant-communities to nitrogen and phosphorus additions. *Wetlands* 15:258-271.
- Crawley, R., 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Ltd., USA. Cronk J.K. y Fennessy M.S. 2001. *Wetland plants, biology and ecology*. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida.
- Escutia-Lara Y., Gómez-Romero M. y Lindig-Cisneros R. 2009a. Nitrogen and phosphorus effect on *Typha domingensis* Presl. rhizome growth in a matrix of *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller. *Aquatic Botany* 90:74-77.
- Escutia-Lara, Y., Lara-Cabrera S., Lindig-Cisneros, R.A. 2009b. Fire and dynamics of the emergent hydrophytes of the Mintzita wetlands, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 3: 771-778.
- Flores Verdugo, F., Moreno Casasola P., Agraz Hernández M.C., López Rosas H., Benítez Pardo D. y Travieso Bello A.C. 2007. La topografía y el hidropériodo: dos factores que condicionan la restauración de humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80s: 33-47.
- Galatowitsch S.M., Anderson N.O. y Ascher P.D.. 1999. Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *Wetlands* 19:733-755.
- Hassid W.Z. y Neufeld E.F. 1964. Quantitative determination of starch in plant tissues. En: Whistler R.L. Ed. *Methods in carbohydrate chemistry* Vol. 4, pp. 33-36, Academic Press, New York.
- Lara-Lara J.R., Arreola Lizárraga J.A., Calderón Aguilera L.E., Camacho Ibar V.F., de la Lanza Espino G., Escofet Giansone A., Espejel Carbajal M.I. Guzmán

LITERATURA CITADA: CAPÍTULO I

- Arroyo M., Ladah L.B., López Hernández M., Meling López E.A., Moreno Casasola Barceló P., Reyes Bonilla H., Ríos Jara E. y Zertuche González J.A. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. En Jorge S., G. Halffter y J. Llorente Eds. Capital natural de México, vol. I : Conocimiento actual de la biodiversidad. pp. 109-134. Conabio, México.
- Lorenzen B., Brix H., Mendelsohn I.A., McKee K.L. y Miao S.L. 2001. Growth, biomass allocation and nutrient use efficiency in *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* as affected by phosphorus and oxygen availability. *Aquatic Botany* 70:117-133.
 - Macek P. y Rejmánková E. 2007. Response of emergent macrophytes to experimental nutrient and salinity additions. *Functional Ecology* 21:478-488.
 - Miao S.L., Newman S. y Sklar F.H. 2000. Effects of habitat nutrients and seed sources on growth and expansion of *Typha domingensis*. *Aquatic Botany* 68:297-311.
 - Montes C., Castillo A. C.G.S. y López Portillo J. 1999. Distribución del manglar en cuatro sistemas lagunares de la costa de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 64:25-34.
 - Nuñez Escobar, R. 2007. El suelo como medio natural en la nutrición de cultivos. En: González-Alcántar G. y Trejo-Téllez L.I. Eds. *Nutrición de Cultivos*. pp. 93-157 Colegio de Posgraduados- Mundiprensa. México D.F.
 - Peralta-Pelaez, L.A. y Moreno-Casasola P. 2009. Floristic composition and diversity of wetland vegetation in dune lakes in Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 89-101.
 - R Development Core Team, 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL: <http://www.R-project.org>.
 - Ramos-Ventura L.J. y Novelo-Retana A. 1993. Vegetación y flora acuáticas de la laguna de Yuriria, Guanajuato, México. *Acta Botánica Mexicana* 25:61-79.
 - Richardson J.L. y Vepraskas M.J. 2001. *Wetland Soils*. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida.

LITERATURA CITADA: CAPÍTULO I

- Rojas-Moreno J. y Novelo-Retana A. 1995. Flora y vegetación acuáticas del lago de Cuitzeo, Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana* 31:1-17.
- Shih J.G. y Finkelstein S.A. 2008. Range dynamics and invasive tendencies in *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* in Eastern North America derived from herbarium and pollen records. *Wetlands* 28:1-16.
- Steinmann F. y Brändle R. 1984. Carbohydrate and protein metabolism the rhizomes of the bulrush (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla) in relation to natural development of the whole plant. *Aquatic Botany* 19:53-63.
- Taiz L y Zeiger E. 2006. *Plant Physiology*, 4a. edn. Sinauer Press, Sunderland, MA, EEUU. 700 pp.
- Woo I. y Zedler J.B. 2002. Can nutrients alone shift a sedge meadow towards dominance by the invasive *Typha × glauca*? *Wetlands* 22:509-521.
- Zedler, J.B. 2003. Wetlands at your service: reducing impacts of agriculture at the watershed scale. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 65-72.
- Zedler J.B. y Kercher S. 2004. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23:431-452.

Artículo en revisión en la revista *Hidrobiológicas*

CAPÍTULO II

“Cosecha de carrizo (*Phragmites australis* Cav. Trin ex. Steud.) como método de control en un humedal del occidente de México”

Yazmín Escutia-Lara¹, Sabina Lara-Cabrera², Mariela Gómez-Romero³, and Roberto Lindig-Cisneros³

¹Doctorado Institucional en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.

²Laboratorio de Sistemática Molecular de Plantas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán, México.

³Laboratorio de Ecología de Restauración, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 27, Admón. 3, Santa María, C.P.58091, Morelia, Michoacán, México.

Resumen

El carrizo (*Phragmites australis*) ha invadido humedales a nivel mundial y desplazado a la vegetación nativa y su fauna asociada. Los métodos de control incluyen el uso de herbicidas, pero pueden causar impactos ambientales negativos. Una alternativa es la cosecha de la biomasa aérea, la cual se probó en los humedales del manantial de la Mintzita, Michoacán, en el occidente de México. Los resultados indican que la cosecha incrementa el establecimiento de especies nativas, y que la riqueza de especies varía en función del método de cosecha. En parcelas en donde el carrizo se removió completamente cada dos meses, 9 especies nativas se establecieron, el mismo número que en parcelas en donde se removió el carrizo cuando un tallo alcanzara dos metros de altura. En parcelas en donde sólo se removieron tallos de dos metros de altura o más, se

RESUMEN: CAPÍTULO II

establecieron 6 especies, en contraste sólo tres especies se establecieron en las parcelas control.

La composición de especies se correlaciona con el método de cosecha (ANOSIM, $R=0.4514$, $P < 0.01$). La cosecha también reduce la capacidad de retoñar del carrizo ($F_{(3,20)} = 27$, $P < 0.000001$). Después de tan sólo un año, las parcelas de remoción total presentaron la menor biomasa aérea seca (108 ± 15 g) seguida por el tratamiento de remoción total cuando un tallo alcanzara dos metros de altura (197 ± 81 g), y el tratamiento de remoción de tallos de dos metros de altura o mayores (593 ± 466 g) y el control (3296 ± 232 g). Varias plantas de carrizo murieron después del primer año. Aunque ensayos de largo plazo son requeridos y en más sitios invadidos, estos resultados sugieren que la cosecha de carrizo puede ser una medida de control eficiente en humedales invadidos en el occidente de México.

Palabras clave: herbicida, remoción, especies nativas, fuente de agua, restauración

CAPÍTULO II

“Common reed (*Phragmites australis* Cav. Trin ex. Steud.) harvest as a control method in a Neotropical wetland in Western México”

Abstract

Common reed (*Phragmites australis*) has invaded wetlands worldwide and displaced native vegetation and wildlife. Control measures include herbicides, but their use can cause negative environmental impacts. An alternative is harvesting of aerial biomass. We tested harvesting to control common reed in Mintzita springs, Michoacán in Western México. Results showed that harvesting increased native plant species establishment, and that species richness varied with harvesting method. In plots where reed was completely removed every two months, 9 natives established, the same number as in plots where all reed biomass was removed if at least one stem was 2m tall at the harvest date. When only reed stems 2m or taller were removed, 6 species established, whereas, in control plots only three species established. Species composition correlates with harvesting method (ANOSIM, $R=0.4514$, $P < 0.01$). Harvesting reduced reed resprouting ($F_{(3,20)} = 27$, $P < 0.000001$), after one year full removal had the lowest aerial dry biomass (108 ± 15 g) followed by full removal once a reed stem was 2m tall (197 ± 81 g), and plots where only 2m or taller stems were removed (593 ± 466 g) and control (3296 ± 232 g). Several reed plants died after the first year of the experiment. Although more trials and long term follow up are needed, our results suggest that harvesting can be an efficient control method for infested wetlands in Western Mexico.

Key Words herbicide, removal, native species, water supply, restoration

CAPÍTULO II

“Common reed (*Phragmites australis* Cav. Trin ex. Steud.) harvest as a control method in a Neotropical wetland in Western México”

2.1 INTRODUCTION

Plant invasions displace native species, alter key ecosystem functions and are a main cause of biodiversity decline (Mack *et al.*, 2000). In wetlands, most invasions are fostered by human induced changes in disturbance regimes and nutrient loads (Alpert *et al.*, 2000; D'Antonio, 1993; Thompson *et al.*, 2001). Once established, invasive plant species can alter environmental conditions and the intensity and nature of biotic interactions (D'Antonio & Vitousek, 1992; Goldberg, 1990; Gordon, 1998; Vitousek *et al.*, 1987), resulting in dramatic changes in the composition of native communities (Howard & Goldberg, 2001; Reader & Bonser, 1993).

Common reed (*Phragmites australis*) is a coarse perennial grass with a worldwide distribution. It is common in brackish and freshwater wetlands (Gleason & Cronquist, 1963) especially in disturbed habitats along water bodies (Ailstock *et al.*, 2001; Marks *et al.*, 1994; Saltonstall, 2002). It has been suggested that this species turns invasive after human induced changes in disturbance regimes, particularly changes in hydrological and nutrient regimes as well as salinity (Marks *et al.*, 1994).

Our experimental area, the Mintzita wetland complex, is located to the south of the city of Morelia, the capital of the state of Michoacán, México. The dominant species are cattail (*Typha domingensis* Presl.) and chairmaker's bulrush (*Schoenoplectus americanus* (Pers.)

INTRODUCTION: CAPÍTULO II

Volkart ex Schinz and Keller). Two major impacts on the wetlands are nitrogen inputs from the watershed and phosphorus release from fires (Escutia-Lara *et al.*, 2009). In recent years, *P. australis* has increased its cover in the wetlands, displacing native vegetation and altering hydrological regimes. Elsewhere, control measures have been necessary for reducing negative effects on natural wetland communities after invasion of *P. australis* (Ailstock *et al.*, 2001). The Mintzita springs provides water for 300,000 inhabitants of Morelia and conservation and restoration of the area is required, including *P. australis* control.

Phragmites australis control has been done by applying herbicides, mostly glyphosate, to affected areas (Back & Holomuzki, 2008; Mozdzer *et al.*, 2008; Turner & Warren, 2003), but use of glyphosate can have the undersired environmental impact of damaging non target species (Tsiu & Chu, 2007). Furthermore, glyphosate, although considered safe for humans (Williams *et al.*, 2000), in recent studies it has been suggested that long term exposure to some formulations might pose risks to human health (Romano *et al.*, 2010). Because there are no official guidelines or norms for herbicide use in Mexican wetlands, information on herbicide alternatives for reed control are needed, thus avoiding potential hazards for human populations. This is especially true for wetlands that provide drinking water, such as the Mintzita springs, that provide up to 40% of the water of the city of Morelia.

One alternative control measure is harvesting of the aerial biomass, because eliminating the photosynthetic tissues of the plant can reduce posterior growth and spread of the species (Asaeda & Karunaratne, 2000). In some areas, harvesting during late summer has no effect because reserves have already accumulated in plant tissues (Husak, 1978), whereas harvesting after winter, when the plant has already sprouted, can have a considerable effect because the plant has low reserves (Karunaratne *et al.*, 2004), also continuous yearly harvesting can significantly reduce *P. australis* biomass (Asaeda & Karunaratne, 2000; Cizkova *et al.*, 1996; Rajapakse *et al.*, 2006; Van der Putten *et al.*, 1997). Therefore, it is necessary to determine the optimal harvesting regime depending on regional conditions (Ostendorp, 1995; Rajapakse *et al.*, 2006). We compared the effect of four harvesting treatments in an area invaded by *P. australis* within Mintzita springs on native species establishment, in order to assess its

INTRODUCTION: CAPÍTULO II

management potential. Harvesting treatments simulated traditional use of this species in México, because stems are used for handicrafts and other purposes. Usually, only stems two meters or higher are harvested (Gerritsen *et al.*, 2009), although sometimes all stems are cut in the process (Lindig-Cisneros, pers. obs.), representing a potentially economical and socially acceptable control method for this species.

2.2. MATERIALS AND METHODS

An area invaded by *P. australis* was selected within the Mintzita wetlands (101°17'47" W, 19°38'43" N) for a harvesting experiment in 2009. The area has been studied for the last 5 years by biannual plant composition sampling of 30, 1m² permanent plots across the water depth gradient (Escutia-Lara *et al.*, 2009). In our study site, *P. australis* grows all year round, although growth peaks during summer and slows from October to February, when some leaves senesce and isolated stems die. Within the *P. australis* invaded area, all live and dead stems were removed at the beginning of the 2009 growing season (February). Four harvesting treatments were chosen: 1) harvesting all stems every 60 days, 2) harvesting only stems that were 2m or taller at harvesting date, 3) when one stem reached 2 m tall harvesting all stems at harvesting date, 4) a no harvesting treatment as control (Table 1). Each treatment had 6 replicates, each in one 1 m² plot, size that allowed for testing the effects of treatments on plant species composition. Plots were placed at random with 50 cm left between plots. Plant species cover by plot was recorded as percentage every 30 days for a year and *P. australis* stem height was also evaluated by measuring all stems in the plots.

Phragmites australis response to the experimental treatments was analyzed by means of ANOVA with R software (R Development Core Team, 2010), for all tests compliance with assumptions of homogeneity of variances and normality was checked. Species composition as affected by the treatments was tested with ANOSIM on a Bray-Curtis distance matrix (Manly, 2000) using vegan in R (Oksanen *et al.*, 2009). Comparison of plot plant species composition with the composition of not-invaded areas within the same water depth area of the wetlands in different years was done using the data of the permanent plots that have been monitored since 2005 (Escutia-Lara *et al.*, 2009) through a similarity analysis with Jaccard's index for presence-absence data using MVSP software (Kovach Computing Services, 1998.)

2.3. RESULTS

Sixty days after removal of *Phragmites australis* live and dead stems, during April, plots showed vigorous sprouting of this species and a few individuals of other species. After 60 additional days (May), 4 species were observed: *Hydrocotyle verticillata*, *Typha domingensis* and *Eupatorium rugosum*, and in one plot an individual of *Schoenoplectus americanus*. Throughout the experiment only a few individuals of *Hydrocotyle verticillata*, *Typha domingensis* and *Eupatorium rugosum* were found in control plots.

It was during June (90 days after the experiment started), at the beginning of the rainy season, that *P. australis* height started to separate between treatments (Fig. 1) as well as cover, only 10 plots had more than 50% cover (Table 2). Two new species were recorded in the plots, *Galium trifidum* in 23 plots and *Polygonum hidropiperoides* in two plots. In August (150 days after initial harvest), *Schoenoplectus americanus* was present in 6 plots and *Carex comosa* was recorded for the first time in one plot. In the following months more species were recorded and most native species increased their cover, and seasonal changes in cover were also evident (Table 2). Using the October cover data, the month when more species were present at the end of the rainy season, Bray-Curtis distances correlates with removal treatments (ANOSIM, $R = 0.4514$, $P = 0.0099$).

A comparison of plot species composition with the composition of permanent plots evaluated from 2005 to 2008 (no evaluation in 2009 could be done because the area of the permanent plots was burned by local residents late during the growth season) shows that removal treatments are closer to permanent plots evaluated in 2008 (Fig. 2). Control plots do not cluster with other plots and plots evaluated in 2005 and 2006 are clustered together because they share 16 of the 21 species present in the study area and are similar to plots evaluated in 2007 because these plots share 12 species with those of 2005 and 2006. Treatment A had 9 species (complete removal) and also treatment B (removal of all stems when at least one reached 2 m in height) being the most similar, and close to plots of treatment C that had 6 species (only stems 2 m high or taller removed).

RESULTS: CAPÍTULO II

Trends in species composition were correlated with removal treatments because *P. australis* became less abundant in harvested treatments, in particular the treatment of full removal every 60 days, and differences were found at the end of the removal experiment. Treatment A, full removal, had the lowest aerial dry biomass of all at the end of the experiment (108 ± 15 g) followed by treatment C, full removal once a stem reached 2 m in height (197 ± 81 g), treatment B, where only 2 m or higher stems were removed (593 ± 466 g) and finally control (3296 ± 232 g). The differences among treatments were significant ($F_{(3,20)} = 92$, $P < 0.000001$). Differences in height among treatments: A = 83 ± 33 cm, B = 225 ± 121 cm, C = 100 ± 80 cm, D = 437 ± 35 cm, were also significant ($F_{(3,20)} = 27$, $P < 0.000001$). All *P. australis* plants died in 3 plots.

RESULTS: CAPÍTULO II

Table 1. Number of plots harvested of each treatment at each harvesting date.

Days after initial harvest	60	120	180	240	300
Control (D)	0	0	0	0	6
A	6	6	6	6	6
B	0	6	6	5	5
C	0	6	6	4	1

RESULTS: CAPÍTULO II

Table 2. Percent cover of *Phragmites australis* and native species present in the experimental plots. Treatments where: removal of all *P. australis* stems every two months (a), removal of stems 2 m or taller every two months (b), removal of all stems if at least one reached 2 m in height (c). Control plots not shown because only a few individuals of *Hidrocotaly verticillata*, *Typha domingensis* and *Eupatorium rugosum* were found all along the experiment.

Species	Treatment	Days after initial harvest									
		60	90	120	150	180	210	240	270	300	
<i>Phragmites australis</i> Cav. Trin ex. Steud.	A	83	30	45	31	37	18	24	21	21	
	B	84	55	42	43	42	43	44	45	45	
	C	84	47	59	38	39	33	27	21	21	
<i>Carex comosa</i> Boott	A								1	1	
	B				1	2	2	2	2	2	
	C										
<i>Cyperus niger</i> Ruiz and Pav.	A										
	B								1		
	C								1	1	
<i>Epilobium ciliatum</i> Raf.	A									1	
	B										
	C										
<i>Eupatorium rugosum</i> Kunth	A	3			2	4	13	9	19	19	
	B	3			3	4	6	5	13	13	

RESULTS: CAPÍTULO II

	C	3	1	1	2	6	5	8	17	16
<i>Galium trifidum</i> L.	A	0	11	15	20	2	1		3	3
	B	0	12	15	19	3	2			
	C		17	6	13	4	2	3	6	7
<i>Hidrocotyle verticillata</i>	A	8	49	30	33	33	34	36	28	28
Thunb.	B	8	21	34	20	29	27	24	18	18
	C	8	27	25	34	31	30	35	38	38
<i>Mimulus glabratus</i> Kunth.	A							1	3	3
	B							1	2	2
	C							3		
<i>Poaceae 1</i>	A									
	B								1	1
	C									
<i>Poaceae 2</i>	A								1	
	B								1	1
	C									
<i>Polygonum hydropiperoides</i>	A			2	2	3	3	6	5	5
Michx.	B			2	2	1	2	4	2	2
	C			1	4	3	3	6	3	3
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	A				1	1		3		

RESULTS: CAPÍTULO II

	B					2	1	2		
	C					1		1	1	
<i>Schoenoplectus americanus</i>	A	1							3	4
(Pers.) Volkart ex Schinz and R. Keller	B								2	3
	C									
<i>Typha domingensis</i> Pers.	A	5	11	8	13	22	32	22	18	18
	B	5	12	8	13	18	19	18	15	15
	C	5	9	8	8	18	26	21	14	14

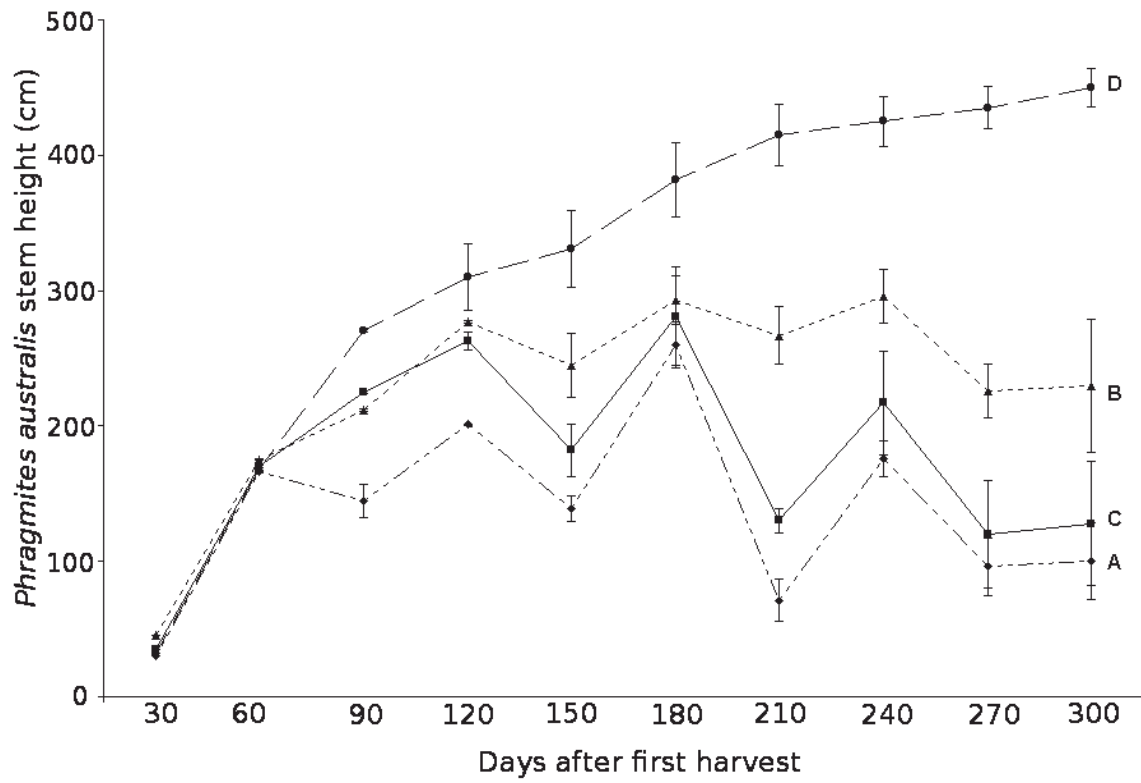
FIGURE LEGENDS

Figure 1. *Phragmites australis* mean stem height by treatment and standard errors. Treatments were: (A) removal of all *P. australis* stems every two months, (B) removal of stems 2 m or taller every two months, (C) removal of all stems if at least one reached 2 m in height, and (D) control.

Figure 2. Dendrogram of harvest treatments and permanent plots evaluated in 4 consecutive years. Treatments where: removal of all *P. australis* stems every two months (A), removal of stems 2 m or taller every two months (B), removal of all stems if at least one reached 2 m in height (C), and control (D).

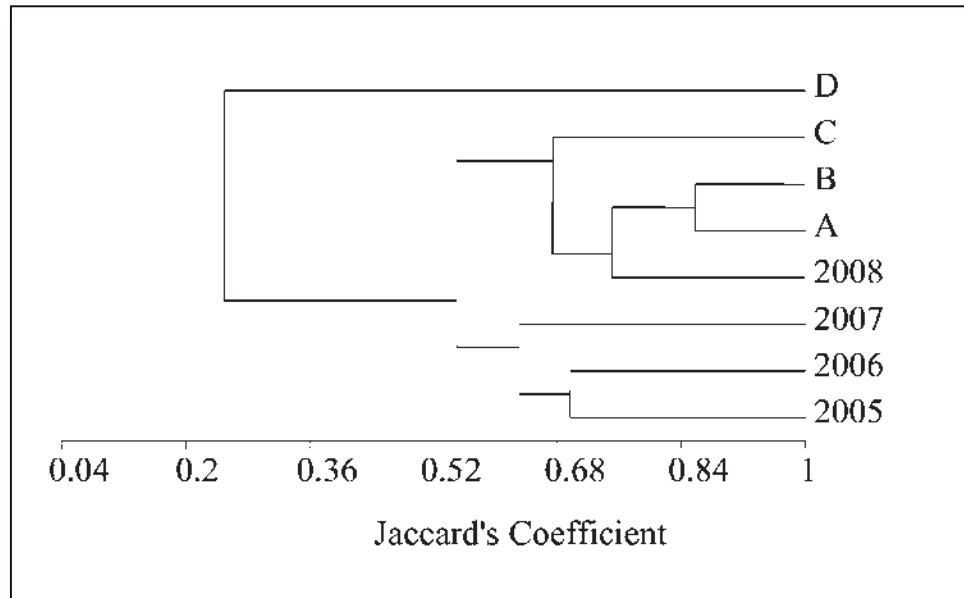
RESULTS: CAPÍTULO II

Figure 1



RESULTS: CAPÍTULO II

Figure 2



2.4. DISCUSSION

Phragmites australis harvest reduced sprouting and aerial biomass accumulation as other experiments have shown (Asaeda & Kurunaratne, 2000; Healy *et al.*, 2007; Husak, 1978, Karunaratne *et al.*, 2004; Rajapakse *et al.*, 2006; Van der Putten *et al.*, 1997), and native species were able to colonize harvested plots. When comparing native species present in the experimental plots with those of the permanent plots within the adjacent area of the wetland it is noticeable that permanent plots cluster from 2005 to 2007. Plots monitored in 2008 cluster with harvest treatments. The Mintzita wetlands have been subjected to increased human disturbance in the last decade (Escutia-Lara *et al.*, 2009), changing species composition in our permanent plots. In fact, permanent plots were not evaluated in 2009 because a provoked fire burned them just weeks before the scheduled sampling date. Harvest treatments, in particular full removal (A) and removal of stems 2 m in height or taller (B), cluster with plots evaluated in 2008, the closest sampling date of the permanent plots. Harvesting of all *P. australis* stems when at least one reached 2 m in height (treatment C) is not as close in species composition to permanent plots, probably because this treatment implies a more random and severe disturbance than any of the other two harvesting treatments. It is both more random and intense because not all plots were harvested necessarily in all harvesting dates and consequently the amounts of biomass removed were more variable as reflected in the last harvest data when this treatment had the highest variance of all.

For management of *P. australis* in our study area, several conclusions can be reached. First, there is not optimal season for removal, unlike in other areas where this species is present (Asaeda *et al.*, 2002; Asaeda & Karunaratne, 2000; Bjorndahl, 1985; Gryseels, 1989a; Gryseels, 1989b; Husak, 1978). Second, although all harvest treatments allow native species to establish, species composition in harvested treatments that are similar to the traditional use of the species (Gerritsen *et al.*, 2009) are more similar to the composition of the natural wetland. Therefore, harvesting can be an efficient control method of this species in infested wetlands in Western Mexico.

ACKNOWLEDGEMENTS: CAPÍTULO II

2.5. ACKNOWLEDGEMENTS

This work was financed by the National Autonomous University of Mexico by grant PAPIIT IN203608 and by CONACYT grant SEP-CONACYT-2008-101335.

2.6. REFERENCES

- Ailstock, M.S., C.M. Norman, P.J. Bushmann. 2001. Common Reed *Phragmites australis*: control and effects upon biodiversity in freshwater nontidal wetlands. *Restoration Ecology* 9: 49-59.
- Alpert, P., E. Bone & C. Holzapel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3: 52–66
- Asaeda, T. & S. Karunaratne. 2000. Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: model description. *Aquatic Botany* 67: 301-318.
- Asaeda, T., L.H. Nam, P. Hietz, N. Tanaka, S. Karunaratne. 2002. Seasonal fluctuations in live and dead biomass of *Phragmites australis* as described by a growth and decomposition model: implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation. *Aquatic Botany* 73: 223-239.
- Back, C.I. & J.R. Holomuzki. 2008. Long-term spread and control of invasive, common reed (*Phragmites australis*) in Sheldon Marsh, Lake Erie. *Ohio Journal of Science* 108: 108-112.
- Bjorndahl, G. 1985. Influence of winter harvest on stand structure and biomass production of the common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. in Lake Takern, Southern Sweden. *Biomass* 7: 303-319.
- Cizkova, H., J.A. Strand, J. Lukavska. 1996. Factors associated with reed decline in an eutrophic fishpond, Rozmberk (South Bohemia, Czech Republic). *Folia Geobotanica* 31: 111-118.
- D'Antonio, C.M. & P.M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review in Ecology and Systematics* 23: 63–87
- D'Antonio, C.M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74: 83–95

REFERENCES: CAPÍTULO II

- Escutia-Lara, Y., S. Lara-Cabrera & R. Lindig-Cisneros. 2009. Efecto del fuego y dinámica de las hidrófitas emergentes en el humedal de la Mintzita, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 771- 778.
- Gerritsen, P.R.W., C. Ortiz-Arrona & R. González-Figueroa. 2009. Popular usage, tradition and exploitation of reed: a case study in the south coast of Jalisco, Mexico. *Economía, Sociedad y Territorio* 9: 185-207.
- Gleason, H.A. & A. Cronquist. 1963. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. D. Van Nostrand Company, New York.
- Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. In: Grace JB, Tilman D (eds) Perspectives on plant competition. Academic Press. San Diego. 27–49.
- Gordon, D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8: 975–989.
- Gryseels, M. 1989a. Nature management experiments in a derelict reed marsh. I. Effects of winter cutting. *Biological Conservation* 47: 171-193.
- Gryseels, M. 1989b. Nature management experiments in a derelict reed marsh. II. Effects of summer mowing. *Biological Conservation* 48: 85-99.
- Healy, M.G., J. Newell & M. Rodgers. 2007. Harvesting effects on biomass and nutrient retention in *Phragmites australis* in a free-water surface constructed wetland in Western Ireland. *Biology an Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 107B: 139-145.
- Howard, T.G. & D.E. Goldberg. 2001. Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology* 82: 979–990
- Husak, S. 1978. Control of reed and reed mace stands by cutting. *Ecological Studies* 28: 404-408.
- Karunaratne, S., T. Asaeda & K. Yutani. 2004. Shoot regrowth and age-specific rhizome storage dynamics of *Phragmites australis* subjected to summer harvesting. *Ecological Engineering* 22: 99- 111.
- Kovach Computing Services. 1998. MVSP. Versión 3.01.

REFERENCES: CAPÍTULO II

- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F.A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- Manly, B.F.J. 2000. Multivariate statistical methods: a primer. Second Edition. Chapman and Hall, CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Mozdzer, T.J., C.J. Hutto, P.A. Clarke & D.P. Field. 2008. Efficacy of imazypar and glyphosate in the control of non-native *Phragmites australis*. *Restoration Ecology* 16: 221-224.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens & H. Wagner. 2009. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.15-4. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Ostendorp, W. 1995. Effect of management on the mechanical stability of lakeside reeds in Lake Constance-Untersee. *Acta Oecologica* 16: 277-294.
- R. Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3.900051-07-0.
- Rajapakse, L., T. Asaeda, D. Williams, R. Roberts & J. Manatunge. 2006. Influence of water depth on the nutrient dynamics of *Eleocharis sphacelata* and litter accumulation in deep water leading to eutrophication. *Chemical Ecology* 22: 47-57.
- Reader, R.J. & S.P. Bonser. 1993. Control of plant frequency on an environmental gradient: effects of abiotic variables, neighbours, and predators on *Poa pratensis* and *Poa compressa* (Gramineae). *Canadian Journal of Botany* 71: 592-597
- Romano, R.M., M.A. Romano, M.M. Bernardi, P.V. Furtado & C.A. Oliveira. 2010. Prepubertal exposure to commercial formulation of the herbicide glyphosate alters testosterone levels and testicular morphology. *Archives of Toxicology* 84: 309-317.
- Saltonstall, K. 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(4): 2445-2449.
- Thompson, K., J.G. Hodgson, J.P. Grime & M.J.W. Burke. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* 89: 1054-1060.

REFERENCES: CAPÍTULO II

- Tsui, M.T.K. & L.M. Chu. 2007. Environmental fate and non-target impact of glyphosate-based herbicide (Roundup®) in a subtropical wetland. *Chemosphere* 71: 439-446.
- Turner, R.E. & R.S. Warren. 2003. Valuation of continuous and intermittent *Phragmites* control. *Estuaries* 26: 618-623.
- Van der Putten, W.H., B.A.M. Peters & M.S. Van der Berg. 1997. Effects of litter on substrate conditions and growth in emergent macrophytes. *New Phytologist* 135: 527-537.
- Vitousek, P.M., L.R. Walke, L.D. Whittaker, D. Mueller-Dombois & P.A. Matson. 1987. Biological invasion by *Myrica faga* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238: 802-804.
- Williams, G.M., R. Kroes & I.C. Munro. 2000. Safety evaluation and risk assessment of the herbicide Roundup and its active ingredient, glyphosate, for humans. *Regulatory Toxicology and Pharmacology* 31: 117-165.

Artículo enviado al Boletín de la Sociedad Botánica de México.

CAPÍTULO III

“Dinámica de *Phragmites australis* Cav. y *Schoenoplectus americanus* Pers. en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno”

Yazmín Escutia-Lara¹ y Roberto Lindig-Cisneros²

¹Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio R. Planta Baja, Ciudad Universitaria. Av. Fco. J. Múgica S/N. C.P. 58030. Tel: (443)316-74-12. Morelia, Michoacán, México.

yazminelb@yahoo.com.mx

²Laboratorio de Ecología de Restauración, Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 27, Admón. 3, Santa María. C.P. 58091. Tel: (443) 322-38-26. Morelia,

Michoacán, México. rlindig@oikos.umam.mx

Resumen

Las especies no nativas invasoras resultan grandes competidoras para las especies nativas, como *Phragmites australis*, sin embargo, es poco lo que se conoce sobre el mecanismo de invasión. En este trabajo se evaluó la competencia de *P. australis* con una especie nativa (*Schoenoplectus americanus*) mediante un experimento de parcelas divididas con adición de nutrientes (N y P). Para *P. australis* se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para la altura, número de tallos, biomasa aérea y rizomas, mientras que para *S. americanus*, se encontraron diferencias estadísticas significativas en altura máxima, altura promedio de tallos y número de tallos, porcentaje de cobertura y biomasa aérea.

RESUMEN: CAPÍTULO III

El incremento de nutrientes por sí solo no fue un factor determinante para que *P. australis* desplace a otras especies, por lo que en condiciones naturales *S. americanus* será capaz de competir por los nutrimentos sin ser desplazado por *P. australis* siempre y cuando no se presente algún disturbio, ya que en el estudio de mesocosmos se mantuvo la composición y estructura original, antes de introducir a *P. australis*. Por lo anterior los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica en ausencia de disturbio.

Palabras clave: *Schoenoplectus americanus*, disturbio, competencia, composición, diversidad.

CAPÍTULO III

“Dynamics of *Phragmites australis* Cav. and *Schoenoplectus americanus* Pers. in response to the addition of phosphorus and nitrogen”

Abstract

Invasive non-native species are major competitors for native species, such as *Phragmites australis*, however, very little is known about the mechanism of invasion. In this study was evaluated the competence of *P. australis* with a native species (*Schoenoplectus americanus*) through an experiment of splits plots with two treatments of addition of nutrients (N and P). For *P. australis* were found statistically significant differences between treatments for the height, number of stems, aboveground biomass and rhizomes, while for *S. americanus*, were found statistically significant difference in maximum height, average height of stems and number of stems, percentage of coverage and aboveground biomass.

Not only the increase of nutrients on their was a determining factor for *P. australis* displace other species, so in conditions natural *S. americanus* will be able to compete for nutrients without being displaced by *P. australis* provided does not show any disturbances in the study of mesocosms persist the composition and structure, previous to the introduction to *P. australis*. By the above results suggest that intraspecific competition is stronger than the interspecific in the absence of disturbance.

Key words: *Schoenoplectus americanus*, disturbance, competence, composition, diversity

CAPÍTULO III

“Dinámica de *Phragmites australis* Cav. y *Schoenoplectus americanus* Pers. en respuesta a la adición de fósforo y nitrógeno”

3.1. INTRODUCCIÓN

Los humedales son ecosistemas que tienen sustratos afectados por agua e incluyen plantas que dependen de la misma (Mitsch y Gosselink, 1993). Lograr entender este ecosistema y cuáles son las respuestas que presenta al verse impactado por el ser humano han sido objeto de múltiples investigaciones (León *et al.*, 1995; Young, 1998; Montoya, 1998; USDA, 2000).

La calidad y cantidad del agua son factores que determinan el estado de estos ecosistemas (Young, 1998); por lo que la hidrología y la disponibilidad de nutrientes son dos de los principales factores determinantes de la vegetación en muchos humedales de agua dulce (Gosselink y Turner, 1978); por ejemplo la profundidad del agua y el hidropériodo, son limitantes en la distribución de las especies vegetales ya que afectan directamente el éxito en la población mediante la germinación de la semilla y la supervivencia y crecimiento de la plántula (Van der Valk y Davis, 1978).

Por otro lado los niveles de nutrientes alteran las relaciones de competencia entre las especies, en particular si las especies nativas están adaptadas a la supervivencia en virtud de bajos niveles de nutrientes, su disponibilidad y las condiciones de un crecimiento rápido cuando se elevan los niveles de nutrientes (Verhoeven *et al.*, 1983; y Miao Bazzaz, 1990; Verhoeven *et al.*, 1996). La sensibilidad ambiental de algunas plantas a diversas condiciones de nutrientes y disponibilidad de agua, a menudo depende de la fase de desarrollo de la planta, por ejemplo, la

INTRODUCCIÓN: CAPÍTULO III

germinación de la semilla de muchas especies de humedales es inhibida por condiciones de inundación (Moore y Keddy, 1988).

Las invasiones por especies no nativas causan gran preocupación entre los responsables del manejo de áreas naturales, por sus efectos ecosistémicos negativos (Mack *et al.*, 2000); siendo causadas por factores antropogénicos, tales como la perturbación y la eutrofización (D'Antonio, 1993; Alpert *et al.*, 2000, Thompson *et al.*, 2001). Sin embargo, sea cual sea la causa que lleva a que una planta se convierta en invasora, pueden llegar a alterar las interacciones entre especies y la condiciones de los ambientes (Vitousek *et al.*, 1987, D'Antonio y Vitousek, 1992; Gordon, 1998), dando como resultado cambios en la composición de las comunidades y la diversidad.

Las interacciones de competencia entre plantas pueden ser determinadas por la composición de especies y abundancias en los sistemas naturales (Reader y Bonser, 1993; Howard y Goldberg, 2001). Las especies invasoras resultan grandes competidoras para las especies nativas, llegando éstas a formar rodales o manchones monoespecíficos al desplazar a las segundas (Bruce *et al.*, 1995; Sanleón *et al.*, 1999; Rogers y Hartemink, 2000).

En los estudios de competencia no siempre se observa el mismo patrón, donde la especie no nativa invasora desplaza a las nativas. Por ejemplo, especies invasoras tienen fuertes efectos intraespecíficos sobre la competencia interespecífica, variando las proporciones en experimentos con especies invasoras no nativas y especies nativas que crecen juntas (Huenneke y Thomson, 1995; Weihe y Neely, 1997; Meekins y McCarthy, 1999). Además, Bakker y Wilson (2001) encontraron que una especie invasora tenía mayor efecto de competencia a nivel intraespecífico que a un nivel interespecífico, en comparación con pastos nativos, esto utilizando plántulas trasplantadas para su establecimiento en campo. Sin embargo se han encontrado efectos de competencia mayores a nivel interespecífico cuando las plántulas de algunas especies invasoras y nativas crecen juntas en macetas (Gaudet y Keddy, 1995; Nernberg y Dale, 1997).

INTRODUCCIÓN: CAPÍTULO III

Diversos estudios sugieren que el efecto de la competencia se relaciona con el tamaño individual de cada especie (Goldberg, 1987; Peltzer y Köchy 2001; Wergelt *et al.*, 2002), también se ha encontrado que la vegetación que contiene especies filogenéticamente cercanas presentan un alto grado de competencia entre ellas, causa que hace que se disparen mecanismos para llegar al umbral de supresión, donde hay un mayor incremento en la biomasa para así contrarrestar el efecto competitivo de la otra especie, siendo así la biomasa un buen indicador de repuesta a la competencia (Goldberg, 1990).

Varios autores han demostrado que la producción y almacenamiento de nutrientes en las raíces y brotes de *Phragmites australis* aumentan con el incremento en la disponibilidad de nutrientes (Mason y Bryant 1975; Ulrichy Burton, 1985). La distribución cosmopolita de *Phragmites australis* refleja su capacidad para adaptarse a una amplia gama de ambientes (Ksenofontova, 1988). Esta capacidad de *P. australis* para tolerar los diferentes niveles de nutrientes es una de las razones por la que *Phragmites* se ha estudiado con detalle en humedales artificiales (Vitousek, 1982, Berendse y Aerts, 1987, Aerts y De Caluwe, 1994^a, Aerts y Chapin, 2000).

Schoenoplectus americanus (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Sëller, anteriormente llamada *Scirpus americanus*, conocido comúnmente como “junco”, es una planta frecuente en los humedales, perteneciente a la familia Cyperaceae. Estudios en Cyperáceas como *Schoenoplectus mucronatus* (L.) Pall. subsp. *robustus* (Miq.) T. Koyama, demuestran que el nitrógeno y el potasio son los elementos fundamentales en la dinámica de crecimiento de angiospermas acuáticas como éstas (Hwang, *et al.*, 1996; Hwang, *et al.*, 2000). Estudios en *S. americanus* han demostrado que la variación de absorción de nutrientes aumenta únicamente en el periodo de crecimiento (Boyd, 1970, USDA, 2000).

En los humedales de Michoacán, *S. americanus* generalmente se encuentra junto con *Typha* ssp. Existiendo una marcada zonación, ya que *Typha* ssp., se encuentra al bordo del espejo de agua y a medida que el nivel del agua se encuentra más cercano a la superficie del suelo o incluso debajo de este se encuentra a *S. americanus*. En un experimento de coexistencia entre

INTRODUCCIÓN: CAPÍTULO III

Typha domingensis y *S. americanus* (Escutia-Lara *et al.* 2009), se evaluó el efecto de diferentes concentraciones de nitrógeno y fósforo, así como la combinación de ambos nutrimentos, en el desempeño de las especies. En este experimento, *S. americanus* respondió a todos los tratamientos de adición de nutrientes, la adición de nitrógeno más fósforo es el tratamiento más favorable para esta especie, ya que causó un aumento considerable en la densidad de tallos, la adición de fósforo por sí solo tenía el mismo efecto pero de más baja magnitud, cuyas diferencias fueron significativas estadísticamente, mientras que el nitrógeno por sí solo no tiene un efecto positivo en el crecimiento de *S. americanus* y su efecto fue importante en la interacción con la adición de fósforo.

En otro experimento se encontró que la adición de nitrato incrementa la acumulación de biomasa aérea, biomasa en rizomas, más altura y en retoños de plantas de *T. domingensis*, *S. americanus* y *Phragmites australis*, mientras que el fosfato sólo tuvo efecto en el desarrollo de biomasa aérea de *S. americanus* (Martínez de la Cruz, 2010).

Sin embargo es poco lo que se conoce sobre el mecanismo de invasión de *Phragmites australis* en humedales del occidente de México, por lo que en el presente experimento se evaluó el desarrollo de *P. australis* en comunidades artificiales de especies nativas características de los humedales del occidente de México que son alimentados por manantiales, como es la competencia de esta especie no nativa que se vuelve invasora, con una especie nativa al momento de incrementar los nutrientes. Esto tiene gran importancia ya que *P. australis* es una especie que se encuentra en los humedales michoacanos y en algunos ha comenzado a incrementar su cobertura, desplazando a algunas especies nativas de gran importancia para la estructura de los humedales.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Se prepararon 36 mesocosmos en abril del 2008, en las instalaciones del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco) campus UNAM-Morelia, bajo condiciones controladas. Cada mesocosmo consistió en una tina con un volumen de 210-L (100 x 68 x 40 cm) y un área superficial de 0.58 m². Se llenaron con una mezcla 1:1 de tierra localmente colectada y turba comercial que fue homogeneizada antes de llenar los mesocosmos. Cada contenedor contó con una válvula de flotación para mantener el nivel del agua constante y a la misma altura con respecto a la superficie del sustrato contenida en el mesocosmo.

Se llevó a cabo un experimento de parcelas divididas, donde se evaluó la interacción de las especies nativas y *Phragmites australis*. Se permitió el desarrollo de las especies nativas, para lograrlo se plantaron núcleos de suelo obtenidos en los humedales del Manantial de la Mintzita, en cada mesocosmo dominado por *Schoenoplectus americanus*, principalmente, encontrándose también *Hidrocotyle verticillata*, *Sagittaria latifolia* *Eleocharis montevidensis* y en menor medida *Polygonum hydropiperoides* y *Cyperus niger*, se permitió su establecimiento por una temporada de crecimiento (un año), experimentos previos indican que este tiempo es suficiente para lograr una cobertura del 100% (Escutia, 2008). Al inicio de la segunda temporada de crecimiento se plantó 1 rizoma de *P. australis* en cada mesocosmo, los rizomas tenían un peso promedio de 29.47 ± 7.7 .

Para determinar la dosis de fertilización se utilizaron los resultados de un experimento previo (Escutia-Lara *et al.*, 2010). Se inició la fertilización en el mes de abril de 2009. De los 36 mesocosmos a 12 no se adicionaron nutrientes (Tratamiento control) mientras que a los otros 24 se les adicionó una mezcla de nitrógeno y fósforo (KNO₃ (18g) + KH₂PO₄ (10.35g)) (Tratamiento 1) por semana, durante 6 meses, posteriormente se comenzó con la segunda fertilización en abril de 2010, donde sólo a 12 de los 24 que se fertilizaron el año anterior se les continuó adicionando N y P por 6 meses más (Tratamiento 2).

MATERIALES Y MÉTODOS: CAPÍTULO III

Una vez termina la segunda fertilización se cosechó la biomasa aérea de *S. americanus* de la mitad de cada uno de los tratamientos, contando así con 6 réplicas de cada tratamiento cortado y sin cortar, se continuo la evaluación por seis meses más para finalizar el experimento en abril del 2011, cosechándose la biomasa aérea de *P. australis* y sus rizomas.

Durante el primer año del experimento se evaluó mensualmente la cobertura de las especies y la radiación fotosintética, la cual se midió con un Apogee Instruments Quantum Meter Basic Model BQM-SUN, y durante todo el experimento se avaluó el número de tallos y alturas de *P. australis* y la altura de *S. americanus*.

Para la evaluación de los datos obtenidos: alturas (cm), biomasa aérea (g), de *Phragmites australis* y *Schoenoplectus americanus*, número de retoños y rizomas (g) de *P. australis* y radiación fotosintética ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), se utilizó el paquete estadístico JMP 3.2.2 para analizar diferencias estadísticas significativas mediante ANOVAS y la prueba de Tukey Kramer.

Se elaboraron gráficas y tablas para conocer el comportamiento de *P. australis* y *S. americanus* y de las demás especies luego de los distintos tratamientos.

3.3. RESULTADOS

De abril de 2009 a octubre de 2010 se logró el establecimiento de 17 especies además de la dominante *Schoenoplectus americanus*. En el mes de abril sólo se encontraron 8 especies, en mayo 10 especies, junio 16 y en julio 15 (ya que se presentó mortalidad de algunos individuos de especies raras), agosto 14, octubre 6, noviembre 3, y en diciembre y enero 6, esto debido a que las partes aéreas de muchas especies se secan en invierno y a que otras son especies anuales. A partir del mes de marzo se incrementa el número de especies, repitiéndose el patrón en los siguientes meses (Tabla 1).

Hidrocotyle verticilata es una especie que se registró durante todo el experimento y en todos los mesocosmos, *Sagittaria latifolia* también se registró en todos los mesocosmos pero sólo en algunos meses del año, ya que su parte aérea muere, en los mesocosmos donde se registró a *Cyperus niger* en el 2009, en el 2010 disminuyó un 15%, *C. esculentus* fue una especie que sólo se registró en el 2009, *Eleocharis montevidensis*, *Eupatorium rugosum* y *Epilobium ciliatum* fueron especies que se encontraron con coberturas del 20 % en los mesocosmos control, incrementándose hasta un 30 % en el 2010, *Polygonum hydropiperoides* fue una de las especies que en el 2009 sólo se registró en dos mesocosmos, pero que en el 2010 se logró establecer en cinco, sin embargo algunas especies sólo se registraron en el 2009 en alguno de los tratamientos. (Tabla 2).

En la evaluación de la radiación fotosintética desde el mes junio de 2009 se registró diferencia estadística significativa entre el tratamiento control y los tratamientos de fertilización, ($F_{(1,33)} = 6.046$, $P = 0.0038$), en el 2010 se siguió haciendo esta medición pero no se encontró diferencia estadística significativa entre los tratamientos 1 y 2 de fertilización ($F_{(1,33)} = 0.0001$, $P = 0.9906$), solo con el tratamiento control ($F_{(1,33)} = 9.036$, $P = 0.0031$), en el efecto de presencia o ausencia de *P. australis* (diseño experimental de parcelas divididas) no se encontró diferencia estadística significativa ($F_{(1,33)} = 0.193$, $P = 0.6616$).

RESULTADOS: CAPÍTULO III

Para *Schoenoplectus americanus*, se encontraron diferencias estadísticas significativas en cuanto a las alturas, número de tallos y porcentaje en cobertura entre tratamientos.

De los cuadros de ANOVA se desprende que con probabilidad < 0.05 , hay al menos un tratamiento que tuvo un rendimiento estadísticamente distinto con respecto a otro u otros tratamientos, para la altura máxima, altura promedio de tallos y número de tallos ($F_{(1,33)} = 74.687$, $P < 0.0001$), y para el porcentaje de cobertura ($F_{(1,33)} = 8.522$, $P = 0.0118$) de *S. americanus*.

Para las variables evaluadas a *S. americanus*, de la prueba de Tukey-Kramer para la altura máxima de tallos se concluyó que el tratamiento 2 (fertilización en dos temporadas) produjo un rendimiento estadísticamente mejor que los otros tratamientos (tabla 3), obteniéndose lo mismo para alturas promedio de tallos y número de tallos, esto en las evaluaciones del 2010, mientras que en el 2009 también el tratamiento 1 (fertilización primera temporada) produjo un rendimiento estadísticamente mejor que el tratamiento control, en tanto que el % de cobertura, sólo el control produjo un rendimiento estadísticamente mejor que el resto de los tratamientos en el 2009, situación que cambió en el 2010, ya que el tratamiento control produjo un rendimiento estadístico menor con respecto a los otros dos tratamientos.

La adición de nutrientes favorece a *S. americanus*, lo cual se vio reflejado en las alturas de sus tallos (Gráfica 1 y tabla 3), número de tallos en ambas temporadas que se evaluaron, en tanto que en el porcentaje de cobertura, la adición de nutrientes no sólo favoreció al *S. americanus*, esto al iniciar su primera temporada de crecimiento, sino que también a las otras especies, en particular a las gramíneas, por lo que los mesocosmos que no tienen adición de nutrientes presentan mayor cobertura para *S. americanus* que los tratamiento que si tienen adición de nutrientes, sin embargo esta situación cambia en la segunda temporada de crecimiento, ya que en el mes de diciembre y enero que comienzan a rebrotar los *S. americanus*, comienzan más rápido su desarrollo, logrando más cobertura en los mesocosmos que cuentan con adición de nutrientes, mientras que los que no contaron con la adición de nutrientes, son pocos los rebrotes, dando lugar a que las otras especies incrementen su cobertura.

RESULTADOS: CAPÍTULO III

A partir de Agosto la mayoría de las especies empezaron a morir y la altura y número de tallos de *S. americanus* descendió, la altura máxima en los tratamiento control se registró en julio 2009 alcanzando 187 cm., y en agosto 2010 con 180 cm., mientras que la altura máxima en los tratamientos con adición de nutrientes fue de 270 cm. en agosto 2009 y en el 2010 el tratamiento 1 fue en el mes de julio con 240 cm y el tratamiento 2 con 260 cm en septiembre.

En cuanto a las alturas promedio de los tallos de *S. americanus* los valores con mayor altura se reportaron en agosto de 2009 con 154 cm., y en julio de 2010 con 156 cm., en tanto que en el 2009 los tratamientos con adición de nutrientes fue en septiembre con 212 cm. y finalmente en el 2010 el tratamiento 1 fue de 215 cm. en julio y el tratamiento 2 en el mes de septiembre con 242 cm (Gráfica 1).

En lo que se refiere al número de tallos de *S. americanus* en los mesocosmos del tratamiento control para el 2009 fue un promedio de 178 tallos, disminuyendo en el 2010 a 160, durante el 2009 en los tratamientos 1 y 2 el promedio de tallos fue de 220 por mesocosmo y en el 2010 el tratamiento 1 fue de 248 tallos y de 300 para el tratamiento 2, por lo que en cuanto al % de cobertura se encontró que la adición de nutrientes favorece el incremento cerca de un 30%.

Para la biomasa aérea de *S. americanus* se encontró diferencia estadística significativa ($F_{(1,33)} = 69.477$, $P = < 0.0001$) y de la prueba de Tukey-Kramer se concluye que el tratamiento 2 produjo un rendimiento estadísticamente mejor que los otros tratamientos, seguido por el tratamiento 1.

Para las variable evaluadas de *S. americanus*: altura máxima, altura promedio y % de cobertura ($F_{(1,33)} = 0.0163$, $P = 0.7378$) y biomasa aérea ($F_{(1,33)} = 0.001$, $P = 0.9677$) el efecto de presencia o ausencia de *P. australis* (diseño experimental de parcelas divididas) no se encontró diferencia estadística significativa.

Para *Phragmites australis* se encontró diferencia estadística significativa entre tratamientos para la altura ($F_{(1,33)} = 13.209$, $P = 0.0001$), mediante un análisis de varianza a partir de mayo de 2009 hasta finalizar el experimento (abril 2011), presentando diferencias estadísticas entre los tratamientos.

RESULTADOS: CAPÍTULO III

De los cuadros de ANOVA correspondientes a los análisis para *P. australis* se desprende que hay al menos un tratamiento que tuvo un rendimiento estadísticamente distinto con respecto a otro u otros tratamientos ($p < 0.05$).

De la prueba de Tukey-Kramer se concluye que los tratamientos 1 y 2 produjeron un rendimiento estadísticamente mejor que el otro tratamiento, por lo que la adición de nutrientes favorece a *P. australis* en el crecimiento del tallo.

Desde mayo de 2009 la adición de nutrientes favorece el crecimiento del tallo de *P. australis*, sin embargo en el 2010 cuando se inicia la segunda temporada de fertilización y al realizar el ANOVA, no se encontró diferencia significativa ($F_{(1,33)} = 0.007$, $P = 0.6571$) entre los tratamientos 1 y 2, lo cual se mantiene hasta el final del experimento.

En cuanto al crecimiento de *P. australis* por efecto de los nutrientes a partir del mes de noviembre de 2009 empieza a ser un poco lento (Gráfica 2), siendo hasta el mes de marzo de 2010 cuando es más notorio su crecimiento, el tratamiento 1 se detiene un poco en los meses de agosto y septiembre, para continuar su crecimiento en el mes de octubre de 2010, mientras que el tratamiento 2 desde agosto empieza a acelerar su crecimiento.

En tanto que los retoños de *P. australis* se incrementaron de abril a agosto y en septiembre y octubre es cuando hay mayor mortalidad y a partir de noviembre vuelven a incrementarse, siendo el mes de enero de 2010 donde se encontró la mayor cantidad de retoños (8), para comenzar a morir algunos entre febrero y mayo, para luego volver a incrementar el número de retoños, repitiéndose el patrón para el siguiente periodo de crecimiento, incrementándose así el número de retoños en el 2011. Al finalizar el experimento en los tratamientos control el número de retoños osciló de 2 a 6, mientras que el tratamiento 1 fue de 2 a 9 y finalmente el tratamiento 2 fue donde se registraron hasta 13 retoños (Gráfica 3 y tabla 4), encontrándose diferencias estadísticas significativas entre el control y los dos tratamientos de fertilización ($F_{(1,33)} = 9.489$, $P = 0.0007$).

RESULTADOS: CAPÍTULO III

Al finalizar el experimento de los ANOVAS de *P. australis* se encontraron diferencias estadísticas significativas para el peso final de rizomas (g) ($F_{(1,33)} = 13.326$, $P = < 0.0001$) y para la biomasa aérea (g) ($F_{(1,33)} = 9.644$, $P = 0.006$), por lo que de la prueba de Tukey-Kramer se concluyó que para los rizomas el tratamiento 2 fue el que tuvo un mayor rendimiento con respecto al tratamiento 1 y control que fueron indistintos, mientras que en la biomasa aérea también el tratamiento 2 fue el que obtuvo un mayor incremento en comparación con el tratamiento 1 y control.

La cosecha de biomasa aérea de *S. americanus* como un mecanismo de disturbio no afecta a *P. australis*, por lo que no logra desplazar a las otras especies. Sin embargo *S. americanus* en respuesta a la cosecha de sus hojas, acelera su crecimiento ($F_{(1,33)} = 5.215$, $P = 0.0020$) y adelanta su floración ($F_{(1,33)} = 4.048$, $P = 0.0075$), en los tratamientos de adición de nutrientes, pero no en el control, en donde la remoción de la biomasa de *S. americanus* favoreció principalmente a *Cyperus* spp.

El crecimiento de *P. australis* aunque sí se favorece con la adición de nutrientes, no es suficiente para desplazar a *S. americanus*, ya que en la evaluación de parcelas divididas no se encontraron diferencias estadísticas significativas, y las otras especies que se establecieron, estuvieron presentes en ambas temporadas de adición de nutrientes, sin que sus coberturas disminuyeran por efecto de competencia por nutrientes.

RESULTADOS: CAPÍTULO III

Tabla 1. Especies registradas en el experimento de mesocosmos de abril de 2009 a octubre de 2010

X = Presencia, * = Solo en un mesocosmo, ** = En dos mesocosmos, > = En tres mesocosmos

Año	200										201									
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	
<i>Berula erecta</i>			*	*					*	*			*	*	*	*	*	*	*	
<i>Bidens aurea</i>	*																			
<i>Cyperus esculentus</i>			X	X	X	X														
<i>Cyperus niger</i>	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Eleocharis montevidensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	**	**	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Epilobium ciliatum</i>	*	X	X	X	X				*	*			X	X	X	X				
<i>Eupatorium rugosum</i>	X	X	X	X	X	X	**			X	X	X	X	X	X	X	>	>	>	
<i>Galium trifidum</i>		X	*	*	*									*	*	*				
<i>Gnaphalium americanum</i>			X	X	X								X	X	X	X				
<i>Hydrocotyle verticillata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Lythrum salicaria</i>			>	>		*							>	>	>	*	*			
<i>Mimulus glabratus</i>		X	*	X	*								**	**	**					
Poaceae 1 (Gramineae)	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Poaceae 1 (Gramineae)	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Polygonum hydropiperoides</i>			*		**						<	<	<	<	<					
<i>Sagittaria latifolia</i>		X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X			
<i>Solanum americanum</i>			*	*	X								*	*	*					

Tabla 2. Especies registradas en el experimento de mesocosmos por tratamiento de abril de 2009 a octubre de 2010 X = Presencia

Año	2009			2010		
	Control	Tratamiento 1	Tratamiento 2	Control	Tratamiento 1	Tratamiento 2
<i>Berula erecta</i>		X			X	
<i>Bidens aurea</i>	X					
<i>Cyperus esculentus</i>	X	X	X			
<i>Cyperus niger</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Eleocharis montevidensis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Epilobium ciliatum</i>		X		X		
<i>Eupatorium rugosum</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Galium trifidum</i>			X		X	
<i>Gnaphalium americanum</i>	X	X	X	X		
<i>Hydrocotyle verticillata</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Lythrum salicaria</i>	X			X		
<i>Mimulus glabratus</i>		X	X		X	X

RESULTADOS: CAPÍTULO III

Poaceae 1 (Gramineae)	X	X		X	X	
Poaceae 2 (Gramineae)	X			X		
<i>Polygonum hydropiperoides</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Sagittaria latifolia</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Solanum americanum</i>		x			x	

Tabla 3. Respuesta de *Schoenoplectus americanus* a los distintos tratamientos de fertilización. Los datos son medias y desviaciones estándar

<i>Schoenoplectus americanus</i>		
Tratamiento	Altura del tallo más alto (cm)	Biomasa aérea (g)
1	214.58 ± 13.43	637.86 ± 177.99
2	233.40 ± 18.11	869.17 ± 349.69
C	167.27 ± 9.04	290.00 ± 62.67

Tabla 4. Respuesta de *Phragmites australis* a los distintos tratamientos de fertilización. Los datos son medias y desviaciones estándar

<i>Phragmites australis</i>				
Tratamiento	Altura del tallo más alto (cm)	Número de tallos	Biomasa aérea (g)	Biomasa de rizomas (g)
1	239.73 ± 87.43	6.27 ± 2.28	98.61 ± 88.89	31.09 ± 17.85
2	247.50 ± 60.43	6.80 ± 2.57	143.61 ± 84.16	59.72 ± 31.41
C	118.91 ± 37.28	3.18 ± 1.17	11.40 ± 11.25	12.78 ± 7.89

RESULTADOS: CAPÍTULO III

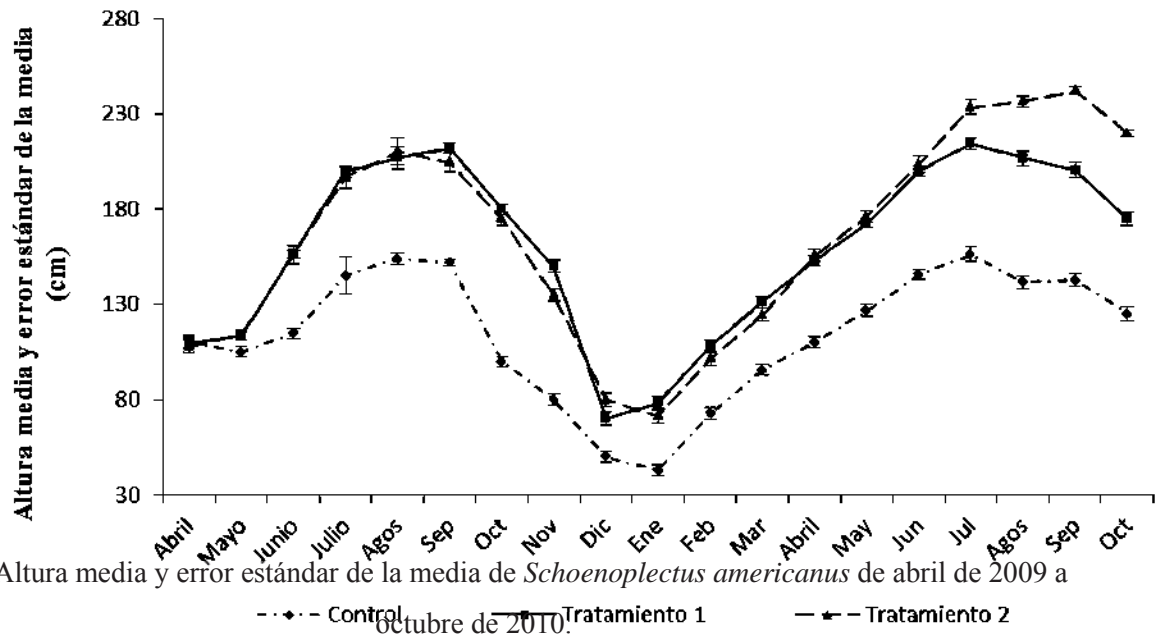


Figura 1. Altura media y error estándar de la media de *Schoenoplectus americanus* de abril de 2009 a

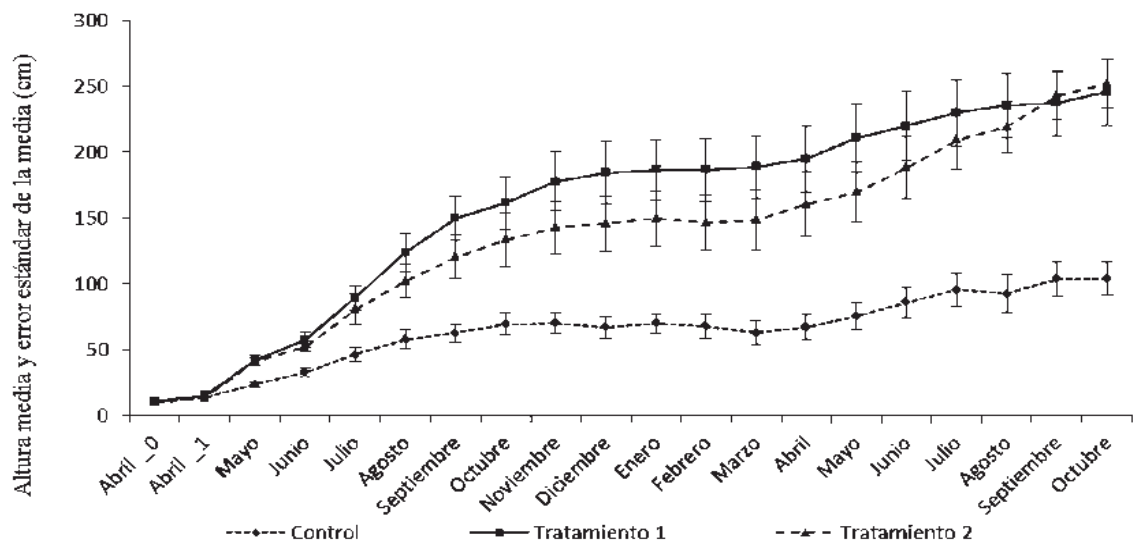


Figura 2. Alturas promedio y error estándar de la media de *Phragmites australis* por tratamiento de abril de 2009 a octubre de 2010

RESULTADOS: CAPÍTULO III

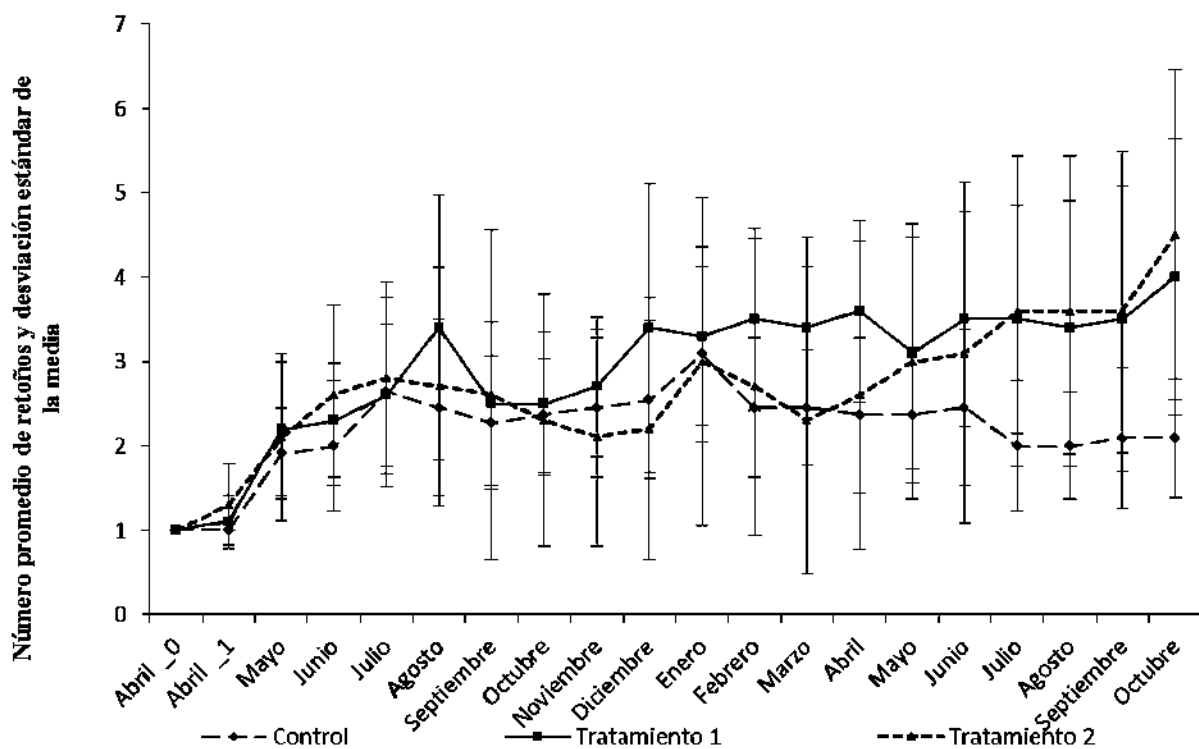


Figura 3. Número promedio de retoños y desviación estándar de la media de *Phragmites australis* por tratamiento de abril de 2009 a octubre de 2010

3.4. DISCUSIÓN

Los resultados del seguimiento de la dinámica de *Phragmites australis* en mesocosmos con especies nativas indican que, pese a que es una especie cosmopolita (Ksenofontova, 1988) y que se ha reportado es capaz de desplazar a las especies nativas con las que se encuentra cuando hay un incremento en el aporte de nutrientes (Verhoeven *et al.*, 1983; y Miao Bazzaz, 1990; Verhoeven *et al.*, 1996), en este experimento no logró desplazar a *Schoenoplectus americanus*. Esta última especie, incrementó su porcentaje de cobertura de tallos y biomasa aérea, y probablemente no fue desplazada por *P. australis* ya que es una especie que también aprovecha los aportes de nutrientes en particular combinaciones de N y P para incrementar sus tasas de crecimiento (Escutia-Lara *et al.*, 2008).

En el campo *P. australis* alcanza alturas considerables y forma manchones prácticamente monoespecíficos (Bruce *et al.*, 1995; Sanleón *et al.*, 1999; Rogers y Hartemink, 2000). Llama la atención que en este experimento no logró formar una cobertura lo suficientemente densa como para sombrear a las otras especies, al contrario, fue *S. americanus* el que desarrolló una cobertura densa en los tratamientos fertilizados. Lo anterior sugiere que para que *P. australis* llegue a desplazar a las especies nativas se requiere de algún patrón de disturbio, antrópico o natural, que reduzca la competencia con especies nativas dominantes como *S. americanus*, o que se requiere de muchos propágulos y tiempo suficiente para haya unos pocos eventos de invasión exitosos. Un posible factor de disturbio sería el fuego, que se sabe altera la dinámica de las especies nativas en nuestro sistema modelo, los humedales de la Mintzita (Escutia-Lara *et al.*, 2009).

Lo anterior se refuerza si consideramos que al momento que *P. australis* comenzó su desarrollo en los mesocosmos, *S. americanus* ya llevaba cerca del año de crecimiento y había creado un dosel cerrado. Esto coincide con diversos estudios que han mostrado que el proceso de invasión en humedales se ve favorecido por factores que reduzcan la competencia con las

DISCUSIÓN: CAPÍTULO III

especies nativas, o que eliminen, como sería el caso de la remoción de la vegetación (Gaudet y Keddy, 1995; Nernberg y Dale, 1997).

En el manantial de la Mintzita en Michoacán, *P. australis* ha incrementado su cobertura en los últimos años (Escutia-Lara obs. pers.), lo que ha coincidido con un aumento en el número y frecuencia de incendios provocados por los pobladores locales. Es de esperarse que después de un incendio *P. australis* y *S. americanus* compiten por el espacio y los nutrientes disponibles, sin embargo, a diferencia de este experimento, inician el crecimiento al mismo tiempo, pudiendo ser este un factor que beneficie a *P. australis*, ya que este desarrolla su parte aérea en cualquier época del año, mientras que *S. americanus* al finalizar el año su parte aérea muere, como se cuantificó en el presente estudio.

Es poca la información que se tiene sobre como *P. australis* desplaza a otras especies hasta volver el sitio monoespecífico, sin embargo estos resultados nos permitieron conocer que uno de los factores importantes aparte del incremento en los nutrientes son los disturbios, ya que de no presentarse alguno, *P. australis* si desarrolla mejor pero no se convierte en una especie invasora aunque es una especie no nativa, por lo que esperará de algún disturbio para aprovechar su gran capacidad de desarrollo y así poder competir con las especies nativas (Bakker y Wilson, 2001).

La adición de nutrientes para el incremento en la altura de los tallos para *S. americanus* es necesaria anualmente, ya que en los dos tratamientos de adición de nutrientes se encontraron diferencias, mientras que para *P. australis* no, ya que de acuerdo con los resultados obtenidos, su crecimiento no depende de un segundo aporte de nutrientes para la altura y el número de tallos pero si para el incremento en la biomasa aérea y la biomasa de rizomas.

Phragmites australis por ser una planta perennifolia, en diciembre y enero aprovecha para desarrollar más tallos e incrementar retoños, debido a que las demás especies apenas comienzan a rebrotar en particular el *S. americanus*, por lo que en condiciones naturales *S. americanus* será capaz de competir por los nutrimentos sin ser desplazado por *P. australis*

DISCUSIÓN: CAPÍTULO III

siempre y cuando no se presente algún disturbio, ya que en el estudio de mesocosmos se mantuvo la composición y estructura original, antes de introducir a *P. australis*, por lo anterior los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica en ausencia de disturbio.

AGRADECIMIENTOS: CAPÍTULO III

3.5. AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por la Universidad Nacional Autónoma de México por medio del proyecto PAPIIT IN203608 y CONACYT (SEP-CONACYT-2008-0101335), así mismo agradecemos las facilidades brindadas para la instalación del experimento en el CIEco-UNAM campus Morelia, a la UMSNH, Facultad de Biología y a todos los que colaboraron haciendo posible el desarrollo de dicho proyecto.

3.6. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. y Chapin F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1–67.
- Aerts, R. y De Caluwe H. 1994a. Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology* 75:2362–2372.
- Alpert, P., Bone E. y Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3:52–66.
- Berendse, F. y Aerts R. 1987. Nitrogen use efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology* 1:293–296.
- Bakker, J. y Wilson S.D. 2001. Competitive abilities of introduced and native grasses. *Plant Ecology* 157:119–127.
- Boyd, C. 1970. Production, mineral accumulation and pigment concentrations in *Typha latifolia* and *Scirpus americanus*. *Ecology* 51(2): 285-290.
- Bruce, K.A., Cameron G.N. y Harcombe P.A. 1995. Initiation of a new woodland type on the Texas coastal prairie by the Chinese tallow tree [*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 122:215–225.
- D'Antonio, C.M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74:83–95.
- D'Antonio, C.M. y Vitousek P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 23:63–87.
- Escutia L Y. 2008. Composición y dominancia de especies hidrófitas emergentes y captura de nitrógeno y fósforo en humedales de agua dulce en Michoacán, México. Tesis de Maestría. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.

LITERATURA CITADA: CAPÍTULO II

- Escutia-Lara, Y., Gómez-Romero M, Lindig-Cisneros R. 2009. Nitrogen and phosphorus effect on *Typha domingensis* Presl. rhizome growth in a matrix of *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller. *Aquatic Botany* 90, 74-77.
- Gaudet, C.L. y Keddy P.A. 1995. Competitive performance and species distribution in shoreline plant communities: a comparative approach. *Ecology* 76:280–291.
- Goldberg, D.E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. *Ecology* 68:1211–1223.
- Goldberg, D.E. 1990. Components of resource competition in plant communities. In: Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. pp. 27–49. Academic Press, San Diego.
- Gordon, D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological applications* 8:975–989.
- Howard, T.G. y Goldberg D.E. 2001. Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology* 82:979–990.
- Huenneke, L.F. y Thomson J.K. 1995. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conservation Biology* 9:416–425
- Hwang, Y., Ch. Fan y M. Yin. 1996. Primary production and Chemical composition of emergent aquatic macrophytes, *Schoenoplectus mucronatus* ssp. *Robustus* and *Sparaginum fallax*, in Lake Yuan-Tang, Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 37(4): 265-273.
- Hwang, Y., Ch. Liou y I. Weng. 2000. Nutrient dynamics of two aquatic angiosperms in an alpine lake, Taiwan. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 41: 275-282.
- Ksenofontova, T. 1988. Morphology and mineral contents in *Phragmites australis* in different water bodies of the Estonian SSR. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 23:17–43.

LITERATURA CITADA: CAPÍTULO II

- León, B., Cano A. y Young K. 1995. Los Pantanos de Villa. La Flora Vasculare. Museo de Historia Natural – UNMSM.
- Mack, R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M. y Bazzaz. FA. 2000. Biotic invasion: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications* 10:689–710.
- Martínez de la Cruz, Y. 2010. Efecto de la adición de Nitrógeno y Fósforo en el crecimiento y respuestas fisiológicas de *Schoenoplectus americanus*, *Typha domingensis* y *Phragmites australis*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. UMSNH. Michoacán, México.
- Mason, C.F. y Bryant R.J. 1975. Temporal variations in the nitrogen content of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. from a shallow fertile lake. *Aquatic Botany* 55:171-181.
- Meekins, J.F. y McCarthy B.C. 1999. Competitive ability of *Alliaria petiolata*. *International Journal of Plant Sciences* 160:743–752.
- Mitsch, W.J. y Gosselink J.G. 2000. Wetlands. 3a ed. John Wiley and Sons. Inc. EUA. 920 p.
- Nernberg, D. y Dale M.R.T. 1997. Competition of five native prairie grasses with *Bromus inermis* under three moisture regimes. *Canadian Journal of Botany* 75:2140–2145.
- Peltzer, D.A. y Köchy M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89:519–527.
- Reader, R.J. y Bonser S.P. 1993. Control of plant frequency on an environmental gradient: effects of abiotic variables, neighbours, and predators on *Poa pratensis* and *Poa compressa* (Gramineae). *Canadian Journal of Botany* 71:592–597.
- Rogers, H.M. y Hartemink A.E. 2000. Soil seed bank and growth rates of an invasive species, *Piper aduncum*, in the lowlands of Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 16:243–251.
- SanLeón, D.G., Izco J. y Sánchez J.M. 1999. *Spartina patens* as a weed in Galician saltmarshes (NW Iberian Peninsula). *Hydrobiologia* 415:213–222.

LITERATURA CITADA: CAPÍTULO II

- Thompson, K., Hodgson J.G., Grime J.P. y Burke M.J.W. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* 89:1054–1060.
- Vitousek, P.M., Walker L.R., Whittaker L.D., Mueller-Dombois D. y Matson P.A. 1987. Biological invasion by *Myrica faga* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802–804.
- Ulrich, K.E. y Burton T. M. 1985. The effects of nitrate, phosphate and potassium fertilisation on growth and nutrient uptake patterns of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquatic Botany* 21:53–62.
- USDA 2000. Kika de la Garza Plant Material Center. Kingsville, Texas. Activity Report. United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service. Plant Material Program.
- Weigelt, A., Steinlein T. y Beyschlag W. 2002. Does plant competition intensity rather depend on biomass or on species identity? *Basic and Applied Ecology* 3:85–94.
- Weihe, P.E. y Neely R.K. 1997. The effects of shading on competition between purple loosestrife and broad-leaved cattail. *Aquatic Botany* 59:127–138.
- Young, K. 1998. El Ecosistema. En *Los Pantanos de Villa: Biología y Conservación*. A. Cano y K. Young (editores). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Serie de Divulgación 11: 3-20.

IX. DISCUSIÓN GENERAL

Nuestros resultados concuerdan en términos generales con los resultados del experimento de Escutia-Lara *et al.* (2009a) donde *Typha domingensis* y *Schoenoplectus americanus* se encontraban creciendo juntas. En ese caso, el crecimiento evaluado como altura y biomasa aérea de *T. domingensis* respondió a la adición de nitrógeno pero no a la adición de fósforo y el crecimiento, en biomasa aérea, de *S. americanus* respondió a la adición de nitrógeno y fósforo. Con respecto a *T. domingensis*, estos resultados contrastan con aquellos que han mostrado una respuesta a la adición de fósforo en diferentes condiciones (Macek y Rejmankova, 2007; Lorenzen *et al.*, 2001; Miao *et al.*, 2000). Los resultados confirman que *Schoenoplectus americanus* tiene la capacidad de almacenar almidón en los rizomas y que este representa entre el 11 y el 24% del peso seco, siendo la segunda especie del género en la que se cuantifica almidón pues en *S. lacustris* el almidón puede representar hasta el 15% del peso del rizoma (Steinmann y Brändle 1984).

La remoción de *Phragmites australis* favorece la disminución en su biomasa aérea, como lo han indicado diversos autores (Husak, 1978; Van der Putten *et al.*, 1997; Asaeda y Kurunaratne, 2000; Karunaratne *et al.*, 2004; Rajapakse *et al.*, 2006; Healy *et al.*, 2007) y que a largo plazo la comunidad vegetal pueda tener mayor diversidad de especies, lo cual concuerda con lo encontrado en el presente estudio, donde se llevó a cabo la remoción de *P. australis* en algunos de los sitios donde esta especie se encuentra dominando en el manantial de La Mintzita, donde en los resultados obtenidos *P. australis* no acumuló almidón a diferencia de otras especies del género *Typha* y *Schoenoplectus* (Escutia-Lara *et al.*, 2009), por lo que no existe como tal un periodo para realizar la remoción como mencionan algunos estudios hechos en otros sistemas (Husak, 1978; Bjorndahl, 1985; Gryseels, 1989 a, b; Asaeda y Karunaratne, 2000; Asaeda *et al.*, 2002, 2003) y que al mismo tiempo un año de cortes es suficiente para que algunos individuos de *P. australis* mueran.

DISCUSIÓN GENERAL

Desde el inicio del experimento comenzó a descender la cobertura de la biomasa aérea de *P. australis*, a diferencia de lo encontrado por Karunaratne et al, (2004), quienes encontraron que en el mes de junio incrementa su biomasa. También, Karunaratne et al, (2004), mencionan que el mejor período para la remoción es en general a finales del periodo de crecimiento, lo cual es semejante a lo encontrado ya que de enero a marzo el *P. australis* casi ya no crece, sin embargo su parte aérea no muere y que es cuando iniciamos los cortes en el experimento.

De las especies que lograron restablecerse se encuentra *Carex comosa*, la cual es indicadora de sitios que no están sujetos a perturbación antropogénica continua como lo menciona Werner y Zedler (2002), por lo que el humedal de La Mintzita aún no presenta niveles altos de perturbación por lo que se podría llegar a restablecer su estructura y composición y así evitar que especies no nativas e invasoras como *P. australis* conviertan al humedal en un sitio monoespecífico.

Cualquiera de los tres tratamientos empleados en la remoción de *P. australis* favoreció su disminución en la cobertura, lo cual permitió que otras especies se volvieran más abundantes y que al finalizar el año del experimento la comunidad vegetal se pareciera a lo antes registrado en el 2008, lo cual nos indica que si es posible recuperar especies en sitios donde no se encuentran y que incrementen su cobertura, sin embargo el tratamiento A en donde cada dos meses se cosechó todo el *P. australis* y que al finalizar el experimento cuatro de las seis parcelas presentaron sus individuos muertos.

Los resultados del seguimiento de la dinámica de *Phragmites australis* en mesocosmos con especies nativas indican que, pese a que es una especie cosmopolita (Ksenofontova, 1988) y que se ha reportado es capaz de desplazar a las especies nativas con las que se encuentra cuando hay un incremento en el aporte de nutrientes (Verhoeven *et al.*, 1983; y Miao Bazzaz, 1990; Verhoeven *et al.*, 1996), en este experimento no logró desplazar a *Schoenoplectus americanus*. Esta última especie, incrementó su porcentaje de cobertura de tallos y biomasa aérea, y probablemente no fue desplazada por *P. australis* ya que es una especie que también

DISCUSIÓN GENERAL

aprovecha los aportes de nutrientes en particular combinaciones de N y P para incrementar sus tasas de crecimiento (Escutia-Lara *et al.*, 2008).

En el campo *P. australis* alcanza alturas considerables y forma manchones prácticamente monoespecíficos (Bruce *et al.*, 1995; Sanleón *et al.*, 1999; Rogers y Hartemink, 2000). Llama la atención que en este experimento no logró formar una cobertura lo suficientemente densa como para sombrear a las otras especies, al contrario, fue *S. americanus* el que desarrolló una cobertura densa en los tratamientos fertilizados., Lo anterior sugiere que para que *P. australis* llegue a desplazar a las especies nativas se requiere de algún patrón de disturbio, antrópico o natural, que reduzca la competencia con especies nativas dominantes como *S. americanus*, o que se requiere de muchos propágulos y tiempo suficiente para haya unos pocos eventos de invasión exitosos. Un posible factor de disturbio sería el fuego, que se sabe altera la dinámica de las especies nativas en nuestro sistema modelo, los humedales de la Mintzita (Escutia-Lara *et al.*, 2009).

En el manantial de la Mintzita en Michoacán, *P. australis* ha incrementado su cobertura en los últimos años (Escutia-Lara obs. pers.), lo que ha coincidido con un aumento en el número y frecuencia de incendios provocados por los pobladores locales. Es de esperarse que después de un incendio *P. australis* y *S. americanus* compiten por el espacio y los nutrientes disponibles, sin embargo, a diferencia de este experimento, inician el crecimiento al mismo tiempo, pudiendo ser este un factor que beneficie a *P. australis*, ya que este desarrolla su parte aérea en cualquier época del año, mientras que *S. americanus* al finalizar el año su parte aérea muere, como se cuantificó en el presente estudio.

Es poca la información que se tiene sobre como *P. australis* desplaza a otras especies hasta volver el sitio monoespecífico, sin embargo estos resultados nos permitieron conocer que uno de los factores importantes aparte del incremento en los nutrientes son los disturbios, ya que de no presentarse alguno, *P. australis* si desarrolla mejor pero no se convierte en una especie invasora aunque es una especie no nativa, por lo que esperará de algún disturbio para

DISCUSIÓN GENERAL

aprovechar su gran capacidad de desarrollo y así poder competir con las especies nativas (Bakker y Wilson, 2001).

La adición de nutrientes para el incremento en la altura de los tallos para *S. americanus* es necesaria anualmente, ya que en los dos tratamientos de adición de nutrientes se encontraron diferencias, mientras que para *P. australis* no, ya que de acuerdo con los resultados obtenidos, su crecimiento no depende de un segundo aporte de nutrientes para la altura y el número de tallos pero si para el incremento en la biomasa aérea y la biomasa de rizomas.

Phragmites australis por ser una planta perennifolia, en diciembre y enero aprovecha para desarrollar más tallos e incrementar retoños, debido a que las demás especies apenas comienzan a rebrotar en particular el *S. americanus*, por lo que en condiciones naturales *S. americanus* será capaz de competir por los nutrimentos sin ser desplazado por *P. australis* siempre y cuando no se presente algún disturbio, ya que en el estudio de mesocosmos se mantuvo la composición y estructura original, antes de introducir a *P. australis*, por lo anterior los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica en ausencia de disturbio.

Los resultados en los experimentos de campo así como en los de mesocosmos reflejan una gran semejanza en cuanto al mecanismo posible de invasión de *P. australis*, por lo que es posible erradicar a esta especie en el manantial de la Mintzita, sin embargo el aporte de nutrientes será un factor determinante en el control de esta especie para impedir que se vuelva dominante y/o que llegue a desplazar a las especies nativas.

X. PERSPECTIVAS Y/O RECOMENDACIONES

- Continuar con el monitoreo de *P. australis* para su posible erradicación en el humedal de La Mintzita, para así poder llevar a cabo mejores planes de manejo para su conservación.
- Seguir estudiando la comunidad vegetal del humedal de La Mintzita para así poder entender aún más a este tipo de sistemas y evitar que se conviertan en humedales monoespecíficos.
- Implementar trabajos conjuntos con las comunidades más cercanas a los humedales para llevar a cabo la remoción de *P. australis*.
- Realizar estudios de competencia entre otras especies que pueden llegar a desplazar a otras como lo son los pastos.
- Seguir llevando a cabo estudios controlados que simulen diversos grados de perturbación en el humedal con la finalidad de encontrar posibles respuestas a los cambios por incremento en los aportes de nutrientes o perturbación antropogénica.

XI. BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- Álvarez-Sánchez, J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. Acta Zoológica Mexicana. (Nueva serie) Número especial, 1: 11 – 27.
- Archer S, F.E. Smeins. 1991. Ecosystem-level processes. En Heitschmidt RK, Stuth JW (Eds.) Grazing management: An ecological perspective. Timber Press. Portland, OR, EUA. 109-140 p.
- Begon, M., J. L. Harper. y C.R. Townsend. 1996. Ecology: Individuals, population and communities. 3rd ed. Blackwell Science.
- Boar, R. R. 1996. Temporal variations in the nitrogen content of *Phragmites australis* (Cav) Trin ex Steud from a shallow fertile lake. Aquatic Botany 55:171-181.
- Boyd, C. 1970. Production, mineral accumulation and pigment concentrations in *Typha latifolia* and *Scirpus americanus*. Ecology. Vol. 51, 2, pp. 285-290.
- Cabrera, G.A. 2003. “Suelos” Cap. II Geografía física. Atlas Geográfico del estado de Michoacán. UMSNH. Colmich. SEP Michoacán. EDDISA S.A. Segunda edición. 454 pp.
- Callaway, J.C., J.B. Zedler, y D.L. Ross. 1997. “Using tidal salt marsh mesocosms to aid wetland restoration. Restoration Ecology 5:135-146.
- CETN. 1997. Comisión de Estudios del Territorio Nacional (CETN). Cartas topográficas E14A21 y E14A22. 1:50,000. Secretaría de programación y Presupuesto. México.
- Cizkova, H., V. Istvanovics, V. Bauer, and L. Balazs. 2001. Low levels of reserve carbohydrates in reed (*Phragmites australis*) stands of Kis-Balaton, Hungary. Aquatic Botany 69:209-216.
- Cronk, QCB. 1995. Plant Invaders. Chapman and Hall. London, UK.
- Coffin D. P., W.K. Lauenroth. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. Ecology 69: 1609-1617.

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- Collins SL, A.K. Knapp, J.M. Briggs, J.M. Blair, E.M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* 280: 745-747.
- Cowardin L.M., Carter V., Golet F. C., LaRoe E.T. 1979. Classification of wetlands and deepwater habitat of the United States. FWS/OBS-79/31. Fish and Wildlife Service. Washington, DC, EUA. 103 p.
- Didham RK, C.H. Watts y D.A. Norton. 2005. Are systems with strong underlying abiotic regimes more likely to exhibit alternative stable states? *Oikos* 110: 409-416.
- Ehrenfeld, J. G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6:503-523.
- Ennabili, A., M. Ater, and M. Radoux. 1998. Biomass production and NPK retention in macrophytes from wetlands of the Tingitan Peninsula. *Aquatic Botany* 62:45-56.
- Fogli, S., R. Marchesini, and R. Gerdol. 2002. Reed (*Phragmites australis*) decline in a brackish wetland in Italy. *Marine Environmental Research* 53:465-479.
- Galatowitsch, S.M., N. O. Anderson and P.D. Ascher. 1999. Invasiveness in wetland plants in temperate North America *Wetlands* 19: 733-755.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen, 4ª edición, CETENAL. México. 213 pp.
- Grime J. P. 1984. The ecology of species, families and communities of the contemporary British flora. *New Phytol.* 98:15–33
- Hey, D.L. 2002. “Nitrogen farming: Harvesting a different crop” *Restoration Ecology.* 10:1-10.
- Hooper, D.U. y P.M. Vitousek. 1997. “The effects of Plant composition and Diversity on Ecosystem processes” *Science* 277:1302-1305.
- Horne, A.J. y C.R. Goldman. 1994. “Limnology”. 2nd Editon. Mc Graw-Hill. New York, 408-433 pp.
- INEGI. 1985. “Carta hidrológica de aguas subterráneas”, Morelia, E14-1. Michoacán, México.

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- INEGI. 1998. "Carta Topográfica" Morelia, E14-1. Escala 1:250,000. Michoacán, México.
- Jablonski D. y J. J. Sepkoski. 1996. Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern. *Ecology* 77:1367–78
- Grace, J. 1988. The effects of nutrients additions on mixtures of *Typha latifolia* and *Typha dominguensis* Pers. along a water gradient. *Aquatic Botany*, 31 (1988) 83 – 92.
- Hwang, Y., Ch. Liou y I. Weng. 2000. Nutrient dynamics of two aquatic angiosperms in an alpine lake, Taiwan. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 41: 275-282.
- Kadlec, R. H. y Knight, R. L. 1996. *Treatment Wetlands*. CRC Press. Boca Raton, USA.
- Keddi P., 2002. *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. H.J.B. Briks. Botanical Institute of Bergen, Norway and Environmental Change Research Center, University Collage London. 171 p.
- Kuusemets, V., and K. Lohmus. 2005. Nitrogen and phosphorus accumulation and biomass production by *Scirpus sylvaticus* and *Phragmites australis* in a horizontal subsurface flow constructed wetland. *Journal of Environmental Science and Health Part a-Toxic/Hazardous Substances & Environmental Engineering* 40:1167-1175.
- Lara-Domínguez, A.L., Moreno-Casasola P. y Travieso Bello A.C. (Eds.). 2003. Informe Final. Primer Curso de Ecología de Ecosistemas Costeros Tropicales. Organization of Tropical Studies, Instituto de Ecología, A.C. y Louisiana State University. 402 p. (versión digital: <http://www.ecologia.edu.mx/cursos/ots/index.htm>).
- League MT, EPColbert y DM Seliskar. 2006. Rhizome growth dynamics of native and exotic haplotypes of *Phragmites australis* (common reed) *Estuaries and Coasts* 29: 269-276.
- León, B.; A. Cano & K. Young, 1995. Los Pantanos de Villa. La Flora Vascular. Museo de Historia Natural – UNMSM.

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- Levin, L.A., C. Neira and E.D. Grosholz. 2006. Invasive cordgrass modifies wetland trophic function Ecology 87: 419-432.
- Levine, J.M., P.B. Adler y S.G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters 7:975-989.
- Lindeman P. V. 2000. Resource use of five sympatric turtle species: effects of competition, phylogeny, and morphology. Can. J. Zool. 78:992–1008
- Lindig-Cisneros, R. y J. B. Zedler. 2002a. Relationships between canopy complexity and germination microsites for *Phalaris arundinacea* L. Oecologia 133:159-167.
- Lindig-Cisneros, R. y J. B. Zedler. 2002b. *Phalaris arundinacea* seedling establishment: effects of canopy complexity in fen, mesocosm, and restoration experiments. Canadian Journal of Botany 80: 617-624.
- Madrigal, S.X. 2003. “Flora”. En Madrigal, S.X. Cap. VI. Flora y Fauna. Atlas Geográfico del estado de Michoacán. UMSNH. Colmich, Sep Michoacán. EDDISA S.A. Segunda edición. 454 pp.
- Montoya, H. La Diversidad de Algas y sus Roles en el Ecosistema. En Los Pantanos de Villa: Biología y Conservación. A. Cano y K. Young (editores). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Serie de Divulgación N°11. pp. 21 – 40
- McPeck M. A. y J. M. Brown. 2000. Building a regional species pool: diversification of the Enallagma damselflies in eastern North American waters. Ecology 81:904–20.
- Mendelssohn I. y D. Batzer, 2006. Abiotic Constraints for Wetland Plants and Animals. In: Ecology of Freshwater and Estuarine Wetland. Chapter 4; 82-114.
- Middleton BA. 1999. Wetland restoration: flood pulsing and disturbance dynamics. Wiley. New York, EUA. 388 p.
- Mitsch, W.J. y J.G. Gosselink. 2000. Wetlands. 3a ed. John Wiley and Sons. Inc. EUA. 920 p.

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- Novelo R.A., 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de La Mancha, Veracruz, México. *Biótica*, 3: 9-23.
- Peat H. J. y A. H. Fitter. 1994. Comparative analyses of ecological characteristics of British angiosperms. *Biol. Rev.* 69:95–115.
- Poot-Ferrera M. J. y J. E. Zavala-Castro. 1995. Desarrollo de un programa de computación para análisis filogenético a través de fragmentos de restricción. *Revista Biomédica*. 6:76-82.
- Prinzing A.; W. Durka; S. Klotz y R. Brandl. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 268:2383–89.
- Quevedo Bonilla V. 1995. Humedales de PR, Vol. 2 Núm. 3. Programa de Desarrollo Estatal en la Protección de Humedales de la EPA.
- Reddy, K. R. y W. H. Patrick. 1984. Nitrogen transformations and loss in flooded soils and sediments. *CRC Critical Review in Environmental Control* 13: 273-309.
- Rickey MA y RC Anderson. 2004. Effects of nitrogen addition on the invasive grass *Phragmites australis* and a native competitor *Spartina pectinata*. *Journal of Applied Ecology* 41: 888-896.
- Rodríguez y Guevara. 2000. “Angiospermas” Catálogo de la Biodiversidad en Michoacán”. SEDUE. 103-152.
- Saltonstall K. y J.C. Stevenson. 2007. The effect of nutrients on seedling growth of native and introduced *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 86: 331-336.
- Schnack, J. A. 2001. Ecosistemas de Humedales. Aspectos históricos, conceptuales y de manejo. *Anales Acad. Nac. Agron. Veter.* 55: 147-161.
- Smith, S.M., S. Newman, P.B. Garret and J. A. Leeds. 2001. Differential effects of surface and peat fires on soil constituents in a degraded wetland of the Northern Florida Everglades. *Journal of Environmental Quality* 30: 1998-2005.
- Steinbachova-Vojtiskova, L., E. Tylova, A. Soukup, H. Novicka, O. Votrubova, H. Lipavska, and H. Cizkova. 2006. Influence of nutrient supply on growth,

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA

- carbohydrate, and nitrogen metabolic relations in *Typha angustifolia*. Environmental and Experimental Botany 57:246-257.
- Suding, K.N., K.L. Gross y G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. Trends in Ecology and Evolution 19:46-53.
 - Taiz, L. 2006. Fisiología vegetal. Universitat Jaume I. Publicaciones. 1187 p.
 - USDA 2000. Kika de la Garza Plant Material Center. Kingsville, Texas. Activity Report. United States Department of Agriculture Natural Resources Conservation Service. Plant Material Program.
 - Valiente-Banuet A. y Miguel Verdú. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. Ecology Letters. 10:1029-1036.
 - Vojtiskova, L., E. Munzarova, O. Votrubova, H. Cizkova, and H. Lipavska. 2006. The influence of nitrogen nutrition on the carbohydrate and nitrogen status of emergent macrophyte *Acorus calamus* L. Hydrobiologia 563:73-85.
 - Wetzel, R. y G. Likens. 1979. "Limnological analyses". Saunders Co. Boston. U.S.A. 357 p.
 - Woo, I. y JB Zedler. 2002. Can nutrients alone shift a sedge meadow towards dominance by the invasive *Thypha X glauca*? Wetlands 22: 509-521.
 - Young, K. 1998. El Ecosistema. En Los Pantanos de Villa: Biología y Conservación. A. Cano y K. Young (editores). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Serie de Divulgación N°11. pp. 3-20
 - Zedler, JB y S. Kercher. 2004. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. Critical Reviews in Plant Sciences 23: 431-452.