

# UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Ecología



## TESIS DOCTORAL

SEQUÍA Y CICLO DEL CO<sub>2</sub>  
RESPUESTA DE LAS PLANTAS EMERGENTES EN UN HUMEDAL

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

**María Josefa Ortiz Llorente**

Directores

Miguel Ángel Álvarez Cobelas  
Juan Carlos Rodríguez Murillo

**Madrid, 2014**

Sequía y Ciclo del CO<sub>2</sub>: Respuesta de las  
Plantas Emergentes en un Humedal

# SEQUÍA Y CICLO DEL CO<sub>2</sub>: RESPUESTA DE LAS PLANTAS EMERGENTES EN UN HUMEDAL

María Josefa Ortiz Llorente

María Josefa Ortiz Llorente

Tesis doctoral  
Madrid, 2013



CSIC  
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS



Departamento de Ecología - UCM  
Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC

TESIS  
DOCTORAL

Departamento de Ecología  
Universidad Complutense de Madrid









**SEQUÍA Y CICLO DEL CO<sub>2</sub>:  
RESPUESTA DE LAS PLANTAS  
EMERGENTES EN UN HUMEDAL**

TESIS DOCTORAL

**Maria Josefa Ortiz Llorente**

Madrid, 2013

Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC

Dirigida por:

**Dr. Miguel Álvarez Cobelas**

Museo Nacional de Ciencias Naturales -CSIC

**Dr. Juan Carlos Rodríguez Murillo**

Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC



A mis padres,  
por su paciencia y comprensión  
y sobre todo por su amor incondicional





*“Cuando emprendas el viaje hacia Ítaca,  
ruega que tu camino sea largo  
y rico en aventuras y descubrimientos...”*

*...Con la sabiduría ganada, con tanta experiencia,  
habrás comprendido lo que las Ítacas significan”*

*Konstantínos Kaváfis*



## AGRADECIMIENTOS

Cuando crucé por primera vez la puerta de lo que en aquel momento era el Centro de Ciencias Medioambientales nunca imaginé que siete años después estaría en esta situación. Aquel día, la idea de hacer una tesis doctoral no existía en mi cabeza. Sin embargo, un año después, y gracias a una persona que me mostró la belleza de pensar, la idea de este proyecto empezó a tener forma, y es ahora una realidad. Este viaje, que comenzó en el 2007 y que hoy termina, no sólo me ha hecho crecer intelectualmente sino que me ha permitido conocer a una gran cantidad de personas excepcionales y redescubrir a otras tantas a las que durante este apartado voy a intentar devolver una parte de ese regalo que me han hecho durante todos estos años, agradeciéndoles todos esos momentos sin los cuales este manuscrito no hubiera sido posible.

La primera persona que quiero mencionar aquí y sin la cual esto no hubiera llegado a ser siquiera una idea es el Dr. Miguel Álvarez Cobelas. Él me abrió las puertas a este mundo, me mostró una nueva manera de abrir los ojos y mirar lo que me rodeaba, a parar y pensar. Durante todo este tiempo, con una paciencia infinita, me ha repetido una y otra vez lo que significa hacer ciencia. Le tengo que agradecer la primera vez que comprobé personalmente la veracidad de procesos que hasta ese momento eran sólo pura teoría en los libros, o el momento en el que un “porque pasa esto?...” se convierte en la obsesión de buscar...aunque luego esa obsesión me haya hecho llegar a una espiral de ideas de la que sin su paciencia y ayuda no hubiera llegado a salir...Gracias por las conversaciones sobre uno y mil temas en el coche y en campo, mezcladas con “me da un por dios...” o “el pobre...”por mostrar puntos diferentes de las cosas, en definitiva por abrirme un punto de vista completamente diferente al de entonces y permitirme descubrir el mío propio.

En este viaje participa otra persona que también ha vivido esta experiencia conmigo como uno de los protagonistas, el Dr. Juan Carlos Rodríguez Murillo. No sólo le voy a agradecer el duro trabajo que desempeñó conmigo en campo (horas interminables de día y de noche, con condiciones climáticas en casi todos los casos adversas y recibiendo visitas inesperadas de “animalitos y bichitos” a los que yo no había invitado pero que puntualmente en cada muestreo se empeñaban en visitarnos...), también le agradeceré las palabras de ánimo cuando las cosas parecían que no podían ir peor o los comentarios sobresaltados durante el muestreo cuando de

repente una etiqueta se empeñaba en hacer algo que no debía provocando una interrupción y dando un descanso.

Además de mis dos directores que han sido guías de este proceso, hay dos personas más que han demostrado gran generosidad conmigo durante este tiempo, el Dr. Santos Cirujano y el Dr. Salvador Sánchez Carrillo. Santos con una energía inagotable, siempre solucionando cualquier problema que nos pudiera acontecer en campo sacando algún cacharrito del chaleco de explorador o del coche. Trabajando con él, aún con garrapatas, jabalíes y demás inclemencias, todo resulta mucho más fácil, parece que todo va a salir bien. Y luego está Salva, que recién llegado de Méjico se vio involucrado en uno de mis muestreos de 48 horas seguidas perdidos en las Tablas, para acabarlo hablando de la cantidad de cosas que habían cambiado en España y que no había en Méjico. Desde el principio puedo decir que siempre ha estado dispuesto a escuchar mis dudas científicas, a ofrecerme una visión esclarecedora de las cosas o una alternativa a seguir. A ambos gracias.

Ángel R., gracias por todo lo que me has enseñado. Contigo aprendí mil y unas técnicas de laboratorio, siempre atento, ante cada duda una respuesta eficaz, nunca de mal humor. Un gran compañero de trabajo.

De mis años en el “despachito” y por todos esos momentos compartidos, Ana E. eres una persona excepcional, una luchadora imbatible, que no se rinde a pesar de lo difíciles que se puedan poner las cosas y sabemos lo complicadas que se han puesto muchas veces...”guardándome las espaldas” durante todos estos años, gracias por dejarme conocerte, por terminar saliendo del zulito de tu mesa y permitirme compartir contigo tu día a día. Laura P. y Raquel R. dos personas que crearon un tándem (como ya más gente ha mencionado y con razón...), que trajeron positividad y alegría a este grupo, siempre ideando algo, mostrando el lado amable de las cosas por mucho que las situaciones se pusieran feas, y a la vez tranquilidad, porque esa manera bonita de ver la vida hace que a los demás las cosas también nos parezcan menos feas. Luis, menos mal que nos llegó la visión masculina! No sé dónde hubiéramos acabado! Pusiste orden, y no me refiero al laboratorio sólo...pusiste orden en nuestro día a día, tu sentido práctico, crítico, objetivo, la persona más eficiente que conozco, siempre dispuesto a ayudarme a pensar alguna solución, siempre dispuesto a escuchar aunque las cosas que te estuviera contando la mayor parte de las veces fueran inconexas o estuvieran a medias...gracias por los desayunos, por los momentos en los que me mirabas de refilón cuando rondaba por el laboratorio alrededor tuyo esperando que me

preguntaras que me pasaba por la cabeza, siempre tenías un momento. Lilia, nuestra mejicanita...ahora extraño hasta el “ahorita”, lo difícil que nos resultaba antes entendernos aun cuando hablábamos el mismo idioma, y de repente, un día, no nos hacía falta ni hablar, simplemente nos entendíamos. Eres una de las personas que voy a extrañar mucho el día que defienda esta tesis, mirarte y que me des ánimos con un sutil gesto. Celia, ha sido una suerte haber compartido contigo estos últimos muestreos, en el laboratorio no coincidimos mucho, y el estar en despachos distintos hace que sea más complicado que nos conozcamos, pero Somolinos y la Higuera me han permitido empezar a descubrir una persona inteligente, entusiasta, con muchas ganas de hacer cosas, no te preocupes, las harás, no ceses en tu empeño, no pierdas las ganas. Carlos, nuestra última incorporación, eres una bellísima persona y la persona más trabajadora que conozco, en muy poco tiempo te has sabido hacer un hueco, no sólo en el despachito...sino también en mi corazón. Contigo los fines de semana interminables han sido muchos más sencillos, tenían otro color...

De mi tiempo en el “centro”, Clarita, el terremoto del Mediterráneo. No tengo espacio suficiente para comentar todos y cada uno de los momentos que creaste que han hecho que este centro dejara de ser gris...has sido una amiga, con todo lo que esa palabra lleva implícito, y todavía sigues siéndolo. Espero que lo que hemos compartido hasta ahora (y todas las muletillas que hasta ahora te he pegado...la siguiente te la guardo para la defensa...) sólo sea el inicio de otras muchas. Vanesa, eres la otra luchadora del centro, siempre hacia el frente, enfrentándote a los problemas de cara, y a veces y sólo a veces, enseñando esa parte vulnerable que te hace ser humana y que parece que tienes que eliminar de tu vida. Ambas cosas, te hacen ser una persona especial, única, gracias por mostrarme las dos caras. Durante estos años he vivido momentos únicos, los pitillos acompañados de largas conversaciones de lo divino y lo humano con Sergio, cafés deprisa y corriendo con Irene, conciertos surrealistas con Raúl, muchas cañas con Poti, Elena C, Elena G, Elena B, Bea, Juanjo, Joze, Teresa, Xavi, Jelena, Dori, Jose Miguel, Ana L., Ana S., Sara, Mariana, Francesca, Raimundo, Javi, David...y sigo compartiendo...con Mikel, con mi “amigueta” Leticia que en poquísimo tiempo se ha convertido en eso, una amiga, no creo que te hagas una idea de lo mucho que me has ayudado en estos meses..., Mario, tenías razón...voy a echar mucho de menos lo respondón que eres...y ánimo, lo ves difícil, es sólo cuestión de querer...

Por la gran cantidad de horas compartidas en campo y, con el paso de los años, también fuera de él, guardo un especial recuerdo de la Dra. María Mercedes Barón. El tiempo compartido con ella me mostró a una persona amable, cariñosa, inteligente, con la que he compartido grandes momentos y que siempre recordaré con cariño.

Ana Meco, otra de las personas que me llevaría siempre a un muestreo (y como es pequeñita, podría...). Una trabajadora incansable, siempre aportando soluciones, ideando nuevos inventos. Es un auténtico placer haber trabajado contigo.

Pero este camino no sólo me ha permitido conocer gente de Madrid. En algunas ocasiones terminaba en Valencia...Carmen R., en todas las ocasiones que nos hemos visto has tenido una palabra amable, de ánimo, valorando mi trabajo y creyendo en el fin...María Antonia R. siempre mostrando interés por los avances, aún cuando la mayor parte de las veces fueran pocos...Matí, Fidel, Jose Luis, Guillermo...Gracias a todos por hacerme sentir parte de vuestro grupo.

Cesar, gracias por las charlas imprevistas, por siempre tener un momento después del trabajo para una cañita, por proponerte cada día sacarme una sonrisa aún cuando tú no tenías motivos para sacar la tuya...

Isa, te agradezco la alegría, la enegía, los consejos...porque hacías que todo fuera más fácil poniéndole un "ya si eso..."

A mis amigas del Chamberí, un grupo de mujeres increíbles, únicas...me habéis cuidado todo este tiempo, siempre mostrando una luz al final del túnel... las cañas después de clase, las cenas de temporada y de porque sí, los meneos de "reacciona Mariajo!" todos momentos únicos e irrepetibles, gracias por todos ellos.

Teresa, Luis, los Rajado, Patricia, Merilota, Ana, Pili, Estefanía, David, Felix, Eva, Isa, Gary, Juan Luis...gracias por todos los buenos momentos que hemos pasado juntos.

El último tramo de este camino lo he pasado en un barrio nuevo...con todos los problemas que eso lleva, sobre todo estando fuera de la M30 y siendo una zona residencial (vamos...que yo no se lo deseo ni a mi peor enemigo...). Pero he tenido a unas personas que me han enseñado que una frase vacía de contenido puede tener cierto sentido...A mis vecinos, gracias por los domingos del Casis, las tardes de cine viendo algunas películas cuyo Fin debería haber sido dos horas antes, los kilos adquiridos en la Fresca, eliminados de nuevo con la cuesta de los Paules, por no dejar que me enamorara de unos brazos espectaculares... Gracias por dejar que me

entusiasme porque de repente se ven las montañas, o porque aparece un puente en medio de la calle que lleva a un lugar misterioso, por la improvisación compartida, por presentarme a toda esta gente maravillosa...Iván, Gorka y Jj gracias por hacerme sentir del barrio y por cuidarme todo este tiempo (se me debe estar pegando la sensibilidad...)

Grupo Sella, ha sido un auténtico placer conocerlos. Andrés, sin ti no hubiera sido posible este grupo. Elena, que desde el principio me acogiste como una más. Patri, siempre pendiente de los demás, de lo que necesitan, de manera generosa. Laura, siempre paciente, comprensiva, divertida (aun cuando nos obligues a comer un Cola Cao a las 10 pm de un sábado...) y mira que lo de la croqueta no se me va a olvidar...Ayu, siempre preocupada por mi y mostrándome tu apoyo, formando un tándem indivisible con Inés, otra persona inteligente y generosa, a cada cual más ocurrente y sin tener idea buena...José, la única persona que es capaz de matarnos de risa con un monólogo sobre una bajada imposible. Nacho, divertido, ocurrente...gracias por todos los momentos compartidos.

Teresa, Juan y Lucas, gracias por compartir toda una vida. No recuerdo ninguna situación, ni buena ni mala, en la que no estéis conmigo. Gracias por escucharme, por obligarme a hablar, por no dejar que me perdiera en espirales de las que no sabía salir, por animarme cuando el paso del tiempo resultaba demasiado pesado. También os doy gracias porque me habéis dejado formar parte de vuestra vida, porque aunque estuviera perdida siempre habéis encontrado tiempo para una llamada o un mensaje que me pusiera al día. Sois unos de los sufridores de este largo proceso, habéis demostrado paciencia y lo mucho que me queréis, siempre me habéis transmitido que estáis ahí. Gracias.

Mi familia, Pedro y Álvaro, que aún no entiendo una palabra de lo que os decía me preguntabais con interés sobre este proceso y me animabais a continuar. Carlos, gracias por la paciencia demostrada en estos últimos días que para ti no eran los mejores.

He dejado para el final a las dos personas a las que más cosas tengo que agradecer en esta Tesis, mis padres. Habéis soportado todos mis nervios durante todo este tiempo, mis frustraciones, mis desplantes, sin una palabra, una queja, ni una mala mirada...sólo devolvíais cariño, comprensión, apoyo...a veces con palabras, un gesto, una mirada...para mi sois un ejemplo a seguir, trabajadoras incansables que sólo querían darnos lo mejor, que siempre estaban ahí para cuando les necesitaba, siempre

buscando la manera de que todo fuera bien. Siempre dándome ánimos, creyendo en mí, mostrando un amor incondicional que no esperaba nada, sólo mi propio bienestar. No sé cómo podría agradecerlos todo lo que me habéis dado, no sólo en los años que ha durado este camino, sino durante toda mi vida. GRACIAS.



## Índice

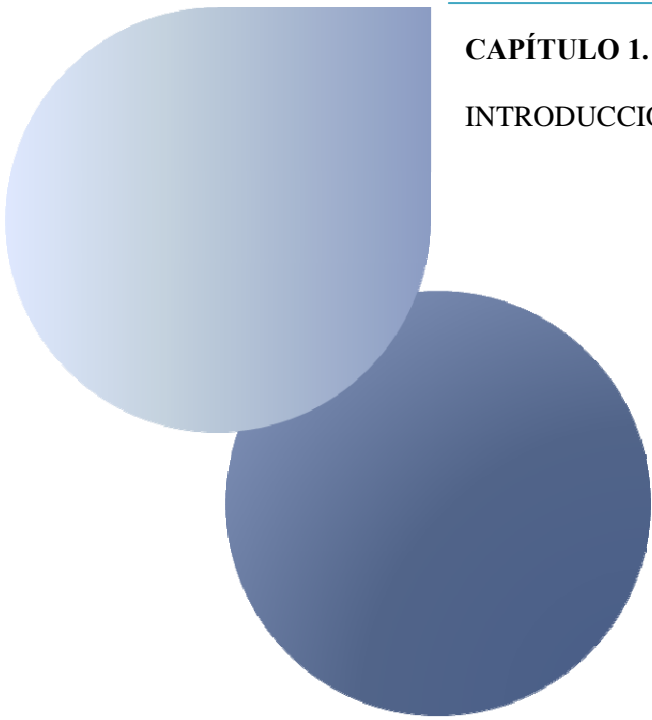
---

|   |    |
|---|----|
| <b>1. INTRODUCCIÓN</b>  | 1  |
| 1.1. Los humedales: breve descripción y su importancia como ecosistema                      | 3  |
| 1.2. Los ingenieros del ecosistema: las plantas   | 4  |
| 1.3. Descripción de las plantas de este estudio   | 6  |
| 1.3.1. <i>Cladium mariscus</i>  | 6  |
| 1.3.2. <i>Phragmites australis</i>  | 11 |
| 1.4. Algunos conceptos de producción y carbono  | 15 |
| 1.5. El cambio global   | 17 |
| 1.6. Los humedales y el cambio global   | 18 |
| <b>2. PLAN DE LA TESIS DOCTORAL</b>   | 21 |
| <b>3. LUGAR DE ESTUDIO</b>  | 27 |
| 3.1. Características de las zonas de muestreo   | 33 |
| <b>4. METODOLOGÍA</b>   | 39 |
| 4.1. Determinación de las respuestas fisiológicas de las dos especies vegetales a la sequía | 41 |
| 4.1.1. Cálculo de la tasa de asimilación de CO <sub>2</sub>                                 | 41 |
| 4.1.2. Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética y los factores fisiológicos    | 44 |
| 4.1.3. Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética y los factores ambientales     | 45 |
| 4.2. Estudio de los efectos de la sequía en la respiración de los sedimentos                | 46 |
| 4.2.1. Determinación de la tasa de respiración  | 46 |
| 4.2.2. Cuantificación de la respiración debida a raíces, rizomas y microorganismos          | 48 |
| 4.2.3. Factores ambientales   | 49 |
| 4.3. Determinación de las respuestas morfológicas de las dos especies vegetales a la sequía | 51 |
| 4.4. Balance de carbono   | 56 |
| <b>5. RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE LAS PLANTAS A LA SEQUÍA</b>                                | 57 |

|  |     |
|--|-----|
| 5.1. Introducción  | 59  |
| 5.2. Efectos producidos por la sequía en la fisiología de las plantas                        | 60  |
| 5.2.1. Fotosíntesis neta, transpiración y conductancia estomática                            | 60  |
| 5.2.2. Estudio de las relaciones ente la tasa fotosintética neta y los factores fisiológicos | 67  |
| 5.2.3. Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética neta y los factores ambientales | 69  |
| 5.2.4. Tasa de asimilación de CO <sub>2</sub>  | 75  |
| 5.2.5. Tasa anual de asimilación de CO <sub>2</sub>  | 77  |
| 5.3. Repercusiones de una sequía prolongada en la fisiología vegetal                         | 78  |
| 5.3.1. Factores fisiológicos   | 78  |
| 5.3.2 Factores ambientales   | 80  |
| 5.3.3. Tasa fotosintética neta   | 82  |
| 5.3.4. Tasa fotosintética anual  | 83  |
| 5.4. Conclusiones  | 84  |
| <b>6. EFECTO DE LA SEQUÍA EN LA RESPIRACIÓN DE LOS SEDIMENTOS</b>                            | 87  |
| 6.1. Introducción  | 89  |
| 6.2. Estudio de las tasa de respiración en condiciones de sequía prolongada                  | 90  |
| 6.2.1. Factores ambientales  | 91  |
| 6.2.2. Tasa de respiración   | 95  |
| 6.2.3. Factores de control ambiental que afectan a la respiración                            | 97  |
| 6.2.4. Relaciones C:N en carrizo y masiega   | 103 |
| 6.2.5. Respiración debida a raíces y rizomas   | 110 |
| 6.3. Cómo una sequía prolongada afecta a las respiración de los sedimentos                   | 118 |
| 6.3.1. Tasa de respiración   | 118 |
| 6.3.2. Factores de control de la tasa de respiración   | 120 |
| 6.3.3. Respiración debida a raíces   | 122 |

|   |     |
|---|-----|
| 6.4. Conclusiones   | 124 |
| <b>7. RESPUESTA MORFOLÓGICA DE LAS PLANTAS A LA SEQUÍA</b>              | 127 |
| 7.1. Introducción   | 129 |
| 7.2. Efectos producidos por la sequía en la morfología de las plantas   | 130 |
| 7.2.1. Evolución temporal de la parte aérea                             | 130 |
| 7.2.2. Tasa de crecimiento  | 141 |
| 7.2.3. Biomasa y área foliar  | 147 |
| 7.2.4. Relaciones alométricas   | 154 |
| 7.3. Como afecta la sequía prolongada a la morfología de las plantas    | 157 |
| 7.3.1. Evolución temporal de la parte aérea                             | 157 |
| 7.3.2. Tasa de crecimiento  | 160 |
| 7.3.3. Biomasa y área foliar  | 161 |
| 7.4. Conclusiones   | 167 |
| <b>8. BALANCE GLOBAL</b>  | 169 |
| 8.1. Introducción   | 171 |
| 8.2. Efecto de la sequía en el balance de carbono                       | 172 |
| 8.2.1. Balance de carbono   | 172 |
| 8.2.1.1. Balance de carbono:<br>Tasa de asimilación-Tasa de respiración | 172 |
| 8.2.1.2. Balance de carbono:<br>Tasa de acumulación-Tasa de respiración | 175 |
| 8.2.2. Balance de carbono en el humedal: presente y futuro              | 178 |
| 8.3. Cómo afecta la sequía al balance de carbono                        | 180 |
| 8.3.1. Balance de CO <sub>2</sub>                                       | 180 |
| 8.3.2. Presente y futuro del ciclo del CO <sub>2</sub> ante la sequía   | 181 |
| 8.4. Conclusiones   | 183 |
| <b>9. CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES</b>                        | 185 |
| 9.1. Consideraciones finales  | 187 |
| 9.2. Conclusiones   | 189 |
| <b>10. ABSTRACT</b>   | 193 |
| <b>11. BIBLIOGRAFÍA</b>   | 227 |





---

**CAPÍTULO 1.**  
**INTRODUCCIÓN**



### **1.1. Los humedales: breve descripción y su importancia como ecosistema**

Los humedales habitan en una zona intermedia entre ambientes acuáticos y terrestres, teniendo características y estando afectados por factores propios de ambos. La más común definición de humedal es la proporcionada por Ramsar (2013): “son humedales las extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros...”.

Podemos encontrar humedales en todos los continentes (excepto en la Antártida) y en todos los climas desde los trópicos a la tundra. La estimación del área total que ocupan es difícil, debido principalmente a la controversia creada a la hora de delimitar sus márgenes (que varían en función de la estación y el año), pero algunos autores la cifran en 8,6 millones de km<sup>2</sup> (Mitsch & Gosselink, 2001), 5,3 km<sup>2</sup> (Matthews & Fung, 1987) o cerca de 5 millones de km<sup>2</sup> (Finlayson & Moser, 1991).

Aunque el valor de los humedales como hábitat de diferentes especies de flora y fauna se conoce desde hace muchas décadas, otros beneficios se han determinado más recientemente (Mitsch & Gosselink, 2001). Los humedales han sido descritos como los “riñones del medio ambiente” (Mitsch & Gosselink, 2001), pues actúan como receptores de aguas corrientes, sean o no portadoras de contaminantes de origen humano o natural, reduciendo su contaminación gracias a los ciclos de nutrientes que ocurren en ellos, limpiando de sustancias nocivas, e incluso evitando inundaciones, protegiendo orillas y actuando como agente de recarga del acuífero. Además, en otras ocasiones actúan como “supermercados biológicos” (Mitsch & Gosselink, 2001), al proporcionar numerosos compuestos propios de la cadena alimenticia de diferentes especies, aumentando la diversidad de las mismas. Tampoco podemos olvidar el importante papel que juegan en el ciclo del carbono, acumulando casi un 37% del carbono global de la Tierra (Bolin & Sukumar, 2000). Los humedales procesan y transfieren globalmente cantidades significativas de CO<sub>2</sub> (Armentano, 1980), CH<sub>4</sub> (Freyer, 1979), H<sub>2</sub>S (Adams et al., 1981) y N<sub>2</sub>O (Buresh et al., 1980). Estos compuestos, excepto el H<sub>2</sub>S, son gases con una importante absorción de radiación infrarroja, lo que les lleva a generar efecto invernadero cuando se acumulan en la

## 1. INTRODUCCIÓN

---

atmósfera (Donner & Ramanathan, 1980). El papel de los humedales en el incremento de estas sustancias aún no está claramente determinado, particularmente en relación con la reciente alteración que están sufriendo por parte de la actividad humana.

Sin embargo, a pesar de los grandes beneficios y valores de los humedales, la pérdida y degradación de estos ecosistemas es continua en Europa. Históricamente, muchos humedales se han degradado al ser tratados como zona de descarga de residuos o drenados (Barbier et al., 1997). En muchos países europeos, por ejemplo, los humedales están bajo la presión cada vez más grande de las actividades humanas, incluyendo su conversión al uso de agricultura intensiva y para otros usos industriales y residenciales, su desecación como resultado de la irrigación excesiva para la agricultura, su contaminación como resultado del incremento de los nutrientes desde la agricultura o la industria, etc. El cambio del uso del suelo asociado a modificaciones hidrológicas, principalmente causadas por la actividad humana, es la principal causa de la degradación de los humedales a lo largo del globo (Mitsch & Gosselink, 2001; Barbier et al., 1997). Se estima que más de la mitad de los humedales originales se han perdido debido a la actividad humana (Mitsch, 2005; Mitsch & Day, 2006); por lo tanto, una protección efectiva y una restauración de los humedales dañados o degradados se está convirtiendo en una tarea cada vez más urgente (Bruland & Richardson, 2005; Hopfensperger et al., 2006; Orr et al., 2007).

Debido a su extrema susceptibilidad a la acción humana, en 1975, a través del tratado conocido como la Convención Ramsar, los humedales fueron protegidos por su valor a nivel mundial.

### 1.2. Los ingenieros del ecosistema: las plantas

El término *ingenieros del ecosistema* apareció por primera vez en el estudio de Jones et al. (1994). Estos autores caracterizaron así a aquellos organismos que modificaban, mantenían o creaban hábitats. Un ejemplo de ingenieros del ecosistema son algunas plantas. Los macrófitos son un componente biótico esencial de los humedales.

Algunos de ellos, principalmente los helófitos, caracterizan un ecosistema (Keddy, 2000) en los aspectos estructural y funcional y sin ellos, el humedal sería completamente distinto.



Por un lado, los helófitos reducen la transpiración local (Sánchez-Carrillo et al., 2004) limitando además la evaporación del agua, ya que la cobertura que producen reduce el efecto que tiene el viento en la superficie del agua (Anderson & Idso, 1987).

La actividad metabólica de las raíces modifica la composición química de los sedimentos. Por ejemplo, las raíces de las plantas sumergidas toman nutrientes del sedimento e incrementan la concentración de oxígeno disuelto en el agua, favoreciendo determinados procesos (o inhibiendo parte de otros) que necesitan aguas más oxigenadas (Duarte et al., 1994; Mistch & Gosselink, 2001; Kufel & Kufel, 2002) y aportando materia orgánica mediante la descomposición de la materia vegetal (Cronk & Fennessy, 2001).

Los helófitos son, además, un componente básico del ciclo del carbono de un humedal. Por un lado, captan carbono de la atmósfera a través de la fotosíntesis, fijándolo en forma de producción primaria. Actúan como transportadores de gases, como por ejemplo el metano, haciéndolo pasar del sedimento a la atmósfera y emiten CO<sub>2</sub> a través de la respiración (Känkaala et al., 2005; Kaki et al., 2001).

Algunas plantas, como *Phragmites*, han sido utilizadas para eliminar metales pesados de los ecosistemas debido a su capacidad de fijación de los mismos, además de actuar como filtros naturales reteniendo sustancias tóxicas (por ejemplo, vertidos provenientes de una depuradora; Ranieri et al., 2013; Sung et al., 2013).

Por último, la vegetación actúa como refugio para gran cantidad de vertebrados e invertebrados (Dykyjová & Kvet, 1978; [www.ramsar.org](http://www.ramsar.org)).

Hasta ahora, hemos visto funciones concretas que realizan las plantas dentro del ecosistema en el que habitan, pero veamos también algunas otras desde una perspectiva más amplia. Lo importante que es la vegetación para el mantenimiento de un ecosistema se pone de manifiesto cuando ésta desaparece.

La cobertura vegetal no sólo influye en los factores bióticos o abióticos que la rodean, sino también en las condiciones ambientales, creando pequeños microclimas donde habitan las plantas. En los bosques, por ejemplo, se crean unos patrones diferentes según analicemos la temperatura o la radiación fotosintéticamente activa en el eje vertical o en el horizontal. Las condiciones ambientales no son las mismas en la parte superior del árbol, y entre los tallos, o en la zona cercana a la superficie del suelo. Incluso la precipitación se ve afectada, variando entre la zona próxima al tallo y la zona superior del árbol o en comparación con una zona exterior al bosque (Schulze et al., 2005).

## 1. INTRODUCCIÓN

---

La cobertura vegetal también puede generar una variación en la intensidad o dirección del viento, reduciéndolo (la vegetación puede actuar como barrera natural) y permitiendo la aparición de tipos de plantas que, de otra forma, no podrían estar allí, o favoreciendo la creación de estructuras complejas como las dunas (Schulze et al., 2005).

Incluso los cambios de los valles o del canal fluvial del mismo no están sólo causados por el efecto de la corriente del agua, sino que también se ven afectados por la vegetación dentro y en la ribera de los mismos (Schulze et al., 2005).

Como ya hemos dicho, las plantas afectan a la composición del suelo, ayudando a su formación, siendo por ejemplo las responsables de la creación de determinadas costras en suelos en sequía (Schulze et al., 2005).

Pero la vegetación no sólo afecta a factores abióticos: no podemos olvidar el efecto que tiene sobre los componentes bióticos. Antes, hemos mencionado que actúa como refugio para numerosos invertebrados y aves, pero también puede ser su aporte alimenticio. El tipo de semillas que genera, los tiempos de producción de las mismas, el número de plantas individuales, la protección mecánica que puedan tener, la cantidad de nutrientes que acumulan y su digestibilidad son sólo algunos de los factores que podrían influir en la presencia o no de determinadas especies animales, así como en su permanencia. Existen numerosos ejemplos de especies de insectos y aves que han desaparecido casi en su totalidad al desaparecer el ecosistema vegetal en el que habitaban (Schulze et al., 2005).

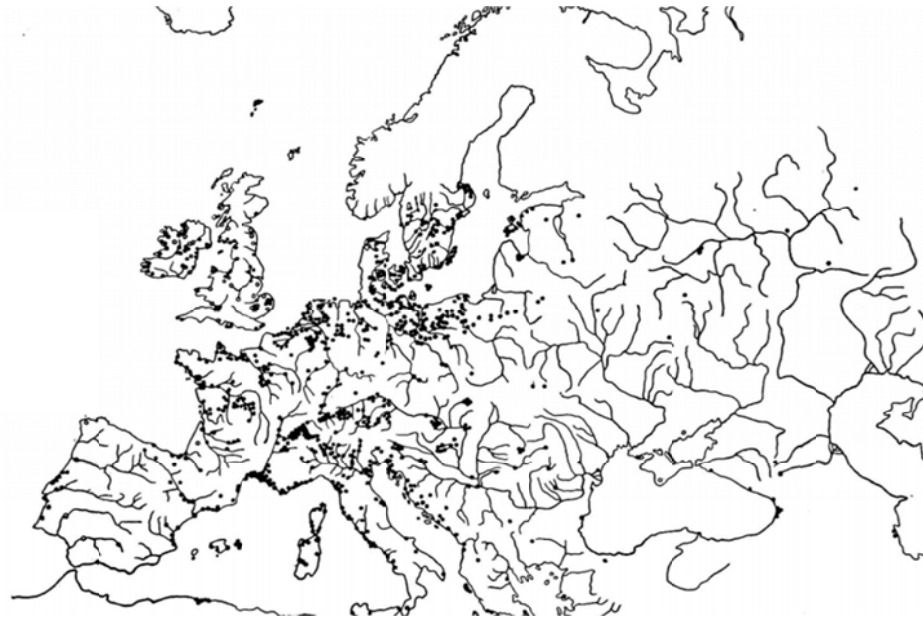
### 1.3. Descripción de las plantas de este estudio

#### 1.3.1. *Cladium mariscus*

Sobre *Cladium mariscus*, contrariamente a lo que pasa con su homónima americana (*Cladium jamaicense*), no existen muchos estudios. Los principales trabajos fueron llevados a cabo por Conway (1936, 1937, 1942), quien realizó su caracterización más en detalle antes de la II Guerra Mundial. Pero no ha sido hasta la pasada década (en concreto, 2004, 2005, 2006 y 2007) cuando se han vuelto a realizar observaciones tomando a esta planta, al menos, como una de las protagonistas del estudio. Este trabajo de tesis puede considerarse una revisión de algunos aspectos poco

estudiados de esta planta, al menos, desde un punto de vista fisiológico y con énfasis en los procesos biogeoquímicos que condiciona. A continuación, se realiza una breve descripción de la planta exponiendo inicialmente, cómo se han ido sucediendo los avances en el conocimiento de esta especie.

Drude (1896) realiza el primer estudio del que hay constancia sobre *Cladium mariscus* y que localiza esta planta en África (Cabo Verde y Angola) y en numerosas regiones europeas como España y los Cárpatos, aunque esta especie haya sido citada posteriormente también en Asia, Norteamérica y Australia (Conway, 1938). En 1925, von Post localiza las zonas de Europa donde se ha encontrado esta planta a través de fuentes bibliográficas a las que tiene acceso y registros geográficos (Fig. 1.3.1.1).



**Figura 1.3.1.1.** Distribución de *Cladium mariscus* en Europa (Conway, 1938, basado en datos de von Post, 1925)

En este mapa aparecen zonas en las que la masiega ya no se encontraba en ese momento y cuyos datos se citaban en registros históricos. Conociendo las localizaciones, von Post determinó que esta especie requiere climas templados, ya que los continentales, al producirse periodos del año en los que el sustrato sobre el que se asienta la planta está helado, dificultan o “impiden” su crecimiento. Esto lo estudia más en profundidad Conway en 1938, corroborando dicha hipótesis con experimentos

## 1. INTRODUCCIÓN

---

en invernadero. Además de depender su localización de la temperatura, el nivel de agua es también un factor limitante. Generalmente *C. mariscus* estaba asociada a zonas de agua libre de vegetación, sin embargo, von Post (1925) determina que puede aparecer en zonas con vegetación terrestre (marshy) y es Zobrist (1935) quien caracteriza la presencia de esta planta en suelos secos en lagos suizos.

Yapp (1908) publica el primer trabajo que estudia las características fisiológicas de esta planta describiendo el crecimiento de la misma dentro del Wicken Fen, en Inglaterra. Posteriormente, fue estudiada y caracterizada por Godwin & Tansley (1929), Godwin (1931) y Godwin & Bharucha (1932), incluyéndola siempre dentro de estudios generales de vegetación de la misma zona de Inglaterra. No es hasta 1936 cuando Conway lleva a cabo una descripción biológica pormenorizada y efectúa un estudio ecológico exclusivo de la misma. En él analiza cómo afecta el nivel del agua al crecimiento, realiza varios trabajos de laboratorio con el fin de determinar cómo afecta la diferente cantidad de oxígeno al sistema radicular de la planta y explica en detalle, además, las distintas hojas y los cambios morfológicos que sufren las mismas en las distintas fases de crecimiento. Este estudio estaba acompañado de dibujos esquemáticos reflejando los diferentes cambios morfológicos en detalle. Siguiendo la misma temática, publicó otro trabajo similar en 1937 y, centrándose en las tasas de crecimiento de las hojas, otro estudio en 1938, estudiando esta vez datos cuantitativos, a diferencia del trabajo de 1936. En 1940 Conway, publica un nuevo estudio sobre los sistemas de transporte de gases por parte de la planta, haciendo también un análisis comparativo con otras plantas acuáticas.

En 1942, Conway publica en *Journal of Ecology* la descripción de la planta, sus características morfológicas, así como sus requerimientos de suelo y nivel de agua, distribución, etc, documentación que he utilizado, además de otras fuentes, para hacer un resumen de la descripción de esta planta que aparece más abajo.

A partir de ese momento, no encontramos otro artículo exclusivo sobre *Cladium mariscus* hasta 1972, cuando Rielay & Jasnowski realizan un estudio sobre la cantidad de biomasa que produce en un lago al noreste de Polonia. También en este mismo estudio se llevó a cabo un análisis del contenido de nutrientes en los individuos.

En 1973 y 1981 aparecen sendos artículos (Goossens & Devillez, 1973; Devillez & Iserentant, 1981), estudiando esta vez la germinación de la planta en

diferentes latitudes y climas y relacionando el clima con el crecimiento y la reproducción de la especie.

Los últimos estudios que han aparecido sobre esta especie son una tesis (Ribeiro, 2004) y algunos artículos como los de Namura-Ochalska (2005), Saltmarsh et al. (2006), y Theocharopoulos et al. (2006) que tienen a *C. mariscus* como una de las protagonistas del estudio.

A diferencia de lo que ocurre con la otra planta sometida a estudio en este trabajo, la información previa disponible es escasa. Ahora que está ocurriendo su desaparición en gran parte de Europa, un mejor conocimiento de sus ciclos biológicos, así como su función dentro de un humedal e importancia en el mismo, favorecería su conservación y valoración como especie creadora de paisaje.

*Cladium mariscus* (L.) Pohl. , Tent. Fl. Bohem. 1 – 32 (1809)

*Mariscus serratus* Gilib.

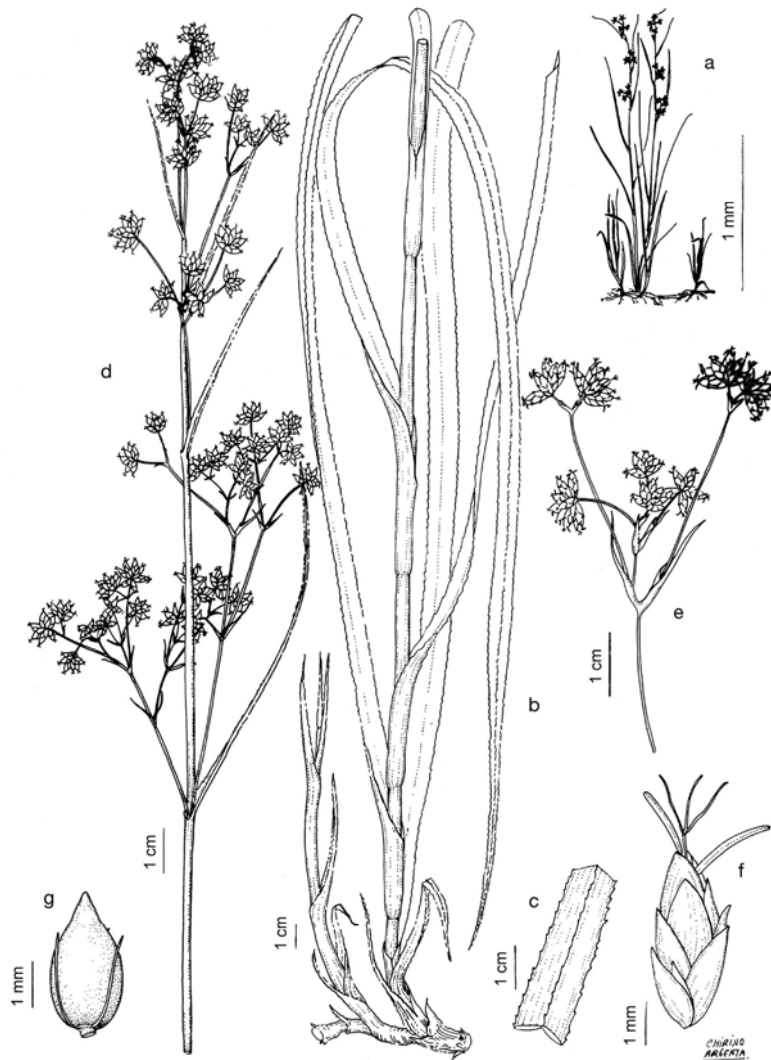
*Schoenus mariscus* L.

Familia *Cyperaceae* (Ciperáceas)

Nombre común: Masiega (Fig.1.3.1.2)

Planta de distribución subcosmopolita, presente en Europa llegando por el norte hasta Finlandia y, por el sur, a la Región Mediterránea, alcanzando Asia Menor e Irán. Especies similares se encuentran en Sudáfrica (al parecer, la misma), en América del Norte y del Sur (*Cladium jamaicense*), Este de Asia, Hawai y Australia. Vive en los suelos encharcados o inundados permanentemente, desde los turbosos hasta los arenosos, generalmente en bordes de lagunas o colonizando depresiones inundadas, en aguas oligotróficas y ricas en bicarbonatos. En la Península Ibérica suele estar asociada a lagunas kársticas y surgencias carbonatadas.

Planta perenne, con rizoma horizontal cundidor. Tallos cilíndricos de 1 – 2,5 m de altura y de hasta 2 cm de diámetro, erectos, ligeramente engrosados en los nudos, glabros. Hojas en macollas y a lo largo del tallo, de 1 – 1,5 cm de anchura, planas, con margen y nervio serrulados, cortantes, glaucas. Inflorescencia con 4 – 10 grupos de espiguillas sobre pedúnculos desiguales; los inferiores cortas y estériles; las superiores más grandes y fértiles, glabras. Estilo con 3 – 4 brazos estilares. Aquenios de 3,5 – 4 mm. Ovoideos, gradualmente estrechados hasta la base del estilo, lisos, brillantes, pardo rojizos. Florece de abril a junio.



**Figura 1.3.1.2.** *Cladium mariscus*. a) aspecto, b) hojas y tallo, c) fragmento de la hoja, d) inflorescencia, e) detalle de la inflorescencia, f) espiguilla, g) fruto (Cirujano & Medina, 2002).

Subterráneamente, la masiega genera un brote en la base de la planta materna, el cual crece horizontalmente hasta unos 20 cm. Entonces, su ápice se dobla hacia arriba y comienzan a alargarse las hojas embrionarias. Las más exteriores son cortas y marrones, pero las interiores resultan más largas y se vuelven verdes cuando

sobresalen de la superficie del suelo. Entretanto, las raíces y el rizoma salen de debajo del lugar de crecimiento. A partir de esa región surgen los nuevos brotes. Las hojas se están produciendo constantemente (Conway, 1936).

Los rizomas pueden generarse horizontalmente a partir del segundo año, pero no originan raíces. La distancia entre la planta materna y una nueva planta producida a partir del rizoma subterráneo materno es de 25 cm, como máximo (Conway, 1942). Cada individuo puede llegar a vivir 7 años y tarda unos 3 ó 4 en florecer. En Inglaterra, un clon puede avanzar vegetativamente a razón de un metro cada 12 años (Conway, 1942). Su crecimiento interanual debe ser similar al del carrizo, como se deduce de los trabajos de Conway (1936, 1937, 1938, 1942), pero no se ha estudiado.

### 1.3.2. *Phragmites australis*

*Phragmites australis* vive en un amplio rango ecológico y geográfico, pues crece bajo una amplia serie de condiciones ambientales (Gorai, 2009, 2010) y se desarrolla muy bien con distintos niveles de agua, tolerando largos períodos de inundación y una reducida disponibilidad de agua (Patger et al., 2005). Se trata de una de las especies más extendidas y dominantes en la mayoría de los humedales, jugando un papel importante en ellos.

En 1957, Lindroth menciona haber encontrado restos de esta planta en arrastres producidos por barcos de la compañía británica Newfoundland. Sin embargo, Niering & Warren (1977) han encontrado muestras de carrizo de 3000 años de antigüedad en humedales de Connecticut, y Breternitz et al. (1986) y Kane & Gross (1986) han descrito restos de carrizo de 1000 años de antigüedad en el suroeste de Colorado.

No es sorprendente entonces que, ya en 1795, M. Lundén en la Abo Academy (Finlandia), realizara una tesis sobre esta especie (Björk, 1967). Desde entonces, han aparecido numerosos estudios monográficos: Hürlimann (1951) resumió todo el conocimiento que existía sobre su biología y Rudescu et al. (1965) y Rodewald & Rudescu (1974) se centraron en la dispersión y el uso industrial que se le daba a la planta. Ya en 1999 en Aquatic Botany se publicó una recopilación de estudios de diferentes autores, que aunaba los conocimientos que había hasta la fecha. En 1999, Brix, publicó los primeros resultados obtenidos del proyecto EUREED, el cual surgió a nivel europeo ante el retroceso que estaba sufriendo esta planta en los humedales. En

## 1. INTRODUCCIÓN

---

él se pretendían estudiar de forma integrada las diferentes dinámicas de crecimiento de esta planta en los ecosistemas en los que aparecía y los mecanismos de control que ejercía esta planta en los ecosistemas, determinando los procesos en los que participaba ayudando a la estabilidad del ecosistema. Además de monográficos, Haraszty (1931) realizó un estudio sobre la histología de esta planta. Björk (1967), Haslam (1971, 1972, 1973), Dykyjová & Hradecká. (1976) y Mal & Marine (2004), entre otros, han descrito la morfología de esta planta, tanto en su parte aérea como en la subterránea.

Mientras que en Europa en algunos momentos se ha visto un retroceso en las poblaciones de carrizo, debido principalmente a cambios en el nivel del agua, eutrofización e interferencias humanas, (Ostendorp, 1989), en Norteamérica se ha producido un notable incremento de la misma en los últimos 40 años (Hauber et al., 1991, Wijte & Gallager, 1996), fomentándose su estudio como una planta invasora (Galatowitsch et al., 1999).

En la actualidad *P. australis* sigue siendo objeto de estudio, aunque ahora más en relación con los procesos de depuración que realiza en determinados ambientes contaminados con metales pesados, el efecto que tiene el fósforo o el nitrógeno en su dispersión y crecimiento, o la tolerancia que presenta ante determinados tóxicos (Ranieri et al., 2013; Sung et al., 2013).

*Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steudel, Nomencl. Bot., ed 2, 2: 324 (1841)

*Arundo australis* Cav.

*Phragmites communis* Trin.

Familia *Gramineae* (Gramíneas).

Nombre común: Carrizo (Fig.1.3.2.1)

Planta perenne, con rizomas largos, leñosos, cubiertos por escamas coriáceas. Tallos de hasta 4 m de altura y de hasta 2 cm de diámetro, generalmente simples; ocasionalmente con tallos decumbentes que enraízan en los nudos y producen nuevos vástagos aéreos. Hojas de hasta 50 x 3.5 cm, con limbo plano, canaliculado, glabras, con el margen ligeramente dirigido hacia arriba y escábrido, más o menos glaucas. Inflorescencia en panícula de 10 a 30 cm, laxa, de ovoidea a oblongoidea, con ramas erectas, pardo violácea. Pedúnculos de las espiguillas dirigidos hacia arriba y



escábridos. Espiguillas de 9 – 13 mm. Glumas glabras, la inferior de 3,5 – 5 mm, ovado lanceolada; la superior de 4 - 8 mm, lanceolada, con 1 – 3 nervios. Lema de la flor inferior de cada espiguilla de 7 – 11 mm, dos veces más larga que la gluma superior. Pálea de la flor inferior de cada espiguilla de 2.5 – 3 mm. Florece de agosto a febrero (en La Mancha, generalmente de agosto a septiembre).

Bajo tierra, la planta del carrizo está compuesta por raíces, brotes y unos tallos subterráneos, horizontales y verticales, llamados rizomas, de los que luego emergerán los tallos aéreos. De los rizomas, penden las raíces. Un brote situado cerca de la base de un rizoma vertical del año precedente se desarrolla al final del verano, dando lugar a un rizoma horizontal que crece en la misma dirección de su predecesor. Tras elongarse un metro o más, el brote del rizoma se dobla hacia arriba y queda quiescente cerca de la superficie hasta la primavera siguiente cuando da lugar a un tallo aéreo que puede florecer. Si este tallo crece sin problemas, entonces es probable que haya un segundo tallo. Luego el ciclo se repite. Algunos brotes crecen al final del verano desde los 20 cm superiores del rizoma vertical del primer año, formando una segunda generación de tallos más cortos y delgados, pero que tienen menos probabilidades de florecer. También puede formarse un segundo rizoma horizontal, aunque se desarrolle en una dirección distinta. Al tercer año, el sistema vertical de rizomas puede sustentar tallos menores, pero mas numerosos (Haslam, 1969). Los rizomas llegan a vivir hasta 6 años.

Los rizomas horizontales y verticales y los tallos aéreos pueden proceder de cualquier brote lateral. Los brotes laterales de los rizomas horizontales darán lugar a rizomas horizontales o verticales, mientras que los de los rizomas verticales pueden formar rizomas horizontales, verticales o, incluso, tallos aéreos. Los rizomas horizontales generan normalmente rizomas verticales. Los rizomas horizontales son los más anchos, procedan de la estructura que procedan. Los rizomas verticales ramificados y los tallos aéreos son generalmente más estrechos que aquellos de los que provienen. La proporción relativa de cada tipo de rizoma varía, dependiendo de las características del hábitat (Hürlimann, 1951). Los acúmulos de rizomas vivos pueden alcanzar el metro de profundidad (Björk, 1967), dependiendo de la inundación y del tipo de suelo, y pueden llegar a ser extraordinariamente densos (Rodewald–Rudescu, 1974). El crecimiento anual de los rizomas alcanza los 4 metros en condiciones favorables (Haslam, 1972).



**Figura 1.3.2.1.** *Phragmites australis*. a) aspecto, b) tallo con hojas, c) inflorescencia, d) vaina de la hoja y lígula, e) espiguilla (Cirujano & Medina, 2002).

Las raíces sobre los rizomas horizontales son escasas. Muchos nodos no llevan ninguna o dos, de 2–4 mm de ancho, sobresaliendo de la parte inferior del rizoma y creciendo hacia abajo hasta 10–30 cm. También puede emerger un segundo

sistema radicular hacia arriba, que es más corto, delgado y se sitúa en posición oblicua. Las raíces también pueden originarse en los rizomas verticales y en los tallos.

Otra estructura muy característica del carrizo, esta vez aérea, son los tallos rastreros o estolones, los cuales llegan a superar los 10 m de longitud y de los cuales salen hojas mas pequeñas que las de los tallos aéreos. Viven durante 1–3 estaciones del año.

Planta de distribución cosmopolita, que coloniza cursos de agua, lagunas y lugares húmedos, en aguas desde dulces hasta salobres, pero siempre con cierto contenido de calcio.

En la Península Ibérica se distinguen dos subespecies, la típica a la que corresponde la descripción anterior y la subsp. *chrysanthus* (Mabille) Kerguelén, de mayor tamaño (hasta 6 m), a veces con el tallo dividido, panícula anchamente ovoidea, pardo–amarillenta, cuya distribución parece estar restringida a los ambientes litorales en los que la temperatura media es mayor y el riesgo de heladas está restringido a un par de días.

### 1.4. Algunos conceptos de producción y carbono

Odum (1956) unió los conceptos del ciclo del C y del flujo de energía, poniendo de manifiesto que los ecosistemas acumulan carbono cuando la tasa de asimilación o producción primaria (*GPP*) es mayor que la tasa de emisión o tasa de respiración (*ER*), esto es, cuando el cociente  $GPP/ER$  es mayor que 1 (siendo el ecosistema autotrófico), y emiten carbono cuando el cociente  $GPP/ER$  es menor que la unidad (ecosistema heterotrófico).

La producción neta del ecosistema (*NEP*) fue definida inicialmente por Woodwell & Whittaker (1986) de dos formas:

- Como la diferencia entre el nivel fotosintético del ecosistema (*GPP*) y la perdida de  $CO_2$ -C por parte de la respiración del ecosistema (*ER*)
- Como la tasa neta de acumulación de C en los ecosistemas

Dichos autores desarrollaron su concepto de *NEP* en el contexto de un bosque de 50-60 años de antigüedad, en el que podía asumirse que la ganancia fotosintética y la respiración eran los flujos dominantes responsables de la acumulación de C. Sin

## 1. INTRODUCCIÓN

---

embargo, cuando el concepto de *NEP* se aplica a un contexto más amplio a nivel de ecosistema, o en diferentes escalas temporales, con sustancias volátiles, disueltas, deposición de materia orgánica o inorgánica, etc., cobran importancia otros flujos aparte de *GPP* y *ER*. Incluso, el balance entre *GPP* y *ER* no sería, generalmente, igual a la tasa de acumulación de C por parte del ecosistema, lo cual ha generado muchas discusiones entre la comunidad científica.

Chapin et al. (2006) apoyan la sugerencia de Lovett et al. (2006) para que *NEP* sea definido como la diferencia entre *GPP* y *ER*. Definiéndola de esta forma, *NEP* es conceptualmente simple y análoga a al término producción primaria neta (*NPP*)

$$\text{Producción primaria neta (NPP) =} \\ \text{Fotosíntesis - Respiración de los productores primarios}$$

Nosotros vamos a utilizar los siguientes términos en castellano, análogos a los nombrados hasta ahora, pero que dan una idea más precisa del significado de cada uno de los términos utilizados. Así, por un lado, hablamos de la tasa fotosintética neta (*A*) refiriéndonos a la cantidad de CO<sub>2</sub> que intercambia la planta con la atmósfera en un momento dado. Este valor puede ser positivo (si la planta fotosintetiza, normalmente en período diurno) o negativo (si la planta respira, si hacemos la medida en período nocturno). La cantidad de CO<sub>2</sub> que la planta capta a lo largo de un día, mes o año (integración temporal de *A*) es lo que denominamos tasa de acumulación de CO<sub>2</sub> por parte de la planta (*TAC*). Por otro lado, la emisión de CO<sub>2</sub> por parte del suelo, lo llamamos tasa de respiración (*TR*), incluyéndose en esta última la respiración debida a raíces, la respiración debida a la fauna bacteriana del suelo y a los procesos químicos ocurridos en él. Llamamos tasa neta del ecosistema (*TNF*) a la diferencia entre *TAC* y *TR*.

$$TNF = TAC - TR \quad (1.4.1)$$

Ésta será positiva si el ecosistema acumula carbono (actúa como sumidero de carbono) siendo mayor la *TAC* que la *TR*, y negativa si actúa como una fuente emisora de carbono hacia la atmósfera (*TAC* menor que *TR*).

Comparando nuestra nomenclatura con la de Chapin et al. (2006), nuestro término *TNF* sería el equivalente a su producción primaria neta (*NPP*), la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, equivaldría al término (*GPP*) y la tasa de respiración (*TR*) al *ER*.

### 1.5. El cambio global

En los últimos años, los términos calentamiento global, cambio global y cambio climático son citados en diferentes contextos y utilizados de forma indistinta (Matesanz et al., 2010), generando gran controversia (Kutílek, 2011).

El calentamiento global se debe al aumento de concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, junto con el de otros gases de efecto invernadero, incrementando la temperatura media global en 0,76 °C desde 1850, y del que se espera que continuará ascendiendo entre 1,8-4,0 °C hasta finales del siglo XXI (IPCC, 2007). El actual incremento de la temperatura en superficie a nivel global en los últimos 150 años ha causado una gran preocupación por su impacto sobre el ambiente de la Tierra. La escala del impacto puede ser global, como el observado en el aumento del nivel del mar debido a los deshielos generalizados, o puede ser localizado, como la presencia de temperaturas o precipitaciones extremas. El cambio en el clima global está desarrollándose debido a complejos mecanismos acontecidos entre la atmósfera, el océano y la tierra. CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> y N<sub>2</sub>O son los principales gases que están contribuyendo al incremento del calentamiento global (Witkamp, 1966; Lloyd & Taylor, 1994; Bubier & Moore, 1994).

Los aumentos en la abundancia atmosférica de estos gases se relacionan significativamente con la intensificación de actividades antropogénicas desde la industrialización (IPCC, 2001). Entre las predicciones se espera que los regímenes de precipitación globales y regionales varíen, con precipitaciones extremas cada vez más frecuentes (Dore, 2005; Groisman et al., 2005). Dado el efecto de la temperatura y la disponibilidad de agua en el suelo en el crecimiento de la planta y la producción primaria neta (*NPP*), los cambios en la superficie terráquea y en los regímenes de precipitación podrían impactar profundamente sobre el ciclo de carbono y en su acumulación, lo que a su vez afectaría al cambio climático global (Niu et al., 2007).

Se asume que los ecosistemas terrestres pueden actuar como una fuente neta de liberación de C bajo escenarios de calentamiento global, debido a las cada vez más altas temperaturas, lo que hace a los ecosistemas más sensibles, aumentando en éstos

## 1. INTRODUCCIÓN

---

la liberación de C (respiración auto y heterotrófica) con respecto a la acumulación de C (fotosíntesis de las plantas, crecimiento de las mismas, *NPP*; Oechel et al., 1993; Kirschbaum, 1995; Illeris et al., 2004).

Sin embargo, esta aseveración ha sido extensamente discutida, en parte debido a la variabilidad de respuestas intra-ecosistema e intra-interanual (Smith & Shugart, 1993; Peñuelas et al., 2004; Corradi et al., 2005). Los cambios en las precipitaciones pueden tener un efecto más notable en los flujos de C en los ecosistemas que el efecto singular del aumento de CO<sub>2</sub> y temperatura (Weltzin et al., 2003; Potts et al., 2006), ya que la disponibilidad de agua domina el impacto sobre el crecimiento de las plantas y la producción neta del ecosistema (Fang et al., 2001; Weltzin et al., 2003). La temperatura elevada puede estimular la evaporación y la transpiración de la planta, llevando a un incremento en la pérdida de agua por parte del suelo (Harte et al., 1995; Wan et al., 2002). Si no hay un incremento de la humedad del suelo, la escasa disponibilidad de agua por parte del suelo, asociada al calentamiento global, incrementará las limitaciones de agua en sistemas áridos y semiáridos.

En los últimos tiempos, una comunidad cada vez más extensa de científicos y políticos se ha interesado por el conocimiento de los factores que controlan el ciclo del C, debido a que se tiene más certeza de que los controles de la absorción, el secuestro y la liberación de carbono por los ecosistemas influyen mucho en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico afectando a su capacidad para absorberlo y, por lo tanto, a las dinámicas del cambio climático global (Woodwell & Mackenzie, 1995; Prentice et al., 2001; Fung et al., 2005). Como parte del protocolo de Kyoto firmado en la convención de las Naciones Unidas sobre cambio climático, los países deben potenciar el uso de los ecosistemas como almacenes de C, lo cual sería una de las maneras de reducir la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> producida por las emisiones de C debidas a la quema de combustibles fósiles. Los países adscritos a este protocolo deben aunar economía y política para mejorar el conocimiento de los controles sobre las salidas y las entradas de C desde los ecosistemas.

### **1.6. Los humedales y el cambio global**

En el ciclo del carbono en la Biosfera, la materia orgánica acumulada en los suelos y los sedimentos de humedales determina que éstos actúen como sumideros

netos de carbono, acumulando el CO<sub>2</sub> desde la atmósfera. Aunque los humedales ocupan entre un 4 y un 6 % de la superficie terráquea (~530-570 Mha), acumulan una cantidad sustancial de carbono (Gorham, 1991). Sin embargo, la cantidad de carbono acumulado en los humedales sólo puede ser estimada dentro de un gran rango de incertidumbre. Gorham (1991), por ejemplo, estima que los humedales contienen de 250-535 Gt C, lo que corresponde a un 20-25% de la cantidad de carbono orgánico global.

Estos ecosistemas acumulan carbono debido a que su tasa de producción primaria excede a la tasa de descomposición anual y a la respiración (Clymo, 1983). Pero este balance puede modificarse, convirtiendo los humedales en fuentes de carbono a la atmósfera en lugar de sumideros debido al incremento de la tasa de emisión de CO<sub>2</sub> (Gorham, 1991; Francez & Vasander, 1995). Las temperaturas del aire y del suelo y la calidad de los sustratos orgánicos del mismo son los principales controles de la emisión de CO<sub>2</sub> en un humedal (Bridgham et al., 1995). Las altas concentraciones de materia orgánica lábil pueden producir incrementos en la tasa de mineralización, mientras que las altas concentraciones de materia orgánica recalcitrante disminuyen la tasa de mineralización (Hogg et al., 1992; Updegraff et al., 1995).

Aunque los cambios en el clima desde la última glaciación han provocado la variación de las tasas de almacenamiento de carbono en los humedales (Clymo, 1983), durante los dos últimos siglos la alteración humana ha modificado el balance de carbono en los humedales de forma más intensa. A lo largo de extensas áreas en climas templados, muchos humedales han sido drenados artificialmente, lo que ha acelerado la oxidación del carbono acumulado y su liberación a la atmósfera en forma de CO<sub>2</sub>. En el norte de Europa la materia orgánica de muchos humedales ha sido recogida y utilizada como combustible. El depósito total de carbono antes de todas estas modificaciones antrópicas fue estimado en 135 millones de toneladas métricas (Mt) a<sup>-1</sup> por Armentano (1980) y en 220 Mt a<sup>-1</sup> por Bramryd (1980), basándose ambos en generalizaciones globales de las propiedades del suelo en los humedales. Ninguno de los dos autores trata las diferencias entre los humedales a nivel regional, los efectos en las variaciones históricas o las modificaciones en la intensidad de los drenajes. La conversión de los humedales en zonas agrícolas ha producido una pérdida de 240Tg (Huang et al., 2010). Todavía hay una gran variabilidad en las estimaciones para poder concluir si los humedales se comportan como fuente o sumidero de carbono.

## 1. INTRODUCCIÓN

---

Debido a la variabilidad espacial y temporal de la emisión de los gases observada en los distintos estudios es, a menudo, difícil realizar estimaciones regionales basadas en los intercambios registrados mediante medidas locales (Whalen & Reeburgh, 2000). Hasta la fecha, muchos estudios no sólo han descubierto que sistemas diferentes actúan como fuentes o sumideros de CO<sub>2</sub>, sino que también algunos ecosistemas individuales pueden actuar como fuentes o sumideros en años sucesivos (Shurpali et al., 1995; Oechel et al., 1998; Griffis et al., 2000; Lloyd et al., 2001). La liberación de CO<sub>2</sub> a la atmósfera está controlada por reacciones redox y patrones de vegetación, que influyen en la difusividad de los gases dentro de la columna de agua y suelo y en la oxidación potencial del metano (Whiting & Chanton, 1993; Bubier et al., 1995). Como resultado, las tasas de estos procesos biogeoquímicos dependen unas de otras, haciendo difícil su predicción en las condiciones ambientales habituales (Moore et al., 1998; Bellisario et al., 1999) por la interacción entre producción, consumo, almacenamiento y transporte de gases.

Como consecuencia del cambio climático y del incremento del reconocimiento de la importancia del papel que juegan los suelos ahora y en el futuro, se están realizando más esfuerzos para mejorar las estimaciones de las emisiones de CO<sub>2</sub> y su relación con factores ambientales (Rey et al., 2002). Sin embargo, los procesos ocurridos en suelos de ecosistemas sometidos a inundación, sobre todo en clima mediterráneo, están recibiendo mucha menos atención (Raich & Schlesinger, 1992; West et al., 1994; Raich & Potter, 1995). Aunque estos ecosistemas puedan no ser relevantes en términos de la cantidad de C que acumulan, ocupan la tercera parte de la superficie terrestre (Emanuel et al., 1985) y son claramente muy vulnerables al cambio climático (West et al., 1994).

Los humedales que no han sufrido perturbaciones a menudo funcionan como activos sumideros de carbono. Por lo tanto, se hace necesario un mejor conocimiento de los mecanismos responsables de las grandes fluctuaciones acontecidas a lo largo de los periodos interglaciares.





---

## **CAPÍTULO 2.**

**PLAN DE LA TESIS  
DOCTORAL**

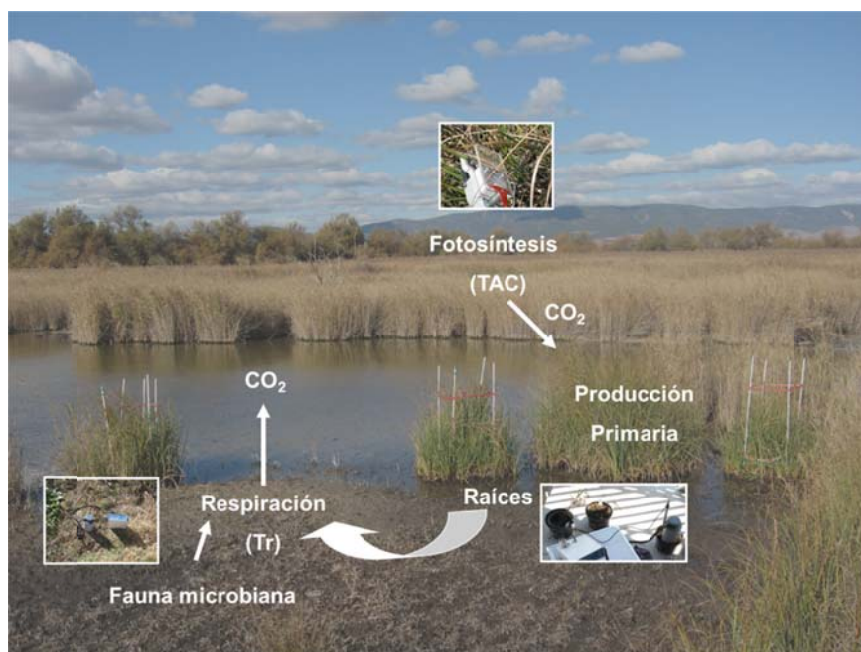


En el Apartado 1.1 de la Introducción hemos comentado que se ha producido en los últimos años un descenso en la superficie inundada de los humedales debido a las modificaciones, en la mayoría de los casos, de origen humano. Estas perturbaciones han producido en el mejor de los casos que se reduzca o incluso desaparezca la estacionalidad dentro del ciclo del agua de un humedal. Ya no varía su nivel de agua según la época del año, disminuyendo éste en el verano. En algunos casos, como es la zona de estudio que nos ocupa y de la que hablaremos más extensamente en el capítulo siguiente, se producen períodos de sequía prolongados (en nuestro caso 5 años) sin que haya alternancia con períodos de inundación. **En esta tesis vamos a estudiar la respuesta de las plantas ante el estrés de la sequía.**

Vamos a analizar en este caso, no las respuestas inmediatas que se producen en las plantas ante un estrés hídrico puntual, como el que se puede generar en un invernadero, o ante un período de meses (estación seca), sino tras un período prologado de cinco años, durante el cual las plantas objeto de nuestro estudio se han visto sometidas a la sequía. Veremos los cambios fisiológicos producidos en ellas con respecto a unas plantas-control que no han estado sometidas a ese estrés.

En primer lugar elegimos dos zonas dentro del Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (PNTD), lugar donde queríamos realizar el experimento debido a su representatividad como humedal, que cumplieran una serie de requisitos: necesitábamos una zona que no estuviera sometida al efecto de la sequía y otra que sí. Además, en ambas zonas deberían estar presentes las dos especies sobre las que queríamos realizar el estudio: *Cladium mariscus* y *Phragmites australis*. Éstas son las dos especies más representativas del PNTD, como comentaremos más en detalle en apartados sucesivos.

Además, ya hemos comentado anteriormente, la importancia que tiene la vegetación de un humedal en el ciclo del carbono, favoreciendo la captación del mismo por parte del ecosistema. También **veremos el efecto que produce la sequía sobre el ciclo del carbono (Fig. 2.1), ya que las respuestas producidas en las plantas ante ese estrés engloban cambios en los procesos fisiológicos que regulan la captación de carbono (crecimiento y fotosíntesis) y su emisión (respiración por parte de las raíces).**



**Figura 2.1.** Diagrama esquemático de los principales componentes del ciclo de CO<sub>2</sub> estudiados en la tesis.

Para estudiar esos dos objetivos principales, planteamos varios estudios:

Planteamos una serie de medidas morfológicas y de biomasa. **Esto nos permitirá distinguir entre los posibles efectos morfológicos que ejerza la sequía en las dos poblaciones.**

Además de estas medidas, realizaremos otras sobre la fotosíntesis en cada una de las plantas. **Las diferencias entre las distintas tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> por parte de las plantas, distinguiendo entre zonas, nos permitirán estudiar los cambios fisiológicos producidos a causa de la sequía.**

La ausencia o presencia de agua en el suelo afecta a la tasa de respiración del mismo (Armentano, 1980). En ambas zonas elegimos dos áreas de suelo desnudo en los que realizaremos medidas de la tasa de respiración del suelo. **El estudio de las diferencias entre las tasas de respiración del suelo en ambas condiciones nos proporcionará información para estimar el efecto que tiene la sequía en la tasa de respiración de los sedimentos.**

Durante ambos experimentos, además de las medidas de fotosíntesis y respiración, también registraremos los factores ambientales que regulan ambos

procesos. Dicho registro nos ayudará a **estudiar cómo los factores ambientales regulan ambos procesos en condiciones de estrés hídrico prolongado.**

Con los datos de tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y respiración, **calcularemos el balance neto de carbono para ambas zonas**, determinando si el humedal actúa como fuente o sumidero de carbono en cada escenario. En el caso de que hubiera diferencias entre la zona seca y la zona inundada, esto nos permitiría suponer el posible comportamiento del humedal si se quedara seco de forma prolongada, o si una de las dos poblaciones vegetales desapareciera, lo cual **nos permitiría realizar una predicción sobre el comportamiento del ecosistema en el futuro en el supuesto de que la sequía fuera permanente.** Para completar este aspecto hemos realizado un experimento en invernadero plantando macetas con las dos especies vegetales y un control con suelo desnudo, midiendo la tasa de respiración en las diferentes macetas. Con ello, podremos **distinguir entre la respiración debida a la raíz y los rizomas y la respiración debida a la flora microbiana y la fauna del suelo.**

Finalmente, todos estos experimentos nos ayudarán a **estudiar las diferencias que existan en el comportamiento fisiológico y ecológico de ambas plantas.**

## 2. PLAN DE LA TESIS DOCTORAL

---



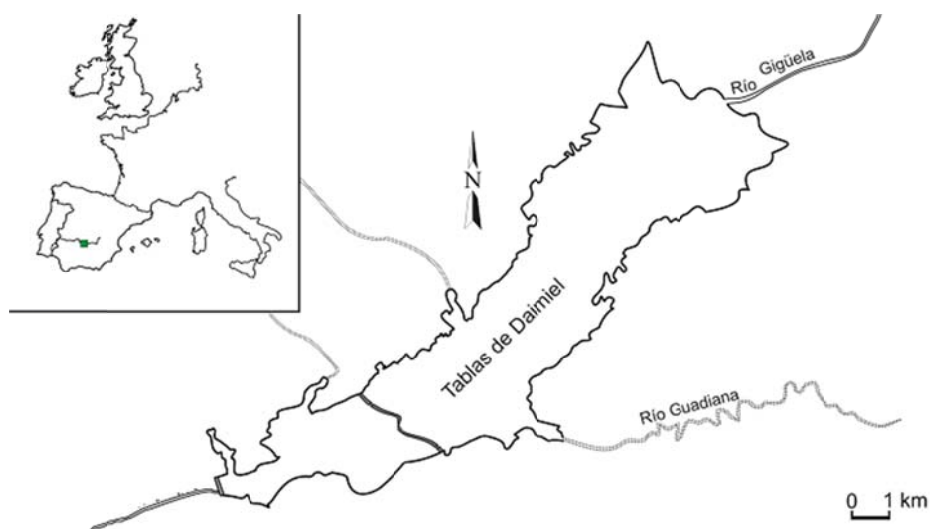
---

**CAPÍTULO 3**  
**LUGAR DE ESTUDIO**





Este estudio se ha realizado en el Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (*PNTD*, de aquí en adelante), uno de los últimos representantes de las denominadas llanuras de inundación asociadas a cursos fluviales existentes en Europa (Fig. 3.1). Se trata de un humedal semiárido, situado en la Llanura Manchega de Ciudad Real, en la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha (39° N, 3° W, a 606 m de altitud).



**Figura 3.1.** Parque Nacional de las Tablas de Daimiel.

Fue declarado Parque Nacional en 1973 para prevenir la degradación que ya entonces le afectaba por efecto de la desecación del área inundada cuyo objetivo era luchar contra el paludismo y crear tierras agrícolas. El Parque está incluido en la lista de Zonas Húmedas de Importancia Internacional del Convenio Ramsar desde 1982, debido a su valor ecológico y, en concreto, por la presencia de especies vulnerables, en peligro o comunidades ecológicas amenazadas. Además, es un espacio designado como Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA) por la Directiva Europea desde 1979.

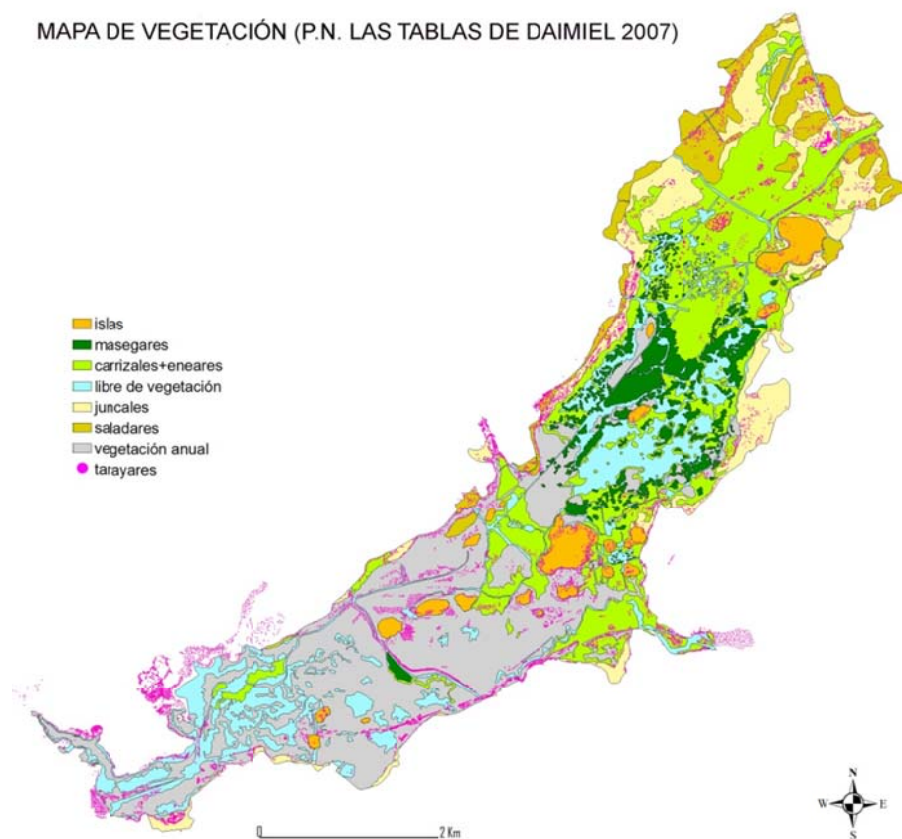
El humedal está formado por una serie de islas y zonas de aguas libres (Fig. 3.2), someras e interconectadas cuando la inundación lo permite (Sánchez-Carrillo & Álvarez-Cobelas, 2010). En las últimas décadas, la extensión inundable máxima del humedal comprende unos 16 km<sup>2</sup>, con una profundidad media de 0,9 m, dentro de una cuenca fundamentalmente agrícola de 15.000 km<sup>2</sup>, localizada en buena parte sobre el

### 3. LUGAR DE ESTUDIO

---

sobreexplotado acuífero 4.04, con áreas de contacto con otros acuíferos vecinos. El PNTD ha estado sometido a períodos secos y períodos húmedos, los cuales van acorde al promedio de precipitación anual y se ven reflejados en el área inundada.

Aunque la vegetación emergente es bastante rica, contándose 21 especies, dos de ellas (*Cladium mariscus*, la masiega, y *Phragmites australis*, el carrizo) han supuesto históricamente más del 90% de la cobertura vegetal del humedal (Fig. 3.2).

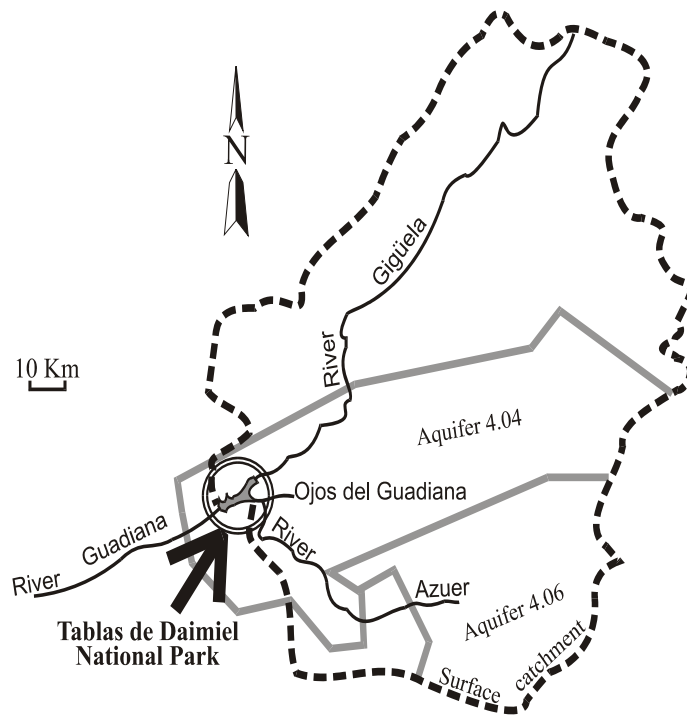


**Figura 3.2.** Distribución de la vegetación principal en el PNTD (cedido por el Dr. Santos Cirujano, Real Jardín Botánico de Madrid).

En cuanto a los macrófitos sumergidos, sus comunidades se caracterizan por la presencia de carófitos (*Chara hispida*, *Ch. vulgaris*, *Ch. canescens*) en las zonas más transparentes y *Ceratophyllum submersum* en las que tienen un mayor grado de

turbidez (Cirujano et al., 2010). Sobre esta matriz y sus interacciones, reposan otras comunidades valiosas, pero menos abundantes y de menor influencia sobre el funcionamiento de este ecosistema, como son los vertebrados (aves, peces...).

Hasta 1986, el humedal era el resultado del desbordamiento de dos ríos: el Gigüela al nordeste y el Guadiana al este, así como del afloramiento de las aguas del acuífero 4.04 (Fig. 3.3). Además, los diques de 14 molinos de agua contribuían a cambiar las condiciones fluviales hacia un ambiente más lacustre. El paisaje de Las Tablas era casi único en Europa, estando sujeto a la inundación superficial y a la descarga de aguas subterráneas (Álvarez-Cobelas & Cirujano, 1996).



**Figura 3.3.** Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel englobado dentro del acuífero al que pertenece (Sánchez-Carrillo et al. 2004).

Desde 1986 ya no existe aportación natural de aguas subterráneas por la sobreexplotación del acuífero, recibiendo la mayor parte de las cargas hídricas por vía superficial a través del río Gigüela, a menudo como consecuencia de un trasvase desde la cuenca del Tajo o gracias a la explotación de pozos que aportan aguas salinizadas (Álvarez-Cobelas & Cirujano, 1996; Álvarez-Cobelas et al., 2010). Desde el punto de

### 3. LUGAR DE ESTUDIO

---

vista de la salinidad, el sistema acuático de *PNTD* fue catalogado como subsalino-hiposalino (Cirujano, 1990), basado en la clasificación de Hammer (1986), mientras que en la actualidad se clasificaría como hiposalino, ya que, por estar alimentado débilmente por un trasvase y sobre todo por agua proveniente de pozos, el sistema se caracteriza por su elevada conductividad (Sanchez-Carrillo & Álvarez-Cobelas, 2010).

Podemos comprobar que aunque la temperatura media del aire en *PNTD* en el año 2008 (Fig. 3.4) era de  $13,8 \pm 6,9$  °C, similar a la media obtenida de 1900 a 1994 (14,1 °C), esta variable no se diferencia de las medidas realizadas en los años de 1980 a 1994 (14,7 °C, Álvarez-Cobelas & Verdugo, 1996).

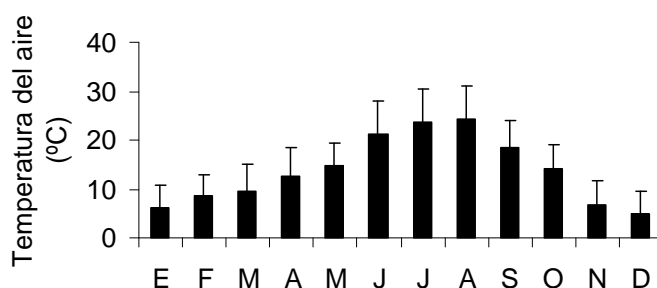


Figura 3.4. Temperatura media mensual en el *PNTD* durante el año 2008.

La pluviosidad medida para los primeros noventa años del siglo XX fue de 412 mm anuales de media, y más concretamente para el período de 1980 a 1994, en el que se vivió otro ciclo de sequía, fueron 371 mm anuales (Álvarez-Cobelas & Verdugo, 1996); sin embargo, para el período que ahora se estudia, la media fue de 35 mm (Fig. 3.5).

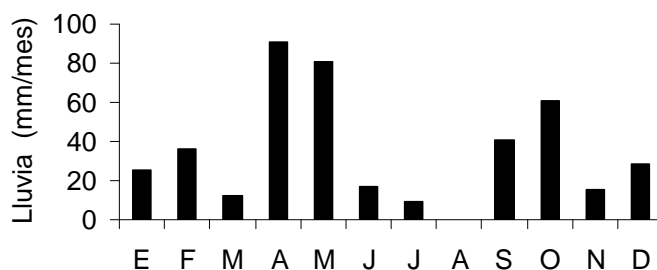
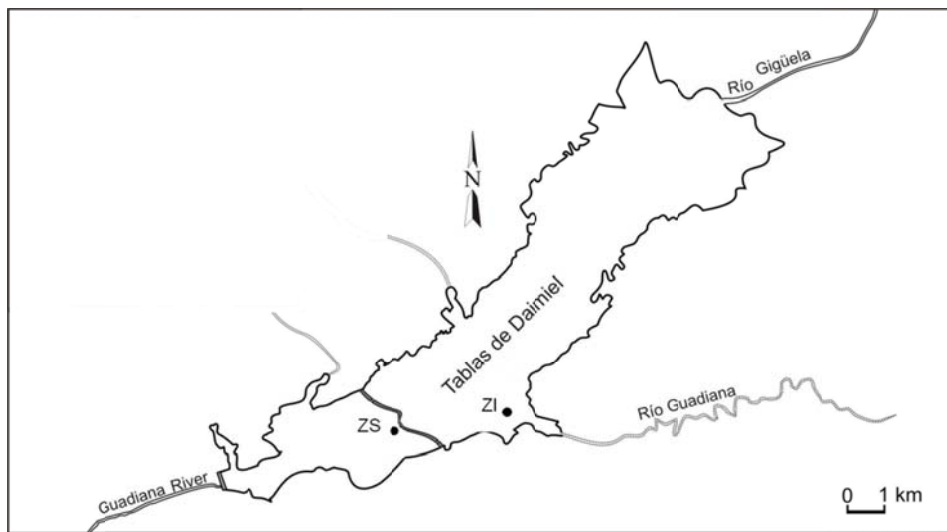


Figura 3.5. Precipitación mensual en el *PNTD* durante el año de nuestro estudio (2008).

Los experimentos reflejados en esta tesis coincidieron con la sequía más prolongada que ha sufrido el *PNTD* que permanecía seco desde el año 2003. Esto provocó el desarrollo de vegetación terrestre que hasta entonces no había aparecido en el Parque en esas densidades, e incrementó el descenso de las poblaciones propias de este ecosistema. Durante los años que incluye este estudio el área de inundación fluctuó entre 0,2 y 4 km<sup>2</sup>.

### 3.1. Características de las zonas de muestreo

Las dos zonas elegidas para la realización de este estudio son claramente distinguibles entre sí, tanto por el tipo de sedimentos que existe en cada una de ellas, los cuales le dan unas características químicas específicas, como por la presencia o ausencia de agua (Fig. 3.1.1).



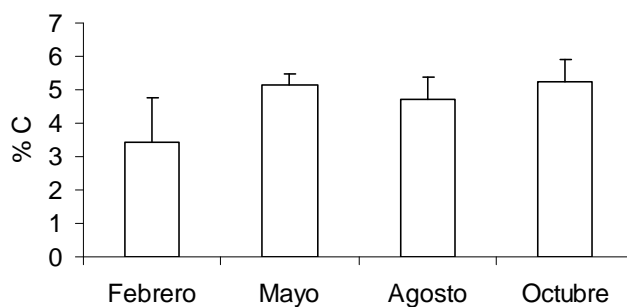
**Figura 3.1.1.** Zonas elegidas como puntos de muestreo, Entradilla (zona inundada, ZI) y Morenillo (zona seca, ZS).

La Entradilla (ZI) está situada en la parte central del humedal. Durante los años que duró este estudio, debido a ser ésta una de las zonas más representativas del Parque, el órgano gestor del *PNTD* mantuvo inundada esta zona de forma artificial con una profundidad entre 0,5 – 1 m con agua proveniente de un pozo próximo. Esta acción mantuvo un área inundada de 0,1 km<sup>2</sup> de forma permanente, e incrementó la

### 3. LUGAR DE ESTUDIO

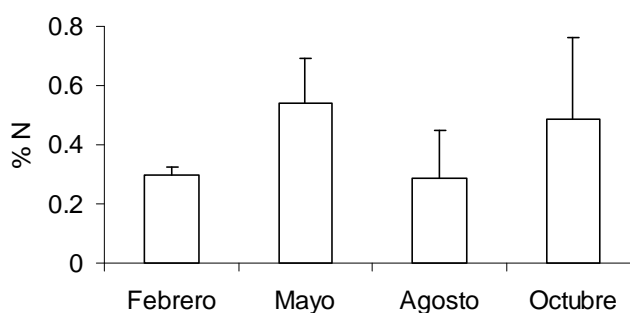
---

salinización de la zona. El porcentaje medio de carbono en los suelos a lo largo del año 2008 en esta zona es de  $4,72 \pm 0,83\%$  observándose un aumento desde 3,41 a 5,22% (Fig. 3.1.2).



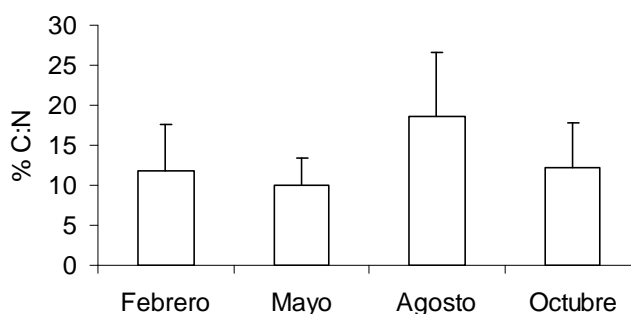
**Figura 3.1.2.** Evolución del porcentaje de carbono en los suelos de la zona inundada durante el 2008 (media  $\pm$  DE).

En la composición del nitrógeno edáfico no observamos ninguna pauta clara (Fig. 3.1.3), pues se produjo un aumento en el mes de mayo llegando a  $0,54 \pm 0,15\%$ , momento en el que encontramos el máximo de nitrógeno, para luego descender en verano y sufrir de nuevo un aumento en el mes de octubre ( $0,49 \pm 0,27\%$ ). La media de nitrógeno en esta zona es de  $0,40 \pm 0,13\%$ .



**Figura 3.1.3.** Evolución del porcentaje de nitrógeno en los suelos de la zona inundada durante el 2008 (media  $\pm$  DE).

El cociente de C:N (Fig. 3.1.4) muestra un máximo en el mes de agosto ( $18,60 \pm 7,96\%$ ), manteniéndose prácticamente invariable el resto del año. La media del cociente C:N en esta zona es de  $13,15 \pm 3,77\%$ .



**Figura 3.1.4.** Evolución del porcentaje de C:N en los suelos de la zona inundada durante el 2008 (media  $\pm$  DE).

La composición físico-química del suelo de esta zona se detalla en la tabla 3.1.1. Encontramos un máximo en la concentración de  $P_2O_5$ , K, Na, y Mg en el mes de agosto, siendo en el mes de febrero el Ca. El pH medio de la zona es de  $7,7 \pm 0,2$  y la conductividad eléctrica (C.E.)  $2941,3 \pm 461,0$   $\mu S/cm$ .

| Mes | $P_2O_5$<br>(mg/100g) | K<br>(mg/100g) | Ca<br>(mg/100g) | Na<br>(mg/100g) | Mg<br>(mg/100g) | pH   | C.E<br>( $\mu S/cm$ ) |
|-----|-----------------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------|-----------------------|
| F   | 8,7                   | 17,5           | 1246,0          | 52,2            | 105             | 7,87 | 3405                  |
| M   | 5,8                   | 14,3           | 731,4           | 12,6            | 43,1            | 7,60 | 2560                  |
| A   | 12,8                  | 31,1           | 1078,3          | 67,5            | 113,6           | 7,50 | 3270                  |
| N   | 7,5                   | 23,4           | 911,9           | 21,8            | 59,4            | 7,77 | 2530                  |

**Tabla 3.1.1.** Valores de variables físico-químicas del suelo en la zona inundada durante el 2008.

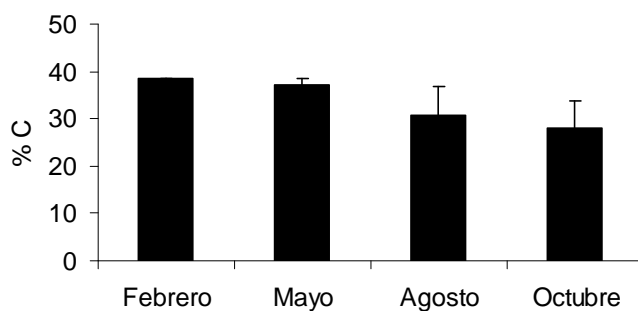
La segunda zona, llamada Morenillo (ZS), está próxima a un sistema hidráulico semipermeable que divide el tablazo central en dos. Se construyó en 1986 para paliar el efecto de la desecación que se estaba dando en el *PNTD*, intentando mantener una tabla de agua en la parte superior del Parque. Esto hace que la inundación de la zona pueda fluctuar, dependiendo de la cantidad de agua que exista en la parte superior del *PNTD*. Sin embargo, durante la realización de este estudio estuvo permanentemente seca desde 2003.

En esta zona se ha encontrado un porcentaje de carbono en suelo entre un 38,5 y 28,0% (Fig. 3.1.6) desde febrero a octubre, produciéndose un descenso en la

### 3. LUGAR DE ESTUDIO

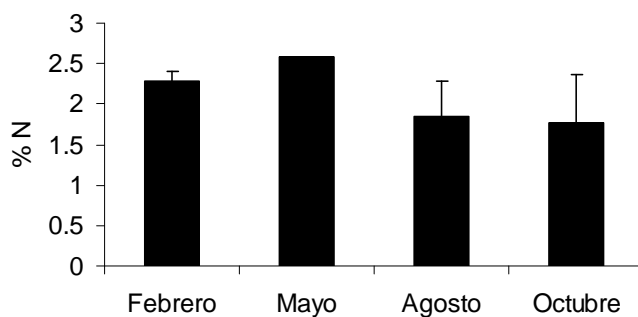
---

cantidad de carbono en el suelo a lo largo del año. La cantidad de carbono media de esta zona es de  $33,6 \pm 5,0\%$ .



**Figura 3.1.6.** Evolución del porcentaje de carbono en los suelos de la zona seca durante el 2008 (media  $\pm$  DE).

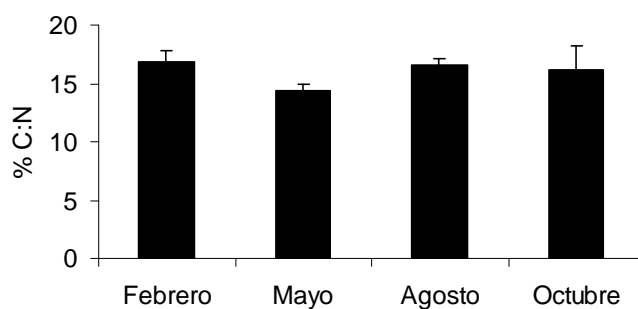
En el nitrógeno (Fig. 3.1.7) no vemos ninguna variación salvo un ligero ascenso en el mes de mayo ( $2,88 \pm 0,0\%$ ) para luego descender hasta finales de año. La media de nitrógeno a lo largo del año en esta zona es de  $2,13 \pm 0,38\%$ .



**Figura 3.1.7.** Evolución del porcentaje de nitrógeno en los suelos de la zona seca durante el 2008 (media  $\pm$  DE).

El cociente C:N (Fig. 3.1.8) permanece casi invariable salvo un pequeño descenso en el mes de mayo ( $14,37 \pm 0,55\%$ ). La media del cociente a lo largo del año es de  $16,01 \pm 1,14\%$ .





**Figura 3.1.8.** Evolución del porcentaje de nitrógeno en los suelos de la zona seca durante el 2008 (media  $\pm$  DE).

En esta zona las características físico-químico del suelo no presentan ninguna estacionalidad (Tabla 3.1.2), siendo encontrada la máxima concentración de  $P_2O_5$ , K, Ca, y Mg al principio de la temporada (mes de febrero). El pH medio de la zona es de  $7,0 \pm 0,0$ .

| Mes | $P_2O_5$<br>(mg/100g) | K<br>(mg/100g) | Ca<br>(mg/100g) | Na<br>(mg/100g) | Mg<br>(mg/100g) | pH   | C.E<br>( $\mu$ S/cm) |
|-----|-----------------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------|----------------------|
| F   | 16,0                  | 106,1          | 1570,3          | 14,6            | 211,1           | 6,99 | 1591                 |
| M   | 12,8                  | 45,2           | 1437,9          | 5,8             | 150,5           | 6,60 | 486                  |
| A   | 12,3                  | 37,3           | 1379,5          | 16,4            | 112,9           | 7,10 | 1804                 |
| N   | 8,3                   | 30,6           | 1487,9          | 9,4             | 101,6           | 7,31 | 2325                 |

**Tabla 3.1.2.** Valores de variables físico-químicos del suelo en la zona seca durante el 2008.

### 3. LUGAR DE ESTUDIO

---



---

## **CAPÍTULO 4.**

### **METODOLOGÍA**





## 4.1. Determinación de las respuestas fisiológicas de las dos especies vegetales ante la sequía

### 4.1.1 Cálculo de las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>

La fotosíntesis se midió en tres parcelas de masiega y tres de carrizo en cada una de las zonas (ZS y ZI). En cada una de las parcelas de masiega, se seleccionaron cinco hojas; en cada una de las cuales se midió la fotosíntesis con un equipo llamado *Infrared Gas Analyzer* (IRGA, ADC, modelo 225 MK3, Reino Unido). La medida de fotosíntesis en el carrizo se hizo del mismo modo: en cada una de las parcelas de carrizo, se eligieron tres tallos aéreos y en cada uno de ellos, tres hojas, en las cuales se realizaron las medidas con el IRGA. Todas estas medidas se tomaron siguiendo los métodos de Field et al. (1998). El equipo consta de una cámara (pinza) y de una consola principal, pero se suministra con varias pinzas que se colocan sobre la hoja en la que se quiere realizar la medida. Éstas difieren en el área de hoja que cubren; debiéndose elegir la pinza que mejor se adapte a nuestro tipo de hojas (alargadas y, según la época del año, estrechas; Fig. 4.1.1.1).



**Figura 4.1.1.1.** Ejemplo de medida en una hoja de carrizo (izquierda) y en una hoja de masiega (derecha) con el equipo IRGA.

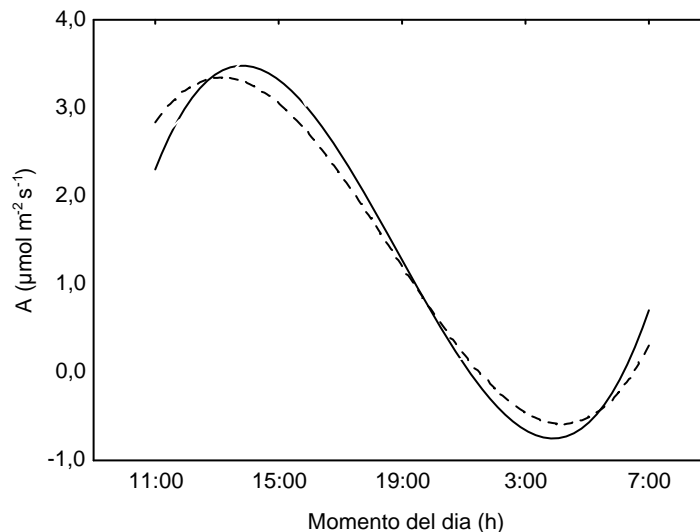
Una vez colocada la pinza sobre la hoja y una vez estabilizada la medida (tiempo inferior a 1 minuto), se tomaron 10 medidas consecutivas. La consola suministra una concentración de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O a la cámara, y el incremento o disminución de esa concentración es medido como flujo, aproximadamente cada 20

#### 4. METODOLOGÍA

---

segundos. La medida de fotosíntesis que ofrece el equipo es una tasa fotosintética neta ( $A$ , a partir de aquí). Un pequeño ventilador asegura que el gas se extienda uniformemente por toda la cámara. Además, también registra la medida de la temperatura de la hoja, la radiación fotosintéticamente activa ( $PAR$ ), la presión atmosférica, la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la transpiración ( $T$ ).

Durante el año 2007 se realizaron 4 medidas estacionales durante 24 horas a intervalos de 2 horas en cada una de las hojas seleccionadas, tanto de carrizo como de masiega en ambas zonas. Con esos datos, se determinó que la asimilación de carbono por parte de la planta durante la fotosíntesis en su ciclo diario seguía una pauta representable por una función polinómica de tercer orden. Utilizando modelos no lineales del programa STATISTICA 6.1 (Statsoft Inc., 1997) se determinó, para cada una de las parcelas en ambas zonas, la función que mejor explicaba el comportamiento diario de la fotosíntesis en ambas plantas (Fig. 4.1.1.2).

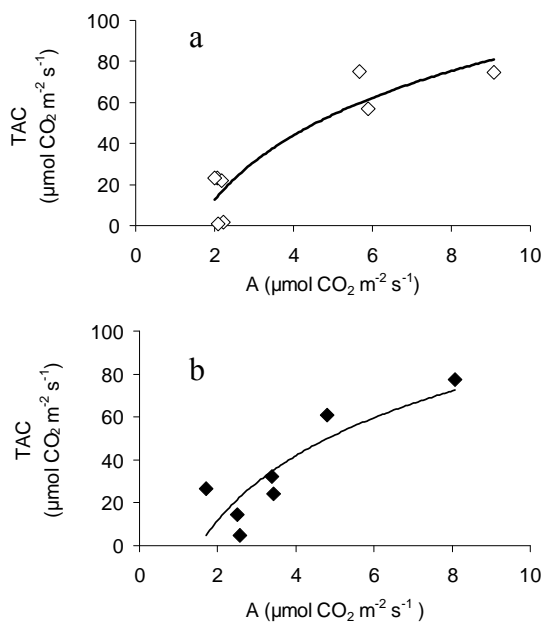


**Figura 4.1.1.2.** Ejemplo de una de las aproximaciones que estudian la variación de la tasa fotosintética neta ( $A$ ) durante un día. La línea continua representa la función a la que aproximamos nuestros datos, la línea discontinua la desviación que existe entre esta función y los datos reales obtenidos en campo.

Con el programa GRAPH 4.3 (Ivan Johansen, 2007), se determinó el flujo neto de la planta integrando esa función en el intervalo horario en el que se realizaban las medidas. Esto es, se calculó la asimilación diurna de  $\text{CO}_2$  que la planta hace durante ese día y restándole la emisión de  $\text{CO}_2$  efectuada durante el periodo nocturno,

estimando así la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> por parte de la planta (*TAC*, a partir de ahora).

Debido a diferentes problemas técnicos que surgieron con la utilización del equipo y al gran número de medidas que se debían realizar en las diferentes plantas y zonas en intervalos de tiempo muy cortos, se buscó una forma de realizar el muestreo que fuera más asequible. Estudiando el comportamiento de la planta durante el ciclo diario, se observó que existía una relación estadísticamente significativa entre la tasa fotosintética puntual máxima de un día (*A*) y el *TAC* de ese mismo día (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ), encontrando una relación logarítmica estadísticamente significativa para la zona inundada (Fig. 4.1.1.3a) y otra de iguales características para la zona seca (Fig. 4.1.1.3b) en la masiega.



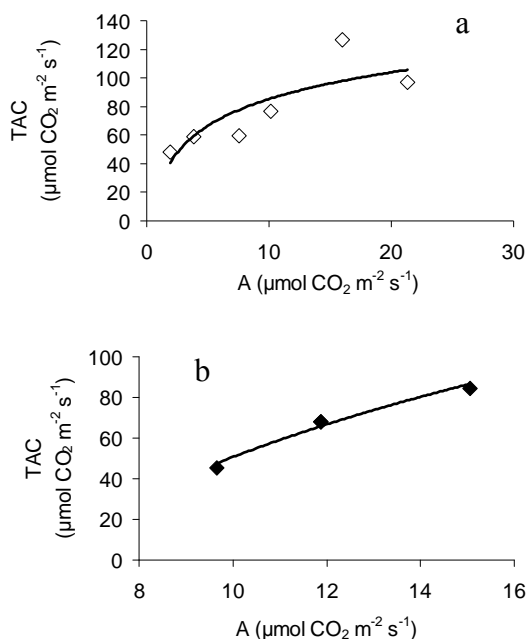
**Figura 4.1.1.3.** Relación entre la máxima tasa fotosintética (*A*) de un día y la tasa de asimilación de carbono (*TAC*) para ese mismo día en la zona inundada (a) y en la zona seca (b) para la masiega. (ZS:  $TAC = 43,52 \ln(A) - 18,38$ ;  $r^2 = 0,74$ ;  $p < 0,05$ ; ZI:  $TAC = 45,19 \ln(A) - 18,62$ ;  $r^2 = 0,85$ ;  $p < 0,05$ ).

A pesar de presentar pendientes muy similares, aparecen diferencias significativas entre la función que relaciona *A* con *TAC* en la ZS y la función que aparece en la ZI (*test* de Student, datos independientes,  $p < 0,05$ ).

Para el carrizo, también existe una relación entre la *A* diaria y la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> para ese día, siendo ésta, igual que en el caso de la masiega, una relación logarítmica estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ ). También en este caso,

#### 4. METODOLOGÍA

existen diferencias significativas entre las funciones (*test* de Student, datos independientes,  $p < 0,05$ ) definidas en el carrizo para la zona inundada (Fig. 4.1.1.4a) y para la zona seca (Fig. 4.1.1.4b).



**Figura 4.1.1.4.** Relación entre la máxima tasa fotosintética de un día ( $A$ ) y la tasa de asimilación de carbono ( $TAC$ ) para ese mismo día en la zona inundada (a) y en la zona seca (b) para el carrizo. (ZS:  $TAC = 87,76 \ln(A) - 151,32$ ;  $r^2 = 0,97$ ;  $p < 0,05$ ; ZI:  $TAC = 42,72 \ln(A) + 11,75$ ;  $r^2 = 0,68$ ;  $p < 0,05$ ).

Usando estas funciones, durante el 2008 se realizaron muestreos mensuales en las parcelas definidas el año anterior y usando el mismo número de hojas aunque esta vez en un solo momento del día. Posteriormente se calculó la  $TAC$  diaria para cada uno de los meses en cada una de las dos especies y para cada parcela. Esta medida fue posteriormente extrapolada a un año para poder estimar la  $TAC$  anual para carrizo y masiega en cada una de las zonas.

#### 4.1.2 Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética y los factores fisiológicos

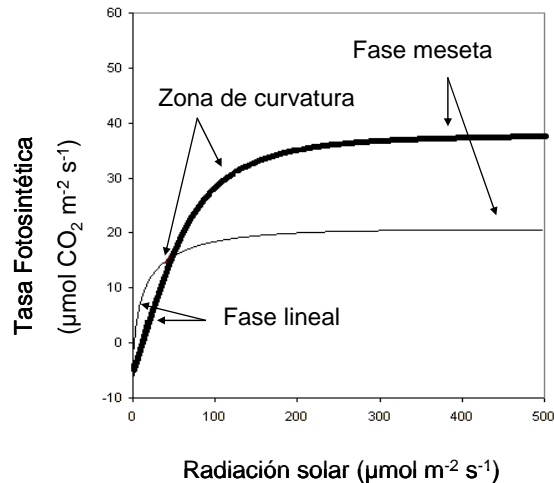
Como hemos mencionado en el apartado anterior (4.1.1), el equipo utilizado para medir la tasa fotosintética neta ( $IRGA$ ) proporciona de forma simultánea a la medida de fotosíntesis la tasa de transpiración de la planta ( $T$ ) y la conductancia estomática ( $g_s$ ). Estos datos se han empleado en el estudio de las relaciones que existen



entre la fotosíntesis y estos factores fisiológicos, en ambas plantas y en ambas zonas de muestreo. Estos análisis determinarían si existe un efecto de la sequía en carrizo y masiega, proporcionándonos el cálculo de la razón  $A/g_s$ , una idea de la eficiencia fotosintética de la planta en condiciones de sequía.

#### 4.1.3 Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética y los factores ambientales

Una estación meteorológica instalada en el *PNTD* cerca de las parcelas (<0,05 km) registra datos de la radiación fotosintéticamente activa (*PAR*) y temperatura del aire cada 10 minutos de forma continua. Estos datos se utilizaron para determinar si existe una relación entre estos factores ambientales y la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  durante el año. Además, con los datos de la *PAR* suministrados por el *IRGA*, se estudió más en detalle la variación de *A* en función de la *PAR*. La tasa fotosintética de la hoja sigue una función curvilínea a medida que la *PAR* aumenta, mostrando una saturación a valores de *PAR* muy altos (Fig. 4.1.3.1).



**Figura 4.1.3.1.** Representación idealizada de la variación de la fotosíntesis respecto la *PAR* en plantas en estado óptimo (línea gruesa) y en plantas sometidas a un estrés hídrico (línea fina). Aparecen las tres regiones de la curva hiperbólica que rigen esta relación: fase lineal inicial, en la que la fotosíntesis aumenta con la *PAR*, zona de curvatura donde la fotosíntesis comienza a saturarse con la *PAR* y fase de meseta en la que la fotosíntesis se estabiliza.

Leith & Reynolds (1987) describen esta función como una hipérbola no rectangular que tiene tres regiones características (Fig. 4.1.3.1): un aumento inicial donde la fotosíntesis aumenta linealmente con la *PAR* (cuanta máximo en campo); una zona de curvatura, donde la fotosíntesis comienza a saturarse con la luz; y la tasa máxima (máxima fijación de  $\text{CO}_2$ ) donde la fotosíntesis alcanza un estado

## 4. METODOLOGÍA

---

aparentemente de meseta. El cuanta de la fotosíntesis máxima ( $Q_{CO_2}$ ) es la medida de la eficiencia del proceso de la fotosíntesis, es decir, el número de moles de fotones absorbidos dentro de la región de la *PAR* necesarios para fijar 1 mol de  $CO_2$  (Ehleringer & Pearcy, 1983). Esto es, si nos diera un valor de  $Q_{CO_2}$  de 0,125 mol mol<sup>-1</sup> implicaría que para reducir 1 mol de  $CO_2$  necesitaríamos 8 moles de fotones (1/8; Bolton & Hall, 1991). Con la herramienta suministrada en *Landflux.org*, se calculó cada uno de los parámetros que caracterizan esta hipérbola: tasa de respiración ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), punto de compensación de la luz ( $I_c$ , densidad del flujo de fotones,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), eficiencia de cuanta ( $Q_{CO_2}$ ) y la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ,  $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para cada una de las plantas en ambas zonas.

### 4.2. Estudio de los efectos de la sequía en la respiración de los sedimentos

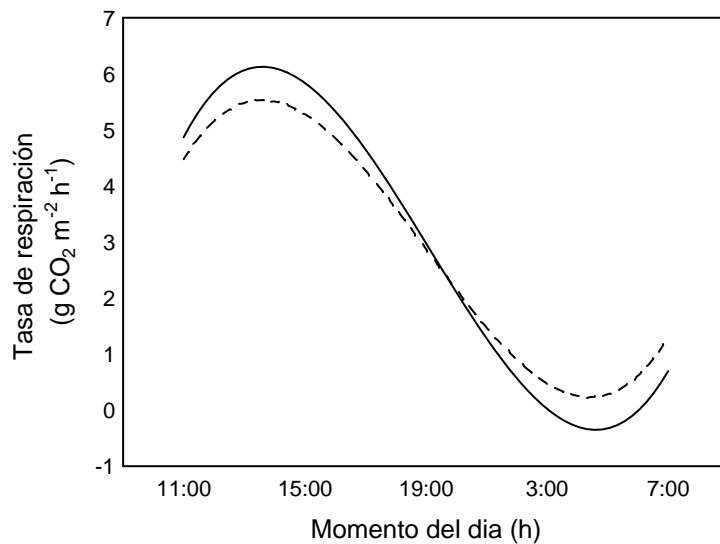
#### 4.2.1 Determinación de la tasa de respiración

Este estudio, igual que el de la fotosíntesis, se desarrolló en dos fases. En cada una de las dos zonas de muestreo (zona seca y zona inundada) se eligieron dos puntos de suelo desnudo para realizar las medidas. Primero, en 2007 y durante varios meses (mayo, julio, octubre y diciembre), se realizaron medidas de respiración durante un día entero, cada dos horas con un equipo EGM-4. Estas medidas previas servirían para detectar posibles problemas metodológicos y logísticos que podrían surgir durante el experimento que se iba a realizar de forma continuada en año siguiente (2008).

El equipo EGM-4 (PPSystems, Ltd. Unit, Glovers Court, Bury Mead Road, Stofold, Hitchin SG5 1RT, Great Britain) nos permite un análisis no disperso del infrarojo. Una cámara de un volumen conocido (1170 cm<sup>3</sup>) se coloca en el suelo, cubriendo un área de 78,5 cm<sup>2</sup>, y la tasa del incremento de la presión parcial de  $CO_2$  se monitoriza entonces, grabando el dato cuando aquella es lineal. La temperatura del suelo, medida con un sensor externo, se registró también. Los datos fueron luego transferidos a un ordenador mediante una salida RS232. Cada medida individual tardó un máximo de 120 segundos en estabilizarse, realizándose tres medidas en cada uno de los dos puntos de muestreo, en ambas zonas. Los resultados fueron calculados por el procesador como g  $CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . Al analizar las medidas de la tasa de respiración a lo

largo de un día en el 2007, se observó que éstas seguían la pauta de una función polinómica de tercer orden (Fig. 4.2.1.1). Este conocimiento fue aplicado a los datos recogidos en el 2008.

Durante 2008 se realizaron medidas mensuales de la tasa de respiración en cada uno de los dos puntos escogidos en el año anterior, en cada una de las zonas, esta vez, y por problemas metodológicos con el equipo de medida, en período diurno cada dos horas. Estadísticamente, se pudo determinar la ecuación de la curva que mejor se aproxima a los datos reales con el programa STATISTICA 6.1.



**Figura 4.2.1.1.** Variación de la tasa de respiración del sedimento durante un día. La línea continua representa la función a la que aproximamos nuestros datos. La línea discontinua representa la desviación que existe entre esta función y los datos reales obtenidos en campo.

Con el programa GRAPH, se integró esa curva para cada una de las medidas mensuales. Esta medida integrada es la Tasa de Respiración de CO<sub>2</sub> ( $Tr$ , a partir de ahora) del suelo en ese día. Esta  $Tr$  se debe considerar como emisión global por parte del suelo, esto es, sin discriminar entre respiración de las raíces o de la flora bacteriana. Este valor se extrapola a todo el año multiplicando por el número de días del mes, y realizando la suma de todos los meses para calcular la  $Tr$  anual.

#### 4. METODOLOGÍA

---

A la vez, se tomaron medidas de temperatura del suelo y de humedad (simultáneas con la respiración) y varias muestras de suelo (una por estación) para su posterior análisis en el laboratorio. Con ello, se estudió de forma preliminar cómo variaba la tasa de respiración de CO<sub>2</sub> por parte del suelo a lo largo del día y cómo se relacionaba con los distintos factores ambientales.

##### 4.2.2 Cuantificación de la respiración debida a raíces, rizomas y microorganismos

Este experimento se ha realizado en el Real Jardín Botánico de Madrid (entre los meses de abril y octubre) debido a la gran complejidad que hubiera supuesto llevarlo a cabo en el *PNTD*, al ser imposible separar toda la biomasa subterránea de una zona, delimitar la entrada de raíces secundarias de otra vegetación terrestre, o controlar la posible inundación de algunas zonas. Además, aunque la respiración sea claramente una combinación de la actividad de las raíces y de los microorganismos asociados a las mismas, no enfatizamos esa distinción en el actual estudio, al haber separado la raíz del suelo que la envuelve. La definición de Wiant (1976a) “toda respiración producida desde los compuestos orgánicos originados en plantas incluyendo la respiración del tejido vivo de las raíces, la respiración debida a los hongos en simbiosis con la raíz y a los microorganismos asociados a la raíz, y a la descomposición debida a los organismos que operan en los exudados de la raíz y a recientes tejidos muertos en la rizosfera”, incluye diferentes procesos que sería interesante determinar por separado. Sin embargo, se pretendía determinar, principalmente, la tasa de respiración debida a la planta, distinguiéndola de la tasa de respiración debida a la flora y a los microorganismos que aparecen en el suelo.

Siguiendo esas premisas, se tomaron 50 rizomas de masiega y 50 rizomas de carrizo. Las raíces secundarias fueron eliminadas igual que la parte aérea de cada planta, y se limpió manualmente las raíces de sedimento. A la vez, se recogió suficiente cantidad de suelo para plantar las macetas necesarias. Del suelo, se eliminaron todas las raíces que hubiera, tanto de vegetación terrestre presente en el Parque Nacional, como de posibles rizomas de masiega o carrizo, suprimiendo así la posibilidad de que crecieran plantas que no fueran las propias del experimento. Se plantaron 106 macetas, de las cuales 6 actuarían de control y solo contendrían suelo

desnudo. El momento en que se plantaron se consideró tiempo “cero” y biomasa “cero”.

Las plantas se cultivaron en el Real Jardín Botánico de Madrid, en el exterior, manteniendo unas condiciones ambientales semejantes a las que tendrían las plantas en el *PNTD*, excepto en la disponibilidad de agua, que no fue limitante. Como ya hemos mencionado anteriormente, el objeto de este experimento era determinar el porcentaje de respiración del suelo debido a la respiración de las raíces; para esto, teníamos que asegurarnos de que las plantas crecieran en las condiciones óptimas. Debido a esto, suministramos la cantidad de agua necesaria para mantener el buen estado de la planta.

En el momento en que la planta empezó a mostrar parte aérea, cada 15 días y hasta que el crecimiento de la parte aérea de planta cesó (en el caso de la masiega) o el tallo se secó (en el caso del carrizo), se midió la respiración emitida por el suelo en 3 macetas de cada una de las especies. A la vez, también se monitorizó la respiración de los suelos desnudos, tomando simultáneamente datos de temperatura y humedad del suelo.

Una vez medida la respiración, se extraía la planta de la maceta, se separaba el suelo de la raíz con cuidado para dañar lo menos posible la planta, y luego se segregaba la parte aérea de la subterránea, se secaba hasta peso constante y la se pesaba para medir el aumento de biomasa vegetal (tanto aérea como subterránea). También se analizaba la cantidad de C y N de la raíz y de la parte aérea en un analizador elemental, así como de una muestra del suelo en el que crecía la planta. Esta metodología permitía estimar, en primer lugar, el porcentaje de respiración debido a la raíz y el de la fauna bacteriana del suelo. Además, sirvió para conocer la diferente tasa de respiración que presentan las estructuras subterráneas de cada una de las especies utilizadas.

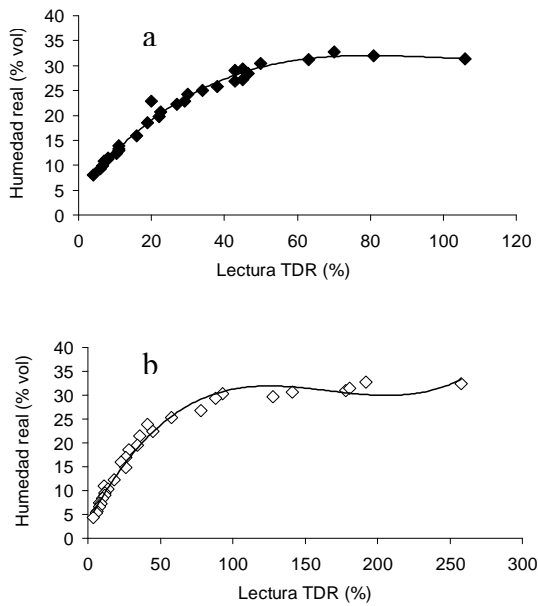
### 4.2.3 Factores ambientales

Junto con la tasa de respiración, también se tomaron a la vez la temperatura y la humedad del suelo en ese instante en cada una de las diferentes parcelas dentro de las dos zonas de estudio. La temperatura, con una sonda anexa al equipo EGM-4, y la humedad, con un aparato TDR-100 (Fieldscout, Spectrum Technologies, Inc).

Debido a las características físico-químicas del suelo, fue necesario realizar una calibración del equipo TDR para los suelos específicos en los que se iba a realizar

#### 4. METODOLOGÍA

la medida (Fig. 4.2.3.1). Esa calibración se realizó en el laboratorio recogiendo suelo de cada una de las dos zonas. Dicho suelo se llevó a saturación de agua y luego se fue secando hasta una humedad del 4% (no se pudo conseguir una menor humedad). Cada día se pesaba el recipiente y se efectuaba una medida con el TDR. Relacionando la medida dada por el TDR con el dato de la humedad, deducida por la diferencia en los pesos, obtuvimos una relación para cada uno de los dos tipos de suelo con la que se corrigieron los datos medidos por el TDR en el campo (Fig. 4.2.3.1).



**Figura 4.2.3.1.** Lectura del TDR frente a humedad real media en el laboratorio para el sedimento de la zona seca (a;  $y = 3 \cdot 10^{-5} x^3 - 0,0095 x^2 + 0,8924 x + 4,7282$ ;  $r^2 = 0,99$ ;  $p < 0,05$ ) y el sedimento de la zona inundada (b;  $y = 7 \cdot 10^{-6} x^3 - 0,0037 x^2 + 0,5741 x + 3,26$ ;  $r^2 = 0,98$ ;  $p < 0,05$ ).

Además de determinar las relaciones que existían entre la tasa de emisión de  $\text{CO}_2$  por el suelo y la temperatura del mismo, se determinó la  $R_{10}$  (aumento de la tasa de respiración al aumentar en 10 grados la temperatura) del proceso de respiración en cada una de las dos zonas de muestreo, utilizando el análisis descrito en el estudio de Lloyd & Taylor (1994),

$$R = R_{10} e^{308,56 (1 / 56,02 - 1 / (T-227,13))} \quad (\text{Eq. 4.2.3})$$

Donde R y T son la tasa de emisión del suelo y la temperatura del suelo, respectivamente, medidos de forma simultánea. Hemos utilizado esta ecuación y no otras, pues existen múltiples aproximaciones para calcular la  $R_{10}$ , debido a que en el estudio citado se contemplan numerosos tipos de ecosistemas con diferentes tipos de características del suelo, lo que hace que su ecuación pueda ser utilizada en un abanico más grande de ambientes, que aquellas ecuaciones específicas de un ecosistema.

Como ya hemos mencionado en el Apartado 4.1.3, una estación meteorológica próxima a nuestras zonas de muestreo (<0,5 km) medía la temperatura del aire, dato que utilizaremos para estudiar su relación con la tasa de respiración del suelo.

### **4.3. Determinación de las respuestas morfológicas en las dos especies vegetales ante la sequía**

Como ya hemos mencionado en el Apartado 3, el período de este muestreo coincidió con el período más largo de sequía del *PNTD*. Debido a la falta de agua, la vegetación predominante en ese período disminuyó considerablemente, apareciendo, sobre todo durante el segundo año, una gran cobertura de vegetación terrestre que no es propia del entorno. A pesar de ello y como ya hemos mencionado en el Apartado 4.1, las observaciones sobre la vegetación (medida de la fotosíntesis, evolución de la biomasa vegetal, respiración de raíces) sólo se han realizado en las dos especies históricamente predominantes y que caracterizan al *PNTD* (*C. mariscus* y *P. australis*).

Por un lado, se pretendía determinar la variación de la biomasa a lo largo del año de ambas especies, además de la variación de la superficie de materia vegetal verde fotosintética (*LAI*, Índice de Área Foliar). Algunos estudios para la determinación de la biomasa realizan experimentos de invernadero, en los que “sacrifican” las plantas para medir su peso seco (Saltmarsh et al., 2006; Patger et al., 2005). Cuando los experimentos se llevan a cabo en el campo, en algunos casos, también realizan ensayos destructivos, esto es, cortan la materia vegetal de un área conocida y la secan hasta peso constante (Ho, 1979). Esto en un Parque Nacional y con una especie en regresión (como es el caso de la masiega) no era conveniente. Por esta razón se buscaron relaciones sencillas, fácilmente reproducibles, para realizar los cálculos de la biomasa y área foliar.

#### 4. METODOLOGÍA

---

En 2007, se eligieron tres parcelas de carrizo y tres de masiega en las zonas (inundada y seca). Para el carrizo se escogieron tres parcelas de 0,5 x 0,5 m en la zona inundada, y debido a la escasez de su número en la zona seca, el tamaño de la parcela se aumentó a 1 x 1m en esa zona. Para la masiega, también se seleccionaron tres parcelas en cada una de las dos zonas, pero esta vez las seis parcelas tenían el mismo tamaño, 0,5 x 0,5 m.

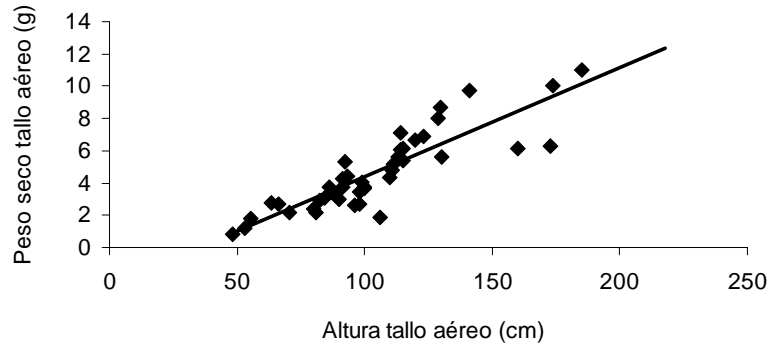
Para buscar las relaciones que permitieran calcular biomasa y área foliar de nuestras plantas, durante los meses de mayo, junio, julio, agosto y diciembre se recogieron cada mes de 40 a 70 tallos aéreos de carrizo y de 40 a 60 hojas de masiega. Los tallos de carrizo se midieron primero y luego se secaron hasta peso constante, anotando su peso seco. Además, las hojas de carrizo fueron medidas y pesadas por separado. Las hojas de masiega también se midieron y se secaron hasta peso constante.

El área de las hojas de carrizo fue calculada con el programa Imagine J. Primero se escanearon las hojas y mediante una escala este programa permitía calcular el área real de esa imagen. Para la masiega, el área se calculó de forma diferente: se dividieron las hojas asemejándolas a un triángulo y a un trapecio, y se calculó su área con las fórmulas geométricas de ambas figuras.

Existe una relación estadísticamente significativa entre peso seco de la hoja y la longitud de la misma en el caso de la masiega. En el carrizo, la relación, también estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ), se encontró entre la altura del tallo aéreo completo y el peso del mismo.

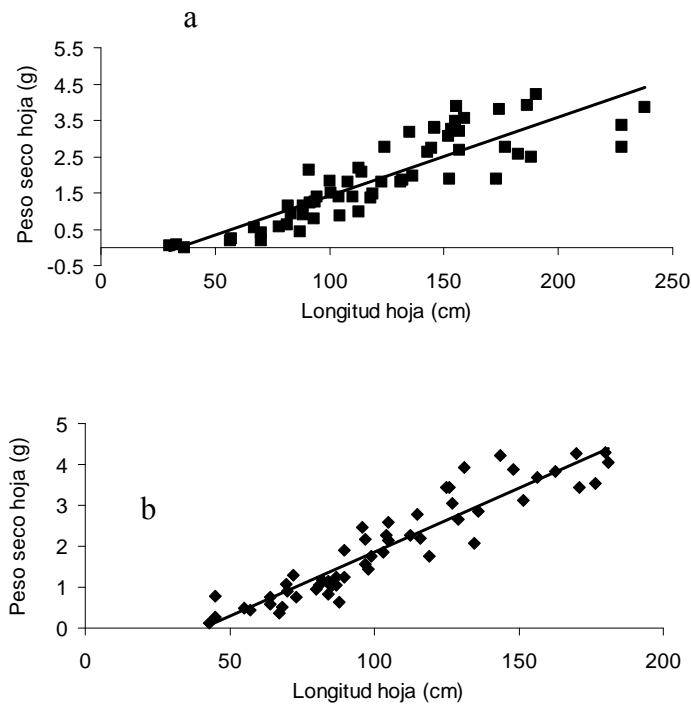
En el caso de la masiega se discriminó entre zonas, ya que el estudio de las ecuaciones correspondientes a la zona seca (ZS) y a la zona permanentemente inundada (ZI) dio diferencias significativas entre ellas (*test* de Student para datos independientes,  $p < 0,05$ ), diferencias que no hemos encontrado para el carrizo y que nos han llevado a utilizar la misma función para ambas zonas. Tanto en el carrizo (Fig. 4.3.1) como en la masiega (Fig. 4.3.2), las relaciones son lineales y positivas. Entre la fórmula para el carrizo y para ambas fórmulas de la masiega hay diferencias significativas (*test* de Student,  $p < 0,05$ ).





**Figura 4.3.1.** Relación entre altura del tallo aéreo del carrizo (cm) y peso seco (g) para ambas zonas (ZS y ZI).  $\text{Peso seco} = 0,068 \times \text{Alt. tallo aéreo} - 2,41$ ;  $r^2 = 0,76$ ;  $p < 0,05$ .

El aumento del peso del tallo aéreo del carrizo con respecto a su altura es más rápido que en el caso de la masiega (Fig. 4.3.2)



**Figura 4.3.2.** Relaciones entre longitud de la hoja de masiega (cm) y peso seco de la misma (g) para la zona seca (a) ( $\text{Peso seco} = 0,022 \times \text{Long. hoja} - 0,75$ ;  $r^2 = 0,75$ ;  $p < 0,05$ ) y la zona inundada (b) ( $\text{Peso seco} = 0,031 \times \text{Long. hoja} - 1,28$ ;  $r^2 = 0,87$ ;  $p < 0,05$ ).

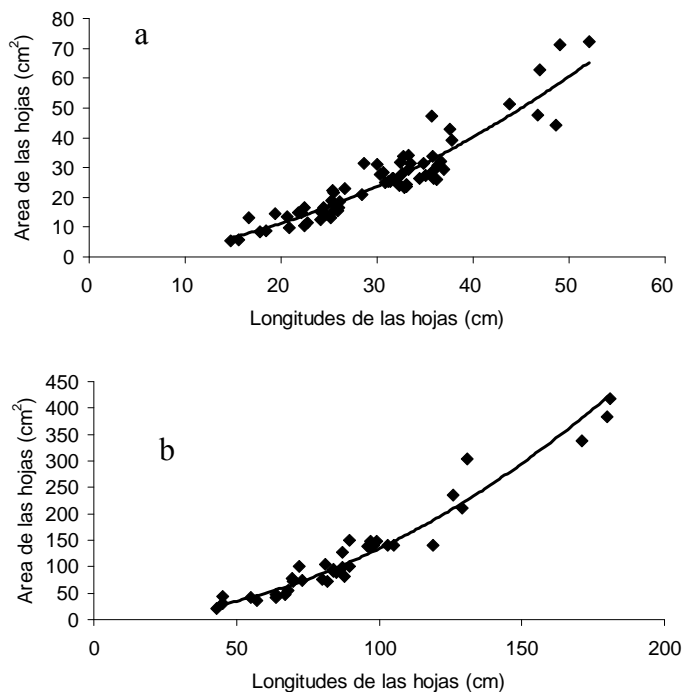
Estas fórmulas de la masiega sólo son válidas para longitudes de hojas mayores de 34 y 40 cm, en ZI y ZS, respectivamente. Al analizar los datos, se observó que, para longitudes menores, la función que seguía el peso seco se asemejaba más a

#### 4. METODOLOGÍA

una función potencial. Para esas longitudes hicimos otro ajuste posterior, utilizando las siguientes relaciones potenciales:

- Zona Inundada  
Peso seco (g) =  $0,0002 \times \text{Longitud hoja (cm)}^{2,01}$  (Eq. 4.3.1)
- Zona Seca  
Peso seco (g) =  $0,00001 \times \text{Longitud Hoja (cm)}^{2,44}$  (Eq. 4.3.2)

También se obtuvo una relación entre el área foliar calculada con el programa Imagine J y la longitud de las hojas tanto para el carrizo como para la masiega, ambas estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ). Al comprobar si esa relación podía ser diferente en *ZS* y en *ZI* para ambas especies, comparando las funciones, no se encontraron diferencias significativas entre ambas zonas (*test* de Student para datos independientes  $p > 0,05$ ). Debido a ello, se utilizó una única relación para el carrizo y otra para la masiega, sin distinguir entre las dos zonas de muestreo (Fig. 4.3.3).



**Figura 4.3.3.** Relaciones entre Longitud de la hoja, en carrizo (a) (Área =  $0,046 \times \text{long hoja}^{1,84}$ ;  $r^2 = 0,89$ ;  $p < 0,05$ ) y masiega (b) (Área =  $0,017 \times \text{long hoja}^{1,95}$ ;  $r^2 = 0,93$ ;  $p < 0,05$ ) con el área de las mismas sin distinguir entre zonas.

Existen diferencias significativas entre la función que define el comportamiento del área foliar del carrizo y la de la masiega (*test* de Student para datos independientes;  $p < 0,05$ ). Una vez calculada el área foliar en nuestras muestras, al referirlo a  $m^2$  obtenemos el *LAI*.

En 2008, basándonos en la experiencia del año anterior, en los problemas metodológicos y con el fin de optimizar resultados, se planteó el siguiente método de trabajo. Cada dos meses se contaba el número de hojas verdes que había en cada una de las parcelas de masiega. En cada muestreo, además, se elegían 5 plantas de masiega, se contaba el número de hojas que tenía y se medía su longitud. Estos datos servirían para estudiar el incremento en la longitud de las hojas y en el número de hojas de la parcela. Además, la longitud de las hojas medidas en los 5 individuos, se utilizaba para el cálculo del área foliar y de la biomasa. Todos los meses se recogía la materia vegetal seca, diferenciando entre parcelas de una misma zona, y se guardaba para su posterior pesado en el laboratorio, cuantificando así el desfronde producido mes a mes. En el caso del carrizo, se introdujo una modificación, siguiendo la experiencia del año anterior. El crecimiento del carrizo resulta más rápido en los primeros meses del año; por esta razón, se muestreó el carrizo en marzo, abril y mayo, pasando luego a un muestreo bimensual como el de la masiega, pero que sucedía en meses alternos al de *C. mariscus*. En cada una de las parcelas de carrizo, se contaba el número de tallos y también se elegían y cortaban 50 tallos de los alrededores de la parcela para medir la longitud de los mismos, dato que se utilizaría para el cálculo de la biomasa y para el estudio del crecimiento. Además, en 10 de esos carrizos se contaban y medían las hojas para el posterior cálculo del área foliar.

Para poder comparar el crecimiento de las plantas individuales y en cada una de las medidas, se calculó una tasa de crecimiento ( $r$ , día<sup>-1</sup>) para cada mes, según la conocida fórmula del crecimiento exponencial

$$r = [\text{Ln} (L_{t+1}/L_t)] * 1/(\Delta t) \quad (\text{Eq. 4.3.3})$$

donde  $\text{Ln}$  es el logaritmo neperiano,  $L_{t+1}$  es la longitud (cm) en el momento  $t+1$ ,  $L_t$  es la longitud (cm) en el momento  $t$  y  $\Delta t$  es el intervalo de tiempo (días) transcurrido entre ambas medidas. Esta es la fórmula habitual para averiguar el crecimiento de las plantas y en los textos de la especialidad se conoce como "tasa relativa de crecimiento"

## 4. METODOLOGÍA

---

(Hutchings, 1997; Lambers et al., 1998). Existen estudios posteriores (por ejemplo Saltmarsh et al., 2006) que, en lugar de medir la tasa de crecimiento miden el incremento de la biomasa. Este cálculo también será expuesto y discutido en esta tesis.

### **4.4. Balance de C-CO<sub>2</sub>**

Para realizar este balance se recopilarán varios de los resultados expuestos en los diferentes capítulos de este trabajo con objeto de estudiar el balance global del CO<sub>2</sub>. Además, también se realizará un estudio del comportamiento del humedal en un año seco y en un año con inundación con el fin de predecir cómo sería el comportamiento del sistema ante los dos escenarios. Todos estos cálculos serán descritos en detalle en el Capítulo 8.

### **4.5. Análisis estadísticos**

Para los análisis estadísticos se han utilizado técnicas no paramétricas por no presentar nuestros datos una distribución normal (Siegel & Castellan, 1988). Para comprobar si existen relaciones estadísticamente significativas, se utilizó el *test* de Mann-Whitney al comparar 2 variables y el de Kruskal-Wallis si son más de dos. Se utilizó el *test* de Student para datos independientes, para estudiar si entre dos funciones hay diferencias estadísticamente significativas o no y la correlación de Spearman, para estimar la relación o no entre dos variables. Todos estos cálculos se han hecho con el programa STATISTICA. 6.1 (Statsoft Inc., 1997).



---

## **CAPÍTULO 5.**

**RESPUESTA FISIOLÓGICA  
DE LAS PLANTAS A LA SEQUÍA**





## 5.1. Introducción

A grandes rasgos, la fotosíntesis es el proceso bioquímico a través del cual el carbono pasa de su forma oxidada, CO<sub>2</sub>, captándolo de la atmósfera, a la forma reducida (compuestos orgánicos) y que tiene como resultado el desarrollo de la planta. Este proceso está afectado por factores ambientales (radiación solar, temperatura y disponibilidad del agua) y por la disponibilidad de nutrientes (Schlesinger, 1997).

Una consecuencia del estrés hídrico es que las plantas reduzcan sus tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> al cerrar los estomas con el fin de evitar la pérdida de agua (Patger et al., 2005). El déficit de agua también cambia como las plantas sometidas a este estrés responden a los factores ambientales (Schulze et al., 1995).

Existen muy pocos estudios que analicen los efectos del estrés hídrico en la vegetación de un humedal que presenta las características de un clima semiárido como el que nos ocupa (Humphries & Baldwin, 2003; McMahon & Filayson, 2003). Además, la mayor parte de los experimentos de sequía son llevados a cabo en periodos de tiempo cortos o están centrados en una estación (Saltmarsh et al., 2006; Patger et al., 2005).

En el caso de *C. mariscus*, este proceso fue estudiado con anterioridad por Saltmarsh et al. (2006) en el invernadero. Estos autores sometieron a las plantas a diferentes niveles de estrés hídrico, viendo como éste afectaba a la actividad de la planta. Junto con esta planta, también estudiaron *P. australis*, sometiéndola al mismo proceso. Estos autores concluyeron que *P. australis* está mejor adaptada al déficit de agua que *C. mariscus*. En el caso de *C. mariscus*, se trata del único trabajo que hemos encontrado de estas características. Sin embargo, para *P. australis* existen varios artículos que tratan este tema desde distintos puntos de vista, englobados dentro del proyecto EUREED (Brix, 1999). Estos estudios analizan cómo varía la tasa fotosintética neta en función de diferentes factores ambientales y en distintos escenarios de disponibilidad de nutrientes.

En este trabajo se ha monitorizado cómo varía la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en las dos especies principales del *PNTD* en función de la disponibilidad hídrica. Para esto se compararan dos zonas muy diferentes, una permanentemente inundada y otra que ha permanecido completamente seca durante los últimos 5 años. A diferencia de los trabajos anteriormente mencionados arriba, en los que las plantas estaban sometidas al estrés hídrico periodos de tiempo cortos (estacionales o puntuales) en este

caso se va a estudiar el efecto de una exposición a una sequía prolongada. Esto permitirá discernir si el tiempo de exposición al estrés cambia las respuestas dadas por las plantas.

Además, el estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética y los factores ambientales (temperatura y radiación fotosintéticamente activa) servirá para determinar cómo éstas se ven afectadas por la disponibilidad de agua.

Al final, se concluirá cuál de las dos especies vegetales estudiadas presenta una respuesta fisiológica más favorable a la sequía, un escenario climático que, debido a las alteraciones antrópicas principalmente, puede ser cada vez más habitual (IPCC 2011).

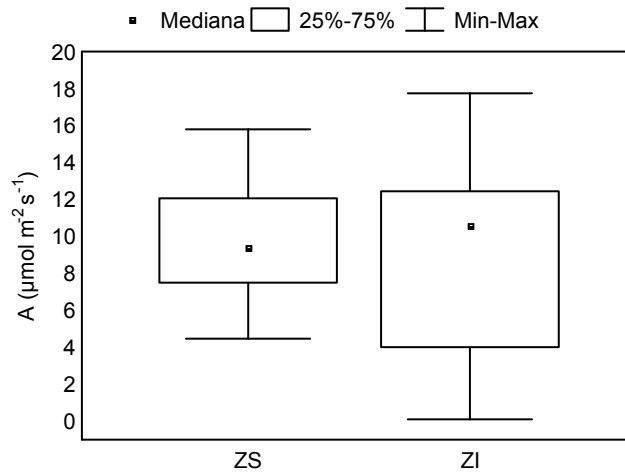
### **5.2. Efectos producidos por la sequía en la fisiología de las plantas**

Al estudiar las tres parcelas de carrizo de la zona inundada, no encontramos diferencias significativas entre ellas al comparar las tasas fotosintéticas (*test* de Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). Lo mismo se observó al estudiar las parcelas de la zona seca. En la masiega tampoco aparecen diferencias significativas entre las parcelas seleccionadas dentro de la zona seca ni entre las elegidas en la zona inundada. Debido a esto, a partir de ahora todos los resultados expuestos a continuación se refieren a zonas completas, sin hacer distinción entre parcelas, aunque esos datos se utilicen para estudiar las variabilidades.

#### 5.2.1. Fotosíntesis neta, transpiración y conductancia estomática

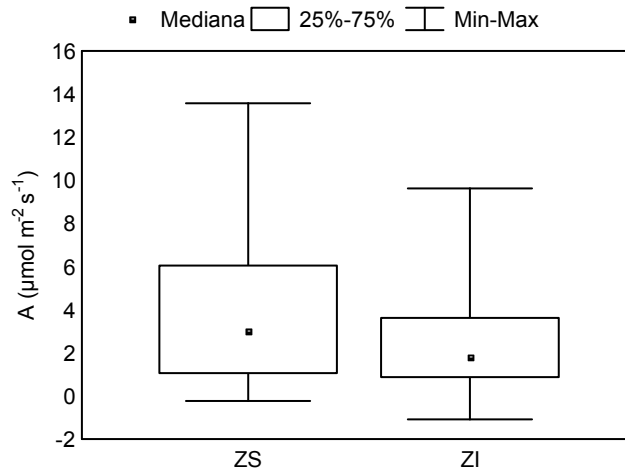
Al estudiar la tasa fotosintética neta del carrizo en ambas zonas (Fig. 5.2.1.1) en la zona inundada aparece una mayor variabilidad ( $0,10-17,74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en la zona seca ( $4,47-15,79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La mediana en la zona inundada ( $10,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) es mayor que la encontrada en la zona seca ( $9,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Existen diferencias significativas entre la tasa fotosintética de la zona seca y la tasa de la zona inundada en el carrizo (*test* de Mann Whitney,  $p < 0,05$ ).





**Figura 5.2.1.1.** Tasa fotosintética neta ( $A$ ) del carrizo en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI).

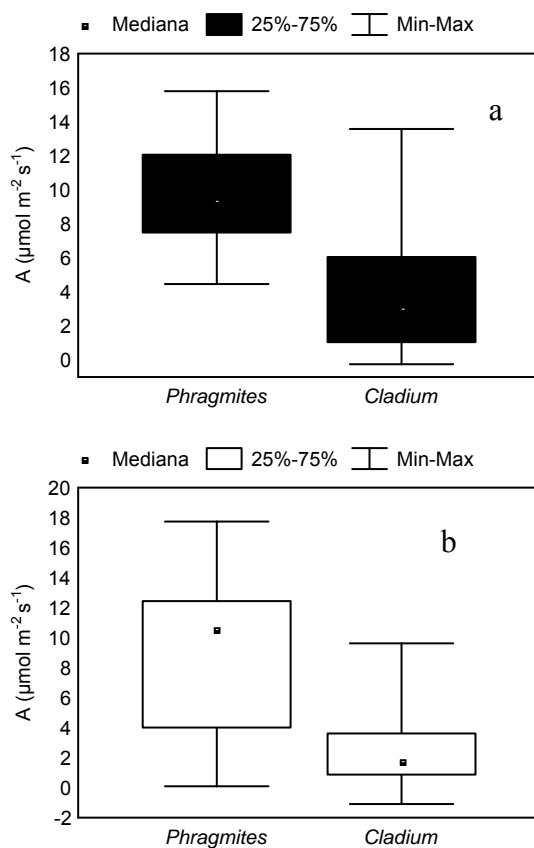
En la masiega (Fig. 5.2.1.2), la variabilidad en la tasa fotosintética resultó mayor en la zona seca ( $-0,23-13,57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en la zona inundada ( $-1,09-9,62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La mediana de la tasa fotosintética es mayor también en la zona seca ( $3,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en la inundada ( $1,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Se observan diferencias significativas entre los valores de la tasa fotosintética neta de la masiega en la zona seca y los valores de la tasa en la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 5.2.1.2.** Tasa fotosintética neta ( $A$ ) de la masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI).

Al comparar como se comporta la tasa fotosintética de ambas plantas en cada una de las zonas, en la zona seca (Fig. 5.2.1.3a) la masiega (-0,23-13,57  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) presenta una variabilidad mayor que el carrizo (4,47-15,79  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La media de la tasa fotosintética del carrizo ( $9,60 \pm 3,30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) es tres veces mayor que la media de la tasa en la masiega ( $3,81 \pm 3,16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Existen diferencias significativas entre la tasa fotosintética del carrizo y la tasa de la masiega en la zona seca (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

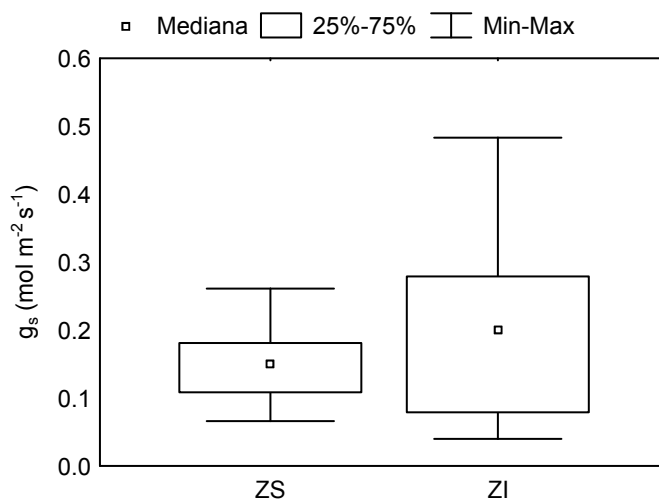
En la zona inundada (Fig. 5.2.1.3b) es el carrizo la especie que presenta una mayor variabilidad en su tasa fotosintética (0,10-17,74  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La media de *A* de carrizo ( $8,51 \pm 5,76 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) es cuatro veces superior a la tasa de la masiega ( $2,47 \pm 2,19 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). También en la zona inundada se presentan diferencias significativas en la tasa fotosintética entre carrizo y masiega (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 5.2.1.3.** Tasa fotosintética neta (*A*) de la masiega (*Cladium*) y el carrizo (*Phragmites*) en la zona seca (a) y en la zona inundada (b).

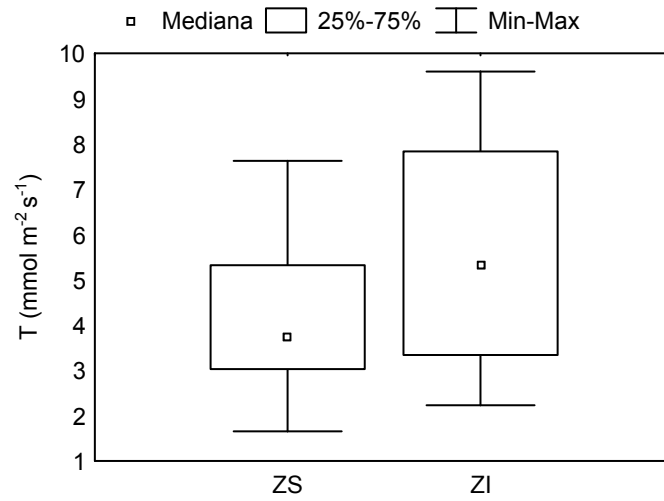
Además de estudiar cómo varía la tasa fotosintética neta, a continuación se expone como varía la relación entre ésta, la transpiración y la apertura estomática de la planta, así como un estudio más concreto de diferentes factores que controlan la transpiración.

El carrizo presenta una mayor variabilidad en la conductancia estomática ( $g_s$ ; Fig. 5.2.1.4) en la zona inundada (0,04-0,48 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) que en la zona seca (0,07-0,26 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). La media de  $g_s$  de la zona seca (0,15 ± 0,06 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) es menor que la que aparece en la zona inundada (0,20 ± 0,13 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). La  $g_s$  muestra diferencias significativas entre la zona seca y la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



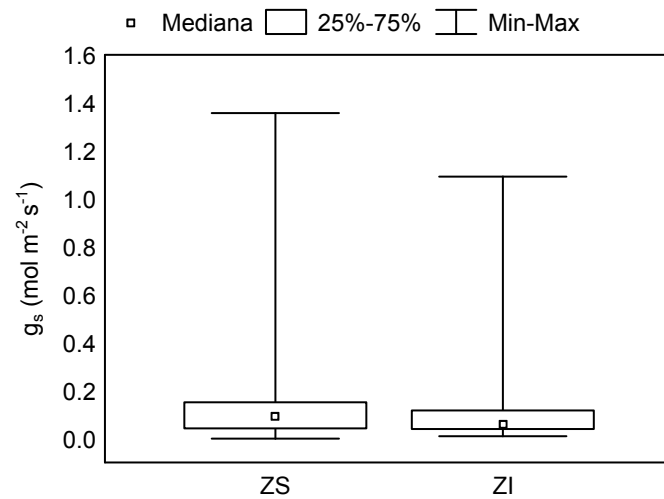
**Figura 5.2.1.4.** Conductancia estomática ( $g_s$ ) del carrizo en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI).

En cuanto a la tasa de transpiración en el carrizo (Fig. 5.2.1.5), los valores más altos aparecen en la zona inundada (2,23-9,60 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) con respecto a la zona seca (1,66-7,63 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). La media de la tasa de transpiración en la ZI es  $5,73 \pm 2,62$  mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, siendo esta mayor que la que se encuentra en la ZS ( $3,92 \pm 1,28$  mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). La tasa de transpiración presenta diferencias significativas entre la zona seca y la zona inundada en (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



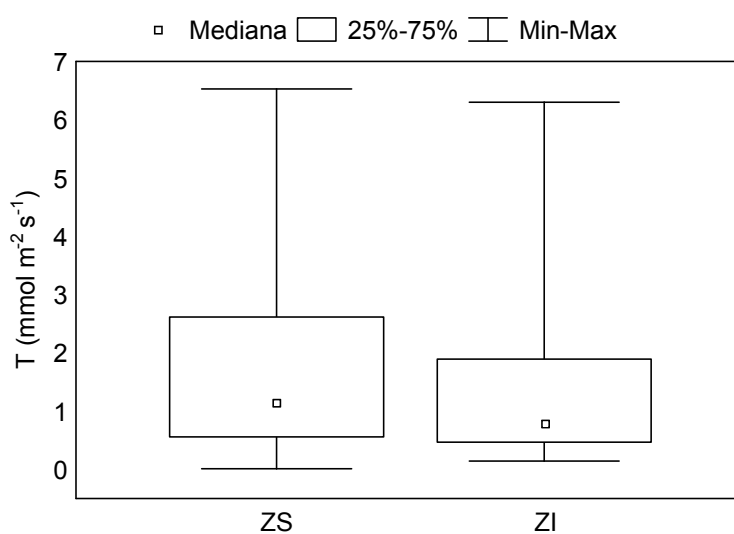
**Figura 5.2.1.5.** Tasa de transpiración ( $T$ ) del carrizo en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI).

La conductancia estomática en la masiega (Fig. 5.2.1.6) es muy variable en ambas zonas, siendo esta variabilidad mayor en la zona seca ( $0,001-1,36 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en la zona inundada ( $0,01-1,09 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La media en la zona seca ( $0,16 \pm 0,28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) es muy similar a la encontrada en la zona inundada ( $0,16 \pm 0,23 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Además, no aparecen diferencias significativas en la  $g_s$  de masiega entre la zona seca y la inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ).



**Figura 5.2.1.6.** Conductancia estomática ( $g_s$ ) de la masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI).

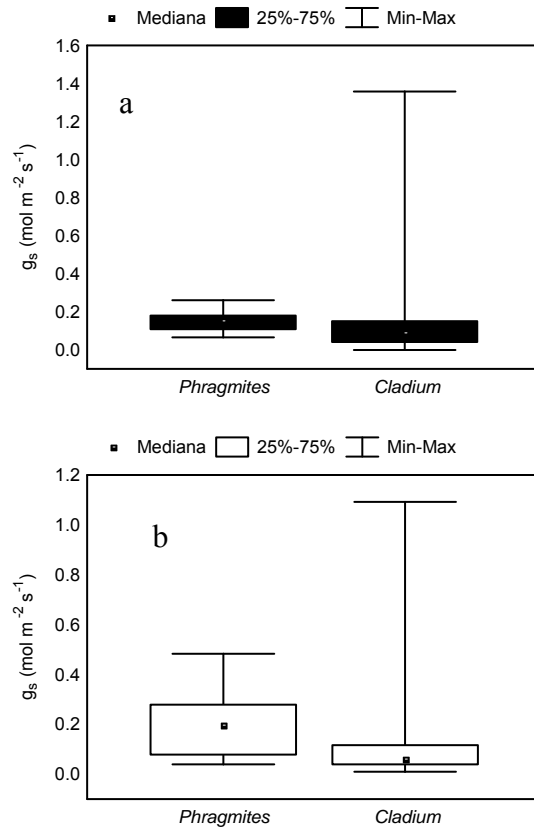
En el caso de la tasa de transpiración (Fig. 5.2.1.7), la masiega muestra una variabilidad similar en ambas zonas, siendo ligeramente mayor en la zona seca ( $0,01-6,53 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en la zona inundada ( $0,14-6,30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La masiega de la zona seca muestra una media mayor ( $1,74 \pm 1,58 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que la masiega que está en la zona inundada ( $1,19 \pm 1,05 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), apareciendo diferencias significativas en la tasa de transpiración entre la zona seca y la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 5.2.1.7.** Tasa de transpiración ( $T$ ) de la masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI).

Al estudiar ahora cómo funciona la conductancia estomática de las dos especies en la misma zona, veremos que en la zona seca (Fig. 5.2.1.8a) la masiega presenta una mayor variabilidad ( $0,001-1,36 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que el carrizo ( $0,07-0,26 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La media de la conductancia en el carrizo es menor ( $0,15 \pm 0,06 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en la masiega ( $0,16 \pm 0,28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), encontrándose diferencias significativas entre la conductancia estomática de la masiega y la del carrizo en la zona seca (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). En la zona inundada (Fig. 5.2.1.8b) se ha podido comprobar un comportamiento similar, la masiega presenta una variabilidad mucho mayor ( $0,01-1,09 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que el carrizo ( $0,04-0,48 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), siendo esta vez la media de  $g_s$  del carrizo ( $0,20 \pm 0,13 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) mayor que la de la masiega ( $0,16 \pm 0,23 \text{ mol m}^{-2}$

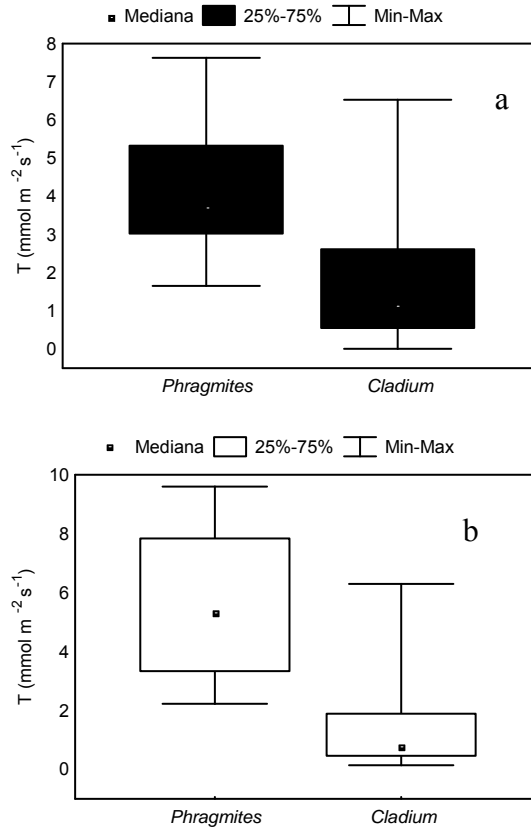
$s^{-1}$ ). También se ha constatado en el caso de la zona inundada diferencias significativas entre la  $g_s$  del carrizo y la de la masiega (*test* de Mann Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 5.2.1.8.** Conductancia estomática en carrizo (*Phragmites*) y masiega (*Cladium*) en las zonas seca (a) e inundada (b).

Se ha realizado el mismo análisis con la tasa de transpiración. En la zona seca (Fig. 5.2.1.9a) carrizo ( $1,66-7,63 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y masiega ( $0,01-6,53 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) presentan una variabilidad similar, aunque la media del carrizo ( $3,92 \pm 1,28 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) sea casi el doble de la media de la masiega ( $1,74 \pm 1,58 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Hay diferencias significativas entre la tasa de transpiración del carrizo y la de la masiega en la zona seca (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). En la zona inundada (Fig. 5.2.1.9b), de nuevo se encuentra que carrizo ( $2,23-9,60 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y masiega ( $0,14-6,30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) muestran una variabilidad parecida, y de nuevo los valores de tasa de transpiración del carrizo son mayores que los de la masiega, siendo la media de  $T$  en el carrizo ( $5,73 \pm 2,62 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) notablemente superior que la  $T$  de la masiega ( $1,19$

$\pm 1,05 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). También hay diferencias significativas en la  $T$  de carrizo y masiega en la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

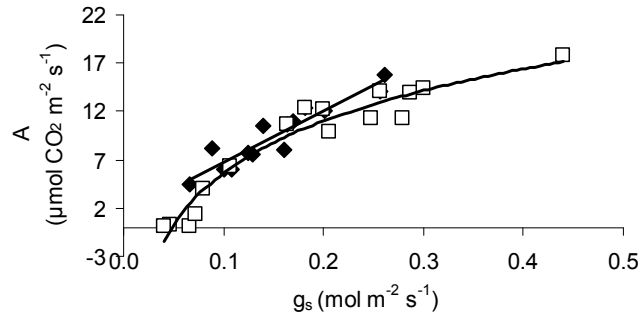


**Figura 5.2.1.9.** Tasa de transpiración en carrizo (*Phragmites*) y masiega (*Cladium*) en las zonas seca (a) e inundada (b).

### 5.2.2. Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética neta y los factores fisiológicos

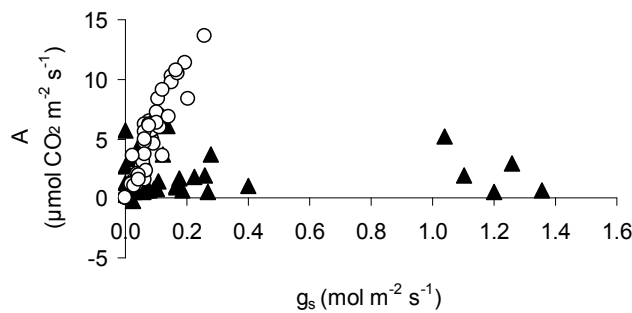
La tasa fotosintética presenta una relación estadísticamente significativa con la conductancia estomática en el caso del carrizo (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ). En la zona seca, esta relación es lineal, mientras que en la zona inundada, sigue una función logarítmica. Además, los valores de apertura estomática en la zona seca,

permanecen en el rango intermedio de los valores presentes en la zona inundada (Fig. 5.2.2.1).



**Figura. 5.2.2.1.** Relación entre la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la tasa fotosintética neta ( $A$ ) en el carrizo en la zona seca (rombos negros,  $A = 53,1 * g_s + 1,5$ ;  $r^2 = 0,88$ ;  $p < 0,05$ ) y en la zona inundada (cuadrados blancos,  $A = 7,77 \ln(g_s) + 23,5$ ;  $r^2 = 0,94$ ;  $p < 0,05$ ).

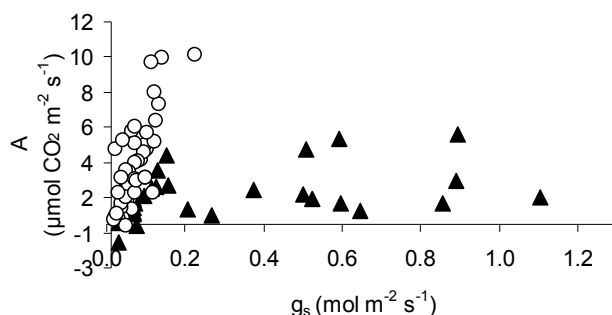
En la masiega, al buscar una relación entre la tasa fotosintética neta y la conductancia estomática similar a la caracterizada en el carrizo, se ha encontrado un comportamiento distinto y más complejo: a partir de una determinada temperatura, distinta para cada una de las zonas de muestreo, la relación existente entre  $A$  y  $g_s$  cambia. A temperaturas superiores a 19 °C en la zona seca (Fig. 5.2.2.2) los valores de apertura estomática se encuentran entre 0 y 0,3 apareciendo un aumento muy marcado de la tasa fotosintética. Sin embargo, para temperaturas inferiores o iguales a 19 °C, la tasa fotosintética permanece constante y muy inferior a la encontrada en el otro intervalo de temperatura.



**Figura. 5.2.2.2.** Comportamiento de la tasa fotosintética neta ( $A$ ) en función de la conductancia estomática ( $g_s$ ) de la masiega en la zona seca para una temperatura superior a 19 °C (círculos blancos) y para una temperatura igual o inferior a 19 °C (triángulos negros).



En la zona inundada, se ha constatado la existencia del mismo comportamiento que en la zona seca, apareciendo en este caso un punto de corte a 20 °C (Fig. 5.2.2.3).



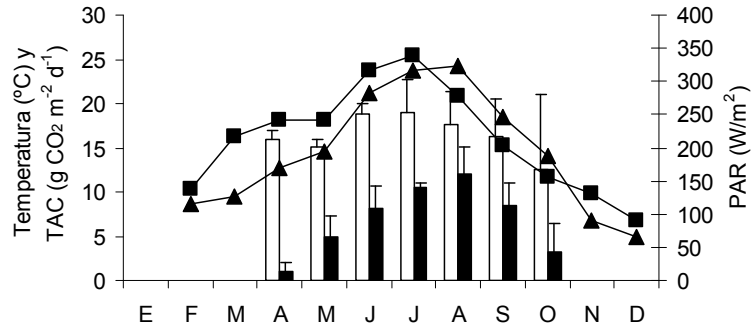
**Figura. 5.2.2.3.** Comportamiento de la tasa fotosintética neta ( $A$ ) en función de la conductancia estomática ( $g_s$ ) de la masiega en la zona inundada para una temperatura superior a 20 °C (círculos blancos) y para una temperatura igual o inferior a 20 °C (triángulos negros).

Al calcular la razón  $A/g_s$ , aparece un aumento de este cociente en la zona seca en ambas plantas: en el caso del carrizo, el aumento es del 40%, siendo del 27% en la masiega, con respecto al valor hallado en la zona inundada.

### 5.2.3. Estudio de las relaciones entre la tasa fotosintética neta y los factores ambientales

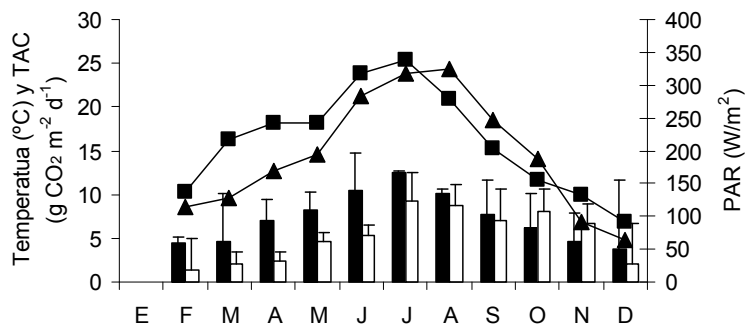
Con los datos obtenidos en la estación meteorológica, se ha estudiado cómo varía la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $TAC$ ) a lo largo del año para el carrizo y la masiega (Figs. 5.2.3.1 y 5.2.3.2, respectivamente) con respecto a dos factores ambientales: temperatura del aire media mensual y radiación solar media mensual. En el carrizo (Fig. 5.2.3.1) se observa que las variables a estudiar siguen una pauta estacional con máximos en verano. A medida que la temperatura y la radiación solar aumentan a lo largo del año, también lo hace la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$ . En la zona seca, el  $TAC$  máximo ( $12,0 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) coincide con el máximo valor de temperatura ( $24,4 \text{ °C}$ ), dándose en el mes de agosto; aunque el máximo de  $PAR$  tuvo lugar en el mes anterior ( $339,4 \text{ W/m}^2$ ). Sin embargo, en la  $ZI$  el máximo de  $TAC$  ( $19,0 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) coincidió con el máximo de  $PAR$ , en el mes de julio, dándose el máximo de temperatura al mes siguiente. En resumen, la  $TAC$  máxima en la zona seca

coincide con el máximo de la temperatura media, y la TAC máxima en la zona inundada, con el máximo de radiación media mensual.



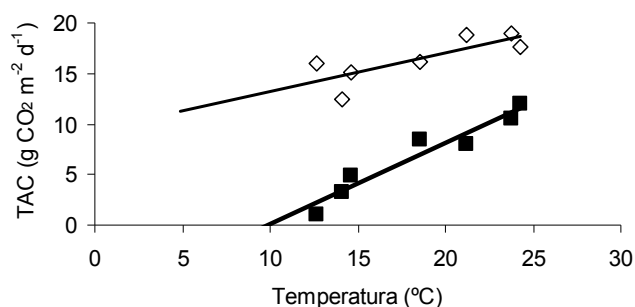
**Figura 5.2.3.1.** Variación de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (TAC) del carrizo en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas), de la temperatura media (triángulos) y del PAR (cuadrados) durante el año (Media ± DE).

En la masiega (Fig. 5.2.3.2) también se constata una pauta estacional, pues el valor de TAC en ambas zonas va aumentando cuando lo hacen los valores de temperatura y PAR, llegando al máximo en los meses de verano. Luego, desciende a medida que avanza el otoño y el invierno, siguiendo la pauta de los valores de los factores ambientales que también comienzan a descender (Fig. 5.2.3.2). El valor más alto de tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> aparece tanto en la zona seca como en la inundada en el mes de julio, siendo 12,6 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y 9,2 g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> en ZS y ZI, respectivamente, y coincidentes con el valor más alto de PAR (339,4 W/m<sup>2</sup>).



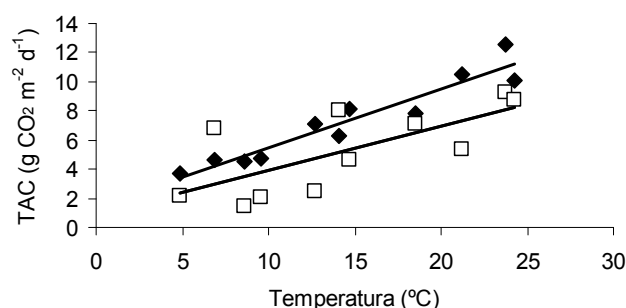
**Figura 5.2.3.2.** Variación de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (TAC) de la masiega en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas), de la temperatura media (triángulos) y del PAR (cuadrados) durante el año (Media ± DE).

También se ha estudiado la relación existente entre el proceso de la fotosíntesis y los factores ambientales, encontrándose una relación lineal positiva estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ) entre la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  diaria y la temperatura media del mes para el carrizo en ambas zonas (Fig. 5.2.3.3), aunque la relación que existe entre la temperatura y la *TAC* en el carrizo de la *ZS* es más fuerte que la que ocurre en la *ZI*. Además, un mismo aumento en la temperatura incrementa la *TAC* en la zona seca más rápidamente que en la *ZI*.



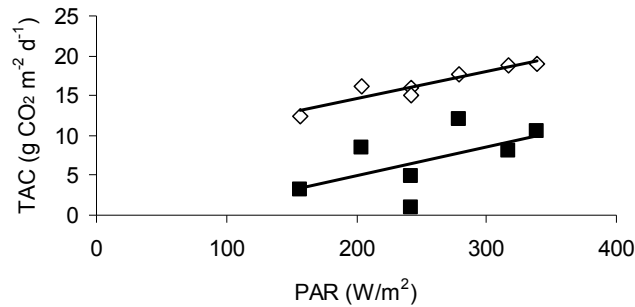
**Figura 5.2.3.3.** Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (*TAC*) y temperatura media del aire en el carrizo en la zona seca (cuadrados negros  $TAC = 0,80 \text{ temperatura} + 7,96$ ;  $r^2 = 0,92$ ;  $p < 0,05$ ) y en la zona inundada (rombos blancos,  $TAC = 0,39 \text{ temperatura} + 9,34$ ;  $r^2 = 0,64$ ;  $p < 0,05$ ).

En la masiega, sin embargo, sólo se ha encontrado una relación lineal positiva estadísticamente significativa en la *ZS* (Fig. 5.2.3.4). En la zona inundada aparece una relación lineal positiva, más débil que la anterior y no estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p > 0,05$ ).



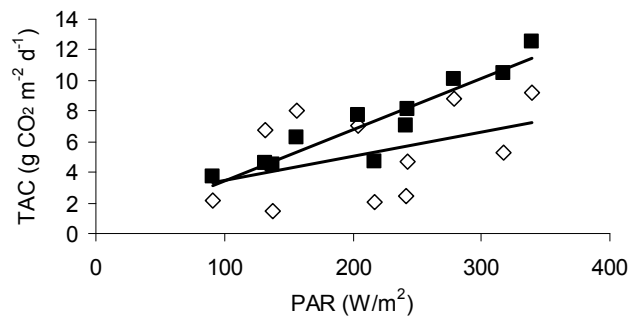
**Figura 5.2.3.4.** Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (*TAC*) y temperatura media del aire en la masiega en la zona seca (rombos negros,  $TAC = 0,40 \text{ temperatura} + 1,42$ ;  $r^2 = 0,90$ ;  $p < 0,05$ ) y en la zona inundada (cuadrados blancos,  $p > 0,05$ ).

Al analizar el efecto que tiene sobre la *TAC* la radiación fotosintética activa (*PAR*), se obtiene una relación lineal positiva estadísticamente significativa entre ambas en el carrizo de la *ZI* (Fig. 5.2.3.5). En la *ZS* aparece una relación lineal positiva, mucho más débil que la anterior y estadísticamente no significativa (correlación de Spearman,  $p > 0,05$ ).



**Figura 5.2.3.5.** Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (*TAC*) y *PAR* medio en el carrizo en la zona seca (cuadrados negros,  $p > 0,05$ ) y en la zona inundada (rombos blancos,  $TAC = 0,03 \text{ PAR} + 7,82$ ;  $r^2 = 0,88$ ;  $p < 0,05$ ).

En la masiega, sin embargo, la relación lineal estadísticamente significativa entre *PAR* y *TAC* se ha encontrado en la *ZS*, aumentando la *TAC* a medida que aumenta el *PAR*. En la *ZI* la relación no es significativa (Fig.5.2.3.6).

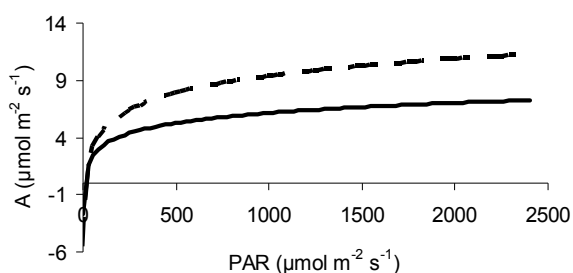


**Figura 5.2.3.6.** Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (*TAC*) y *PAR* medio en la masiega en la zona seca (rombos negros,  $TAC = 0,03 \text{ PAR} + 0,10$ ;  $r^2 = 0,85$ ;  $p < 0,05$ ) y en la zona inundada (cuadrados blanco,  $p > 0,05$ ).

Resumiendo, la temperatura afecta a la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  del carrizo en ambas zonas y a la masiega sólo en la zona seca. Respecto a la radiación visible, sin

embargo, sólo se obtiene un efecto positivo sobre el carrizo en la zona inundada, pero no en la zona seca y lo contrario ocurre en el caso de la masiega.

Para estudiar más en detalle el efecto de la *PAR* sobre la tasa fotosintética neta, se ha buscado si existía alguna relación entre la *A* puntual medida sobre la hoja y el valor de *PAR* puntual medido en el mismo instante con el equipo de *IRGA*. Existe una relación logarítmica estadísticamente significativa en el carrizo entre la *PAR* y la *A*, tanto en la zona seca como en la inundada (Fig. 5.2.3.7). Se dan diferencias significativas entre ambas funciones (*test* de Student,  $p < 0,05$ ), observándose que tanto en la zona seca como en la inundada a medida que aumenta la *PAR* aumenta la *A* hasta un momento a partir del cual el valor de *A* tiende a estabilizarse entrando en fase de meseta, tardando más tiempo el carrizo de la zona inundada en llegar a ese momento.



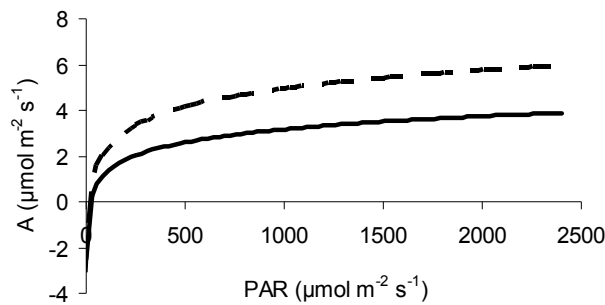
**Figura 5.2.3.7.** Relación entre la tasa fotosintética neta (*A*) del carrizo y la *PAR* (ambas medidas puntuales hechas con el Irga) en la zona seca (línea continua,  $A = -2,41 + 3,21 \text{ Log } (PAR)$ ;  $p < 0,05$ ) y en la zona inundada (línea discontinua,  $A = -3,84 + 4,41 \text{ Log } (PAR)$ ;  $p < 0,05$ ).

Se aprecia un efecto del estrés hídrico en todas las variables fotosintéticas (Tabla 5.2.3.1). Todas ellas disminuyen su valor entre un 25 y un 41%.

|            | ZI              | ZS               |
|------------|-----------------|------------------|
| $R_D$      | $2,0 \pm 0,0$   | $1,17 \pm 0,29$  |
| $Q_{CO_2}$ | $0,12 \pm 0,0$  | $0,09 \pm 0,01$  |
| $I_C$      | $21,0 \pm 2,40$ | $14,21 \pm 2,90$ |
| $P_{max}$  | $13,0 \pm 1,50$ | $8,67 \pm 1,15$  |

**Tabla 5.2.3.1.** Variables fotosintéticas (media  $\pm$  DE) en el carrizo en la zona inundada (ZI) y en la zona seca (ZS). Tasa de respiración ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), punto de compensación de la luz ( $I_c$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), eficiencia de quatum ( $Q_{CO_2}$ ) y la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Dos relaciones logarítmicas estadísticamente significativas definen la relación entre la *PAR* y la *A* en la masiega, una para la zona seca y otra para la zona inundada (Fig. 5.2.3.8). Existen diferencias significativas entre las dos funciones que definen esa relación (*test* de Student,  $p < 0,05$ ). Aquí también se observa que a medida que la *PAR* aumenta, al principio el aumento de *A* es muy rápido, hasta que llega a un valor de *PAR* en el que la *A* tiende a estabilizarse y entrando en una fase de meseta. También es en este caso en la zona inundada donde la masiega necesita un valor más alto de *PAR* para llegar a la fase de estabilización comparado con la zona seca.



**Figura 5.2.3.8.** Relación entre la tasa fotosintética neta (*A*) de la masiega y la *PAR* (ambas medidas puntuales hechas con el *IRGA*) en la zona seca (línea continua  $A = -2,33 + 1,99 \text{ Log}(PAR)$ ;  $p < 0,05$ ) y en la zona inundada (línea discontinua  $A = -1,18 + 1,99 \text{ Log}(PAR)$ ;  $p < 0,05$ ).

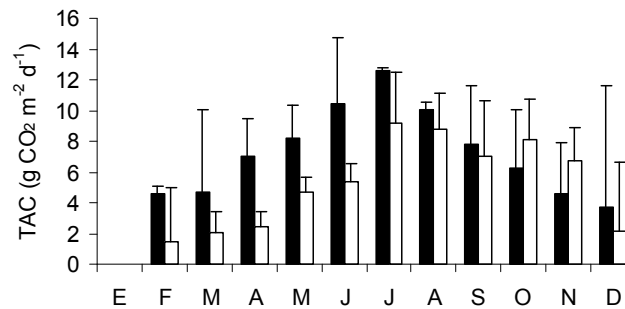
En la masiega, a diferencia de lo que ocurre en el carrizo, sólo se produce un descenso significativo en el valor de dos variables fotosintéticas, la eficiencia de quanta y la fotosíntesis máxima, no apreciándose variación significativa en la tasa de respiración, y aumentando el punto de compensación (Tabla 5.2.3.2).

|            | ZI               | ZS                |
|------------|------------------|-------------------|
| $R_D$      | $1,78 \pm 0,26$  | $1,58 \pm 0,38$   |
| $Q_{CO_2}$ | $0,09 \pm 0,0$   | $0,06 \pm 0,0$    |
| $I_C$      | $25,92 \pm 6,05$ | $39,03 \pm 18,05$ |
| $P_{max}$  | $7,33 \pm 0,29$  | $5,08 \pm 0,76$   |

**Tabla 5.2.3.2.** Variables fotosintéticas (Media  $\pm$  DE) para la masiega en la zona inundada (*ZI*) y en la zona seca (*ZS*). Tasa de respiración ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), punto de compensación de la luz ( $I_c$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), eficiencia de quatum ( $Q_{CO_2}$ ) y la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

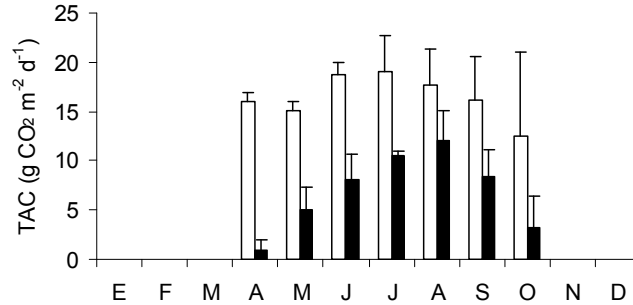
#### 5.2.4. Tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>

La masiega muestra una pauta estacional en la TAC (Fig. 5.2.4.1), que aumenta hasta los meses de verano para luego descender hasta el final del año. El máximo aparece en el mes de julio, tanto en la zona seca ( $12,57 \pm 0,17 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) como en la inundada ( $9,22 \pm 3,25 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), siendo mayor en la zona seca que en la zona húmeda. Los valores mínimos surgen en el mes de diciembre en la zona seca ( $3,69 \pm 7,90 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y en el mes de febrero en la zona inundada ( $1,44 \pm 3,58 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). La tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> es mayor en la zona seca que en la zona inundada durante todo el año, excepto en los meses de otoño, octubre y noviembre. Hay diferencias significativas en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> entre la zona seca y la inundada para la masiega (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



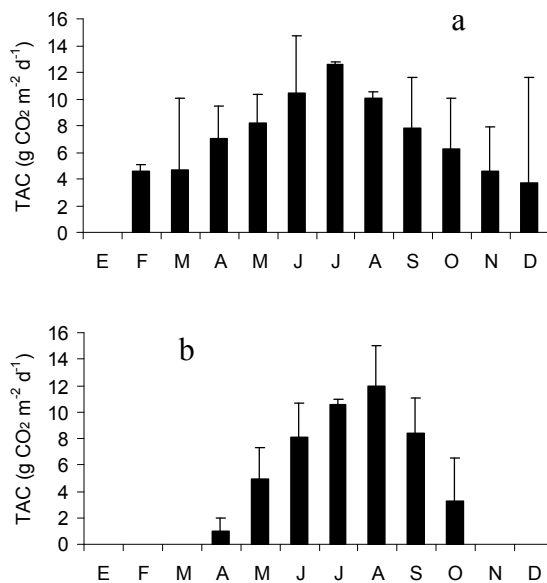
**Figura 5.2.4.1.** Variación de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (TAC) de la masiega en la zona seca (barras negras) y en la zona inundada (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

El carrizo (Fig. 5.3.2.2), también refleja una pauta estacional en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, aumentando hasta los meses de verano, momento en el que tienen lugar los máximos, apareciendo luego un descenso que continúa hasta el final de su ciclo vegetativo. El máximo en la zona inundada se presenta en el mes de julio ( $19,02 \pm 3,69 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), mismo momento en el que ocurre el máximo en la zona seca ( $10,53 \pm 0,48 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). El mínimo aparece por un lado en el mes de octubre en la zona inundada ( $12,47 \pm 8,63 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y en el mes de abril en la zona seca ( $0,97 \pm 1,00 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). La TAC en la zona inundada es mayor que la TAC en la zona seca durante todo el año. Hay diferencias significativas entre la TAC del carrizo en la zona seca y la TAC en la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 5.2.4.2.** Variación de a tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (*TAC*) del carrizo en la zona seca (barras negras) y en la zona inundada (barras blancas) durante el año (media ± DE).

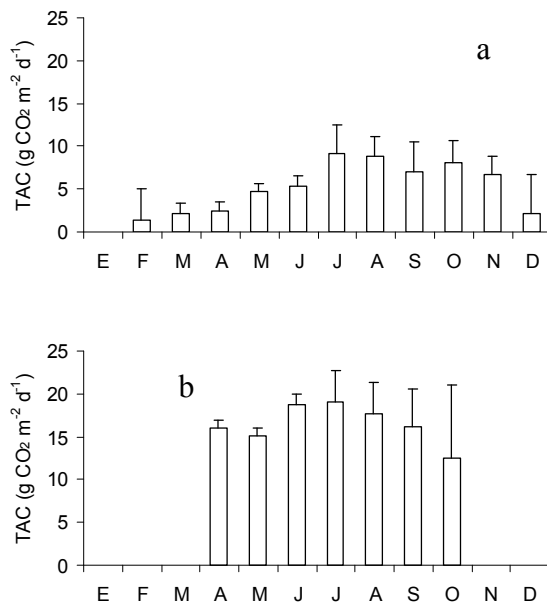
Comparando ahora cómo varía la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> de ambas especies en ambas zonas se observa que en la zona seca la masiega (Fig. 5.2.4.3a) y el carrizo (Fig. 5.2.4.3b) muestran unos valores de *TAC* similares, con un máximo en los meses de verano de  $12,57 \pm 0,18 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en la masiega, y algo menor en el carrizo ( $10,53 \pm 0,48 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), ambos en el mes de julio. El carrizo y la masiega presentan diferencias significativas en la *TAC* en la zona seca (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 5.2.4.3.** Variación de a tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (*TAC*) de la masiega (a) y del carrizo (b) en la zona seca durante el año (media ± DE).



En la zona inundada (Fig.5.2.4.4), sin embargo, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en el carrizo (Fig. 5.2.4.4b) es notablemente mayor que la tasa de asimilación de la masiega (Fig. 5.2.4.4a). Los máximos vuelven a darse en los meses de verano, concretamente en el mes de julio, siendo en el carrizo ( $19,02 \pm 3,69 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) el doble que en la masiega ( $9,22 \pm 3,25 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Entre ambas especies aparecen diferencias significativas en la TAC (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



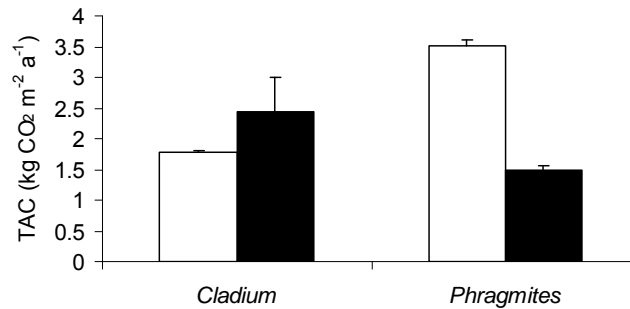
**Figura 5.2.4.4.** Variación de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (TAC) de la masiega (a) y del carrizo (b) en la zona inundada durante el año (media  $\pm$  DE).

### 5.2.5. Tasa anual de asimilación de CO<sub>2</sub>

Haciendo los cálculos anuales de tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en parte de carrizo y masiega en ambas zonas (Fig. 5.2.5.1), la masiega presenta una tasa mayor en la zona seca ( $2,44 \pm 0,57 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) que en la zona inundada ( $1,77 \pm 0,05 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). Sin embargo, el carrizo (Fig.5.2.5.1) presenta mayor tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en la zona inundada ( $3,52 \pm 0,08 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ), siendo la TAC menos de la mitad en la zona seca ( $1,48 \pm 0,08 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ).

Al analizar la TAC anual por zonas (Fig. 5.2.5.1), en la ZI es el carrizo quien presenta una tasa superior de asimilación de CO<sub>2</sub> ( $3,52 \pm 0,08 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). Sin

embargo, en la zona seca, la masiega ( $2,44 \pm 0,57 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) asimila más  $\text{CO}_2$  que el carrizo ( $1,48 \pm 0,08 \text{ kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) a lo largo del año.



**Figura 5.2.5.1.** Tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  anual de la masiega (*Cladium*) y del carrizo (*Phragmites*) en la zona seca (barras negras) y en la zona inundada (barras blancas) (Media  $\pm$  DE).

### 5.3 Repercusión de una sequía prolongada

#### 5.3.1. Factores fisiológicos

La disponibilidad de agua en el suelo es el principal regulador de la apertura y cierre de los estomas y, por tanto, de la transpiración. Ante un estrés hídrico, las raíces reaccionan enviando una señal a las hojas, ordenando el cierre de los estomas. El descenso de la conductancia estomática y, por tanto, de la transpiración es una respuesta habitual por parte de las plantas a la sequía (Schulze et al., 2005, Patger et al., 2005).

*Phragmites* muestra un descenso en la conductancia estomática y transpiración en la zona seca similar al encontrado en otros estudios, como el de Patger et al. (2005), cuando éstos analizan la respuesta de la planta a unas condiciones de sequía extrema (Fig. 5.2.1.4). En esta tesis no se pretende estudiar un gradiente de estrés hídrico, sino una sequía prolongada en el tiempo, lo que la haría comparable en intensidad a sus experimentos más restrictivos. Al comparar los datos de ambos estudios, se observa que tanto la transpiración como la apertura estomática en nuestro caso no llega a descender tanto como muestran Patger et al. (2005) en su experimento (Figs. 5.2.1.4 y 5.2.1.5). El carrizo presenta unas tasas de intercambio de agua similares a las de esos autores cuando suministran un 30% de los requerimientos

hídricos a sus plantas, siendo el resultado presentado en este trabajo un orden de magnitud mayor que el obtenido en las plantas expuestas por Patger et al. (2005) a la máxima sequía (90% de restricción). Los carrizos de la zona seca de esta área de estudio parecen tener una mayor eficiencia en el uso del agua que los del experimento de Patger et al. (2005). Sin embargo, al comparar la eficiencia en el uso de agua ( $A/g_s$ ) que hace el carrizo en ambas zonas, se encuentra un aumento del 40% de este cociente en la zona seca con respecto a la inundada, incremento similar al presentado por Patger et al. (2005).

Estos autores encuentran, además, una relación curvilínea al estudiar la relación que existe entre  $A$  y  $g_s$  en *Phragmites*, en la que se observa un rápido aumento de  $A$  con las  $g_s$  más bajas, estabilizándose después a partir de un valor de  $g_s$  de  $0,35 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En este estudio se observa el mismo comportamiento en el carrizo de la zona inundada (Fig. 4.5.2.1). Aquí también aparece una relación curvilínea entre  $A$  y  $g_s$ , presentando ésta también un momento en el que  $A$  tiende a la estabilización aún aumentando la conductancia estomática. En la zona seca, por el contrario, sigue una relación lineal, viéndose aquí también reflejado cómo los carrizos de este estudio presentan una menor respuesta a la sequía en la zona seca: los valores de  $g_s$  en esa zona se hallan en la zona intermedia de la curva, y no en el rango inferior como ocurre en el experimento de Patger et al. (2005).

*Cladium*, sin embargo, se comporta de forma totalmente diferente. No sólo no muestra un descenso en la conductancia estomática de la planta o en la transpiración, sino que en la zona seca esos valores se ven incrementados (Figs. 6.2.1.6 y 5.2.1.7). Esto es contrario a los resultados encontrados por Saltmarsh et al. (2006) en su experimento. Dichos autores observaron un descenso en la conductancia estomática y en la transpiración en la masiega cuando la sometieron a un estrés hídrico. Además, aquí se constata un aumento de la eficiencia en el uso del agua en la zona seca con respecto a la zona inundada, si bien la razón  $A/g_s$  en la masiega es inferior al encontrado en el carrizo. Otra diferencia encontrada en la masiega con respecto al carrizo es la relación que existe entre  $A$  y  $g_s$  (Figs. 5.2.2.2 y 5.2.2.3). Cuando aumenta la temperatura a partir del valor fijado para ambas zonas el cociente  $A/g_s$  aumenta, presentando entonces en la masiega una mayor eficiencia del uso del agua. Parece haber una doble adaptación, por un lado a la temperatura, generalmente elevada en nuestra latitud, y por otro lado a la falta de agua, común en un clima semi-árido como el que acontece en el área de estudio de esta tesis. La masiega presenta una mayor

actividad fotosintética a temperaturas más elevadas, aún reduciendo su apertura estomática.

### 5.3.2. Factores ambientales

Como ya se ha mencionado anteriormente, el medio ambiente afecta a los organismos de diferentes formas y en diferentes momentos. Para entender estas relaciones, generalmente se estudia cómo los factores ambientales intervienen en el desarrollo, funcionamiento y distribución de los seres vivos, en este caso de las plantas (Schulze et al., 2005).

Entre los factores que las afectan, la radiación solar es quizá el más heterogéneo en el espacio y en el tiempo. Una parte importante de la radiación solar proporciona la energía necesaria para la fotosíntesis y sirve como marcador de fotoregulación en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Percy, 1999). La cantidad y la calidad de la luz afectan a las propiedades de los ecosistemas en general y al comportamiento de las plantas en particular, pero los efectos directos son en muchos casos difíciles de cuantificar debido a las correlaciones complejas (exceso de luz-altas temperaturas-estrés hídrico) y a las complejas interacciones con otros factores ambientales. Por ejemplo: el estrés hídrico reduce la capacidad fotosintética de usar la luz y la luz ultravioleta afecta a las plantas, pero a su vez también afecta a la actividad de herbívoros y microorganismos, pudiendo variar su cadena alimenticia (Valladares, 2003).

La luz medida en un ecosistema depende de la latitud del sitio, la estación, la hora del día, la presencia de nubes o la variabilidad en la transparencia de la atmósfera, y si donde la medimos es en una planta, de la presencia de vegetación próxima o de si encontramos cualquier estructura, natural o artificial, que genere efecto sombra. Todos estos factores afectan al espectro de radiación, la intensidad y la dirección de la misma y a la duración del fotoperiodo (Valladares et al., 2012). En este estudio se observa como la intensidad lumínica varía en función de los meses del año (Figs. 5.2.3.1 y 5.2.3.2), alcanzando los máximos en los meses del verano, momento en el que la intensidad de la radiación es mayor debido a la posición de nuestra latitud con respecto al sol. A medida que ese ángulo de incidencia varía, la radiación disminuye tal y como se aprecia en los meses de invierno. En esta medida no se ha producido ningún efecto sombra, debido a la ubicación de la estación meteorológica en un

espacio abierto. Esta variación estacional de la *PAR* se traduce en cómo varía la tasa fotosintética de las plantas objeto de este estudio durante el año, presentando éstas los máximos de asimilación de carbono en los meses de mayor intensidad lumínica (Figs. 5.2.3.1 y 5.2.3.2).

En zonas secas de la tierra las plantas presentan aproximadamente un valor de  $Q_{CO_2}$  de  $0,02 \text{ mol mol}^{-1}$ , es decir, necesitan del orden de 50 moles de fotones  $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para procesar 1 mol de  $\text{CO}_2$  (Schulze et al., 2005). Esto es así porque al incidir la energía proveniente de la luz, el PSI y el PSII transforman esa energía liberando electrones al NADPH y utilizando el  $\text{CO}_2$  como sustrato de la reacción. Al disminuir el intercambio gaseoso dentro de la hoja, la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  está limitada, dando como resultado que este proceso no se pueda llevar a cabo. Hace falta, pues, que incidan mayor número de fotones para activar la reacción. Ante la falta de agua las plantas responden variando la apertura de los estomas e interrumpiendo el intercambio gaseoso. La diferencia que se observa en la  $Q_{CO_2}$  en el carrizo entre la zona seca y la zona inundada refleja esto: la zona seca tiene limitada la apertura de los estomas limitando el intercambio gaseoso y a la vez, el proceso de la fotosíntesis (Figs. 5.2.3.7 y 5.2.3.8). Sin embargo, en el presente trabajo plantas muestran una eficiencia de quanta mayor que la descrita por Schulze et al. (2005) para zonas secas, demostrando una mejor respuesta ante la sequía (Tabla 5.2.3.1). El hecho de que ambas plantas en ambas zonas presenten unos valores de  $Q_{CO_2}$  mayores que otros encontrados en la bibliografía (Lessmann et al., 2001) pone de manifiesto el efecto de la temperatura. Como se comentará más abajo en detalle, en un clima cálido como el que nos ocupa, la temperatura favorece el proceso de la fotosíntesis. Las temperaturas medias acontecidas en las zonas de estudio de Lessmann et al. (2001) son inferiores en todos los casos a las monitorizadas en este trabajo. Al comparar el comportamiento de ambas plantas, la masiega presenta unos valores de  $Q_{CO_2}$  inferiores a los del carrizo incluso en la zona inundada (Fig. 5.2.3.8). La fotosíntesis máxima en ambas plantas disminuye en la zona seca, siendo mayores en el carrizo que en la masiega en ambas zonas (Tablas 5.2.3.1 y 5.2.3.2). La  $P_{max}$  está regulada por la concentración de nutrientes dentro de la hoja, estando en concreto el nitrógeno muy relacionado con la actividad de la enzima Rubisco (Lessmann et al., 2001). El porcentaje de nitrógeno en la hoja de carrizo es mayor que el que aparece en la hoja de masiega durante todo su ciclo vegetativo (datos obtenidos en este estudio, pero que serán comentados en el capítulo siguiente),

favoreciendo que la  $P_{max}$  de *Phragmites* sea mayor que la de *Cladium*, independientemente de la exposición o no a un estrés.

El otro componente ambiental objeto de estudio en este Apartado es la temperatura. Esta afecta principalmente a la canalización de actividades enzimáticas y a los procesos que ocurren en las membranas; por lo tanto, afecta a la fotosíntesis (Lambers et al., 1998). Las plantas están adaptadas o aclimatadas a diferentes regímenes de temperatura, lo que provoca que la energía de activación de los procesos metabólicos que suceden en ellas difiera en función de la temperatura a la que están expuestas; por lo tanto, el proceso de la fotosíntesis se ve afectado del mismo modo (Lambers et al., 1998). *Phragmites* presenta un aumento de la fotosíntesis en función de la temperatura, sin que se aprecie ningún efecto negativo de la misma (Fig. 5.2.3.3). En *Cladium*, sin embargo, como ya se mencionó en el apartado anterior, cambia la relación que existe entre la apertura estomática y la fotosíntesis, dependiendo del rango de valores de temperatura en el que se encuentre (Figs. 5.2.2.2 y 5.2.2.3). Esta compleja relación podría explicar por qué las relaciones entre PAR, temperatura y fotosíntesis en la masiega no son significativas en la zona inundada, pero sí en la zona seca, pues se produce un efecto sinérgico en el que los dos factores, a través de la apertura estomática, controlan la asimilación de carbono por parte de la planta (Figs. 5.2.3.4 y 5.2.3.6).

### 5.3.3. Tasa Fotosintética Neta

En la zona inundada, el carrizo presenta unos valores de asimilación de carbono similares a los encontrados por otros autores en sus experimentos (Patger et al., 2005, Brix et al., 2001, Saltmarsh et al., 2006). En esta planta la tasa fotosintética neta es muy superior en la zona inundada con respecto a la zona seca (Fig. 5.2.1.1) ya que el descenso de la cantidad de agua disponible para la planta puede provocar la reducción de la actividad fotosintética de la misma. Esto puede ocurrir por dos causas: el cierre de los estomas o cambios bioquímicos ocurridos dentro de la hoja. Como se comentó en el Apartado anterior, el carrizo de la zona seca presenta una menor apertura estomática y una menor transpiración, lo que provocaría un descenso en su tasa fotosintética (Figs. 5.2.1.4 y 5.2.1.5) observación similar a otros autores como Patger et al. (2005) o Saltmarsh et al. (2006) que aprecian también un descenso en la tasa fotosintética cuando la disponibilidad hídrica disminuye debida también al cierre

de los estomas. Las plantas de este estudio, sin embargo, presentan una mayor eficiencia en su respuesta que en el caso de Saltmarsh et al. (2006), manteniendo la tasa fotosintética en valores positivos aún en condiciones de estrés. Además, comparando las tasas encontradas por Saltmarsh et al. (2006) con las de este trabajo en el momento más favorable, vemos que en las plantas de este son siempre mayores.

El valor de la tasa fotosintética de la masiega expuesto es esta Tesis superior al descrito por Pezeshki et al. (1996) en *C. jamaicensis* en todos los casos (Fig. 5.2.1.2). Al estudiar el efecto de la sequía en la masiega, la tasa fotosintética es mayor en la zona seca que en la zona inundada, si bien esta diferencia no es tan pronunciada como en el caso del carrizo en la ZI (Figs. 5.2.4.1 y 5.2.4.2). Como ya se ha mencionado, la masiega presenta una gran eficiencia en el uso del agua en condiciones de estrés, lo que se ve reflejado en la apertura estomática, con lo que el flujo de carbono no se vería afectado por esta causa. Estos resultados discrepan de los de Saltmarsh et al. (2006), quienes encuentran en la masiega una respuesta a la sequía reflejada en un descenso de la tasa fotosintética. La masiega del presente estudio no sólo no se ve aparentemente afectada por el estrés hídrico, sino que muestra una mejor adaptación que el carrizo (Figs. 5.2.4.1 y 5.2.4.2).

Aunque en el capítulo 9 se explicará más en detalle, vamos a introducir aquí el término “plasticidad fenotípica”. El carrizo reacciona a la sequía mediante diferentes respuestas que le permiten sobrevivir a este estrés. Por ello al carrizo se le atribuye plasticidad fenotípica. Sin embargo, la masiega en la zona seca no responde como podría esperarse según el estudio de Saltmarsh et al. (2006). Parece que el mantener a esta planta en un estado de estrés permanente y prolongado en el tiempo le ha conferido ventajas adaptativas que ante una exposición corta o menos intensa no se habrían visto reflejadas: la masiega no sólo muestra plasticidad fenotípica, sino plasticidad que podría ser adaptativa. Esto nos podría hacer replantearnos la posible respuesta que pueden tener las plantas ante un estrés hídrico, ya que, dependiendo de la intensidad y la duración, las respuestas típicas que esperaríamos encontrar puede que no aparecieran.

#### 5.3.4. Tasa fotosintética anual

La tasa de asimilación de carbono anual por el carrizo de la zona inundada es similar a la encontrada por Brix et al. (2001) en su estudio (Fig. 5.2.5.1). Esta tasa anual se reduce drásticamente en la zona seca. No se han encontrado estimaciones

anuales para la tasa fotosintética en la masiega, ni en *C. jamaicensis* ni en *C. mariscus*. Comparando ambas plantas, la masiega muestra una mayor asimilación de carbono que el carrizo en la zona seca; sin embargo, el carrizo en la zona inundada muestra una mayor capacidad de actuar como sumidero de carbono que la masiega (Fig. 5.2.5.2).

## 5.4 Conclusiones

En condiciones de sequía *Phragmites* disminuye su tasa de intercambio gaseoso, reduciendo su apertura estomática y la transpiración (Tabla 5.4.1). Esto se traduce en un descenso de la tasa fotosintética, provocando una menor asimilación de carbono anual por parte de la planta. Estas respuestas ayudan a la planta a sobrevivir en condiciones de estrés hídrico, mejorando su eficacia en el uso del agua disponible y permitiendo su distribución por distintos tipos de ecosistemas. *Cladium*, en cambio, muestra una mayor apertura estomática y transpiración (Tabla 5.4.1). La tasa de asimilación de carbono en esta planta también es mayor en la zona seca que en la inundada, al contrario de lo que sucede en el carrizo.

|            | <i>Cladium</i> | <i>Phragmites</i> |
|------------|----------------|-------------------|
| $A/g_s$    | 27% ↑          | 40% ↑             |
| $g_s$      | 50% ↑          | 50% ↓             |
| TAC anual  | 37% ↑          | 57% ↓             |
| $P_{max}$  | 31% ↓          | 33% ↓             |
| $R_d$      | ≈              | 41% ↓             |
| $Q_{CO_2}$ | 33% ↓          | 25% ↓             |
| $I_c$      | 50% ↑          | 32% ↓             |

**Tabla 5.4.1.** Variación relativa de las características fisiológicas de *Cladium* y *Phragmites* ante un estrés hídrico respecto a las condiciones normales de inundación ( $A$ , tasa fotosintética neta;  $g_s$ , conductancia estomática; TAC, tasa de asimilación de  $CO_2$ ;  $P_{max}$ , fotosíntesis máxima;  $R_d$  tasa de respiración;  $Q_{CO_2}$  eficiencia de quanta;  $I_c$  punto de compensación).

Ni la temperatura ni la irradiancia actúan como factores limitantes en ninguna de las dos zonas objeto de este estudio. La sequía provoca cambios en las relaciones que existen entre la radiación fotosintéticamente activa y la fotosíntesis, reduciendo la eficiencia de quanta y la  $P_{max}$  ante el estrés. Sin embargo, este efecto es menor que el observado por otros autores ante condiciones similares.



La masiega presenta una mayor adaptación a la falta de agua que se ve traducida en un mejor aprovechamiento del recurso hídrico, lo que hace que esta planta presente un comportamiento más favorable que el carrizo ante este estrés. Estos hechos no habían sido detectados en otros estudios hasta ahora.





---

## **CAPÍTULO 6.**

**EFFECTO DE LA SEQUÍA EN LA  
RESPIRACIÓN DE LOS  
SEDIMENTOS**



## 6.1. Introducción

La respiración de suelos se define como la producción de CO<sub>2</sub> procedente de la respiración de microorganismos del suelo, las raíces, los rizomas y micorrizas. La importancia específica de cada uno de ellos varía ampliamente entre sitios y ha sido siempre difícil de determinar debido a que los diferentes métodos de medida provocan una alteración del suelo (Raich & Schlesinger, 1992).

La tasa a la cual pasa el CO<sub>2</sub> del suelo a la atmósfera está controlada por la tasa de producción de CO<sub>2</sub> (verdadera tasa de respiración), la intensidad del gradiente de la concentración de CO<sub>2</sub> entre el suelo y la atmósfera, las características del sistema de poros del suelo, la temperatura del aire y la velocidad del viento, las cuales influyen en el movimiento del CO<sub>2</sub> dentro y fuera del suelo (Raich & Schlesinger, 1992).

Algunas de las medidas más antiguas de la respiración del suelo - emisión de CO<sub>2</sub> desde la superficie del suelo- fueron realizadas hace más de 90 años (Gainey, 1919). Ahora, el total de la emisión global de CO<sub>2</sub> por los suelos está reconocido como uno de los flujos más importantes dentro del ciclo del carbono y pequeños cambios en la magnitud de la respiración del suelo pueden tener un gran efecto en la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (Schlesinger & Andrews, 2000).

La tasa de respiración está íntimamente ligada a la temperatura y humedad del suelo. Predecir qué respuesta tendría la respiración ante un escenario de cambio global en el que se produjeran aumentos considerables de la temperatura y disminuciones drásticas de la tabla de agua requiere un mejor conocimiento de las relaciones existentes entre la tasa de respiración y la temperatura y la humedad (Gaumont-Guay et al., 2006).

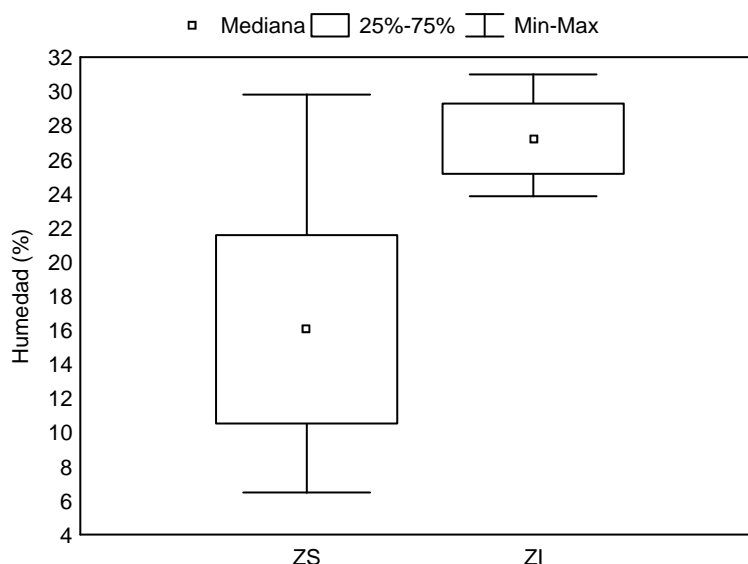
A pesar del gran número de trabajos sobre este tema, todavía hay muchas preguntas sin responder debido a la compleja interacción de procesos que regulan la respiración. El que la respiración esté integrada por la producción de raíces y microorganismos hace que el estudio del efecto que ejercen las condiciones ambientales sobre ellos sea difícil de integrar (Gaumont-Guay et al., 2006).

En este Capítulo se va a determinar como la sequía afecta a la tasa de respiración de los sedimentos. También se estimará qué porcentaje de la tasa de respiración se debe a las raíces y rizomas y qué parte a los microorganismos del suelo. Por último, además de la humedad también se considerará el efecto de la temperatura en la tasa de respiración bajo un escenario de estrés hídrico.

## 6.2 Estudio de la tasa de respiración en condiciones de sequía prolongada

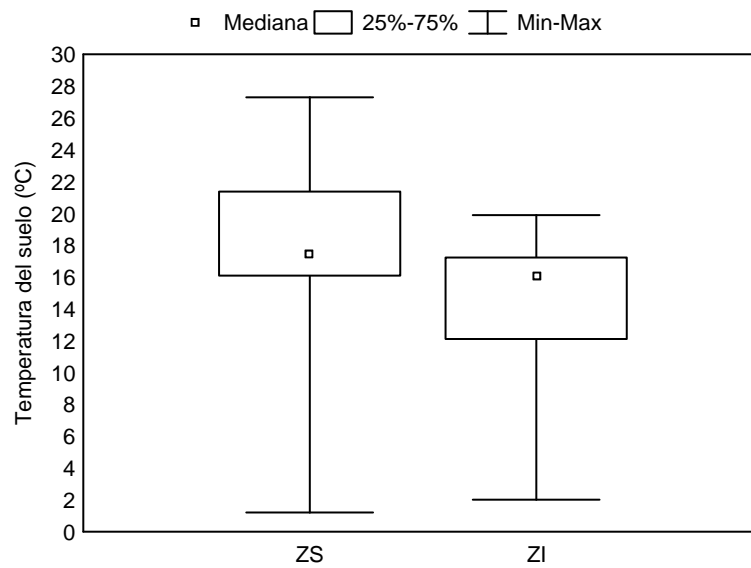
### 6.2.1. Factores ambientales

Existen diferencias significativas entre los valores de humedad de ambas zonas, seca e inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ; Fig. 6.2.1.2). Los valores de humedad en la zona seca presentan una mayor variabilidad (6,48-29,8%) que en la zona inundada (23,8-30,9%). La media de humedad en la zona inundada fue prácticamente el doble ( $27,3 \pm 2,2\%$ ) de la humedad en la zona seca ( $16,6 \pm 6,6\%$ ).



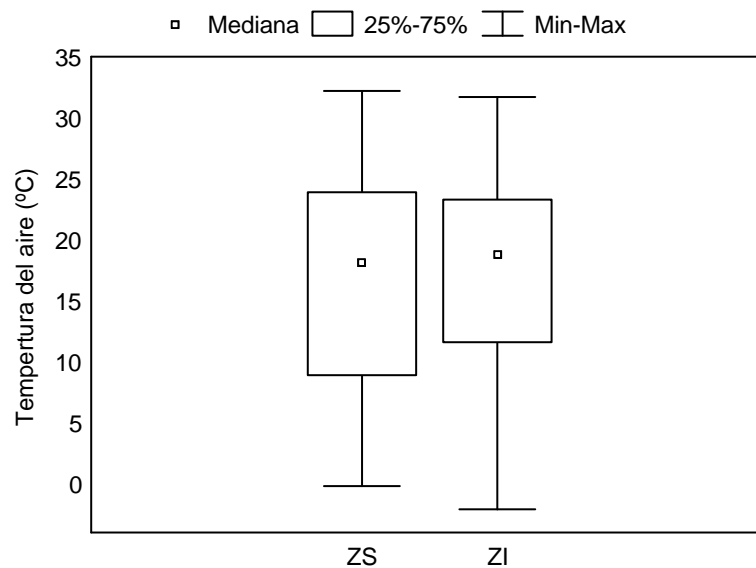
**Figura 6.2.1.2.** Humedad del suelo en la zona seca (ZS) y en la zona inundada (ZI), correspondientes a los valores corregidos con la calibración del TDR.

Al analizar la temperatura del suelo tomada con el equipo EGM, se observa que la zona seca presenta un mayor rango de variación de las temperaturas (1,2-27,3 °C; Fig. 6.2.1.1) que la zona inundada (2,0-19,9 °C). Además, la temperatura media del suelo en la ZS ( $16,0 \pm 7,1$  °C) fue más alta que la encontrada en la ZI ( $14,0 \pm 5,4$  °C). Existen diferencias significativas de los valores de temperatura del suelo entre la zona seca y la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 6.2.1.1.** Temperatura del suelo en la zona seca (ZS) y en la zona inundada (ZI).

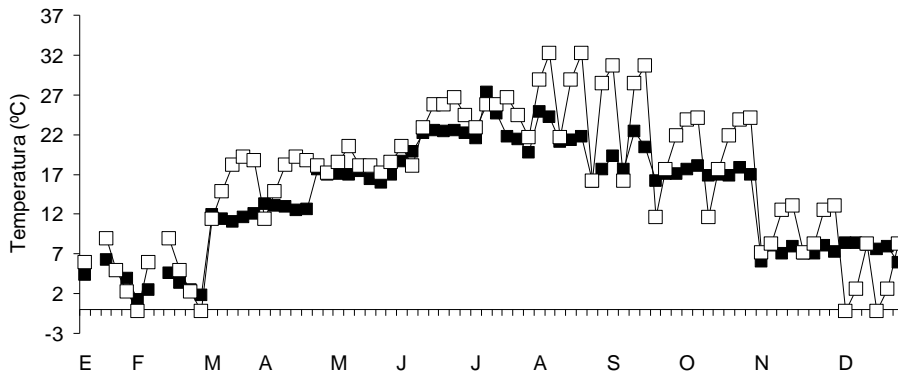
Al analizar la temperatura del aire (Fig. 6.2.1.3) registrada en ambas zonas, no han aparecido diferencias significativas entre los valores de temperatura del aire en las zonas seca e inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ).



**Figura 6.2.1.3.** Temperatura del aire en la zona seca (ZS) y en la zona inundada (ZI).

La zona seca presenta un rango de variación de las temperaturas (-0,2-32,3 °C) similar al encontrado en la zona inundada (-2,1-31,7 °C). La media de la temperatura del aire en la ZS ( $19,0 \pm 8,6$  °C) es similar a la media de la ZI ( $19,1 \pm 9,2$  °C).

Analizando la pauta que siguen la temperatura del aire ( $T_a$ ) y la del suelo ( $T_s$ ) a lo largo del año, se constatan diferencias de comportamiento entre la zona seca y la zona inundada. En la primera (Fig. 6.2.1.4), cuando la temperatura del aire aumenta, también lo hace la temperatura del suelo. Se aprecian oscilaciones periódicas pequeñas en ambas temperaturas que se corresponden con los aumentos de temperatura acontecidos durante la medida en período diurno (en las horas centrales del día la temperatura aumenta). Además, también se observa una pauta estacional, las primeras medidas serían las tomadas en los meses de invierno, donde aparecen las medidas inferiores, luego se produce un aumento a medida que avanza el año hacia el verano, para volver a descender en la última época del año. La temperatura media del aire encontrada al realizar las medidas del experimento fue de  $19,0 \pm 8,58$  °C y la del suelo,  $16,01 \pm 7,13$  °C.

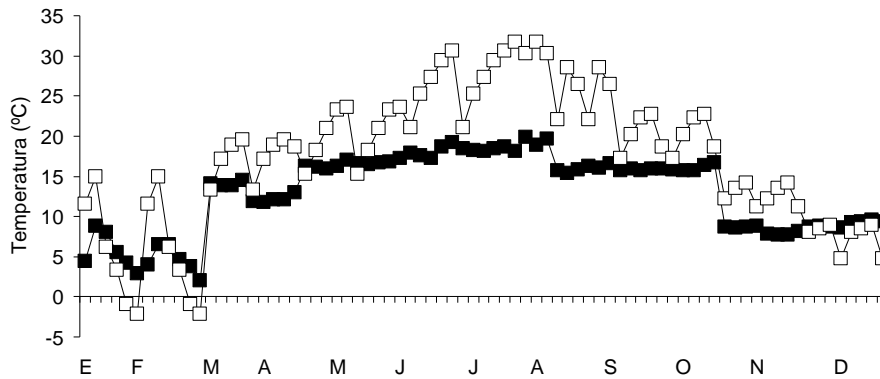


**Figura 6.2.1.4.** Variación de la temperatura del suelo (cuadrados negros) y del aire (cuadrados blancos) durante un año en la zona seca.

La zona inundada muestra algunas diferencias en el comportamiento de la temperatura del suelo con respecto a la del aire (Fig. 6.2.1.5). Se aprecia una pauta estacional similar a la encontrada en la zona seca, valores más bajos en los períodos de invierno y valores más altos en la parte central del año. Sin embargo, las pequeñas oscilaciones periódicas encontradas en la temperatura del aire (Fig. 6.2.1.5, cuadrados

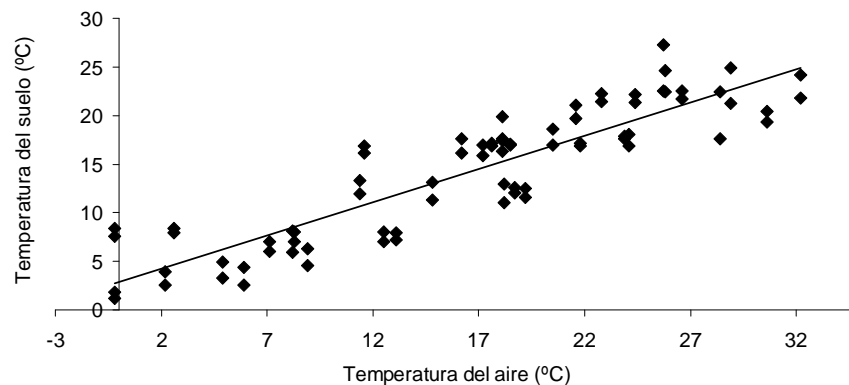


blancos) no aparecen en la temperatura del suelo (Fig.6.2.1.5, rombos negros). En esta zona, la temperatura del suelo parece estar amortiguada en los meses más cálidos y no sufre apenas oscilaciones, probablemente por el efecto tamponador de la humedad. La temperatura media del suelo es  $14,0 \pm 7,1$  °C.



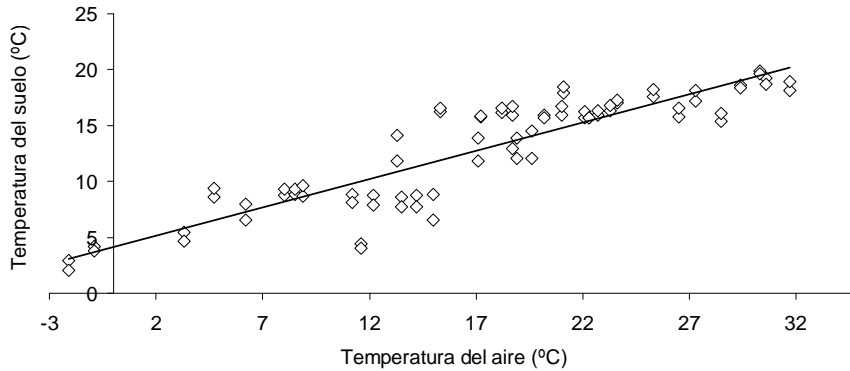
**Figura 6.2.1.5.** Variación de la temperatura del suelo (cuadrados negros) y del aire (cuadrados blancos) durante un año en la zona inundada.

Existe una relación lineal positiva estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ) entre la temperatura del suelo y la del aire en la zona seca (Fig. 6.2.1.6).



**Figura 6.2.1.6.** Relación entre la temperatura del suelo ( $T_s$ ) y la temperatura del aire ( $T_a$ ) ( $T_s = 0,69T_a + 2,87$ ;  $r^2 = 0,80$ ;  $p < 0,05$ ) en la zona seca.

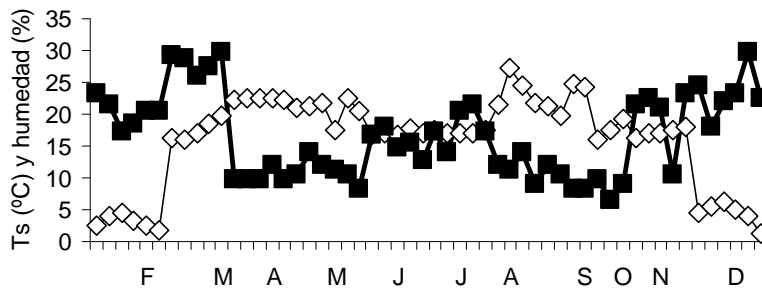
También aparece una relación lineal, positiva y estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ) entre la temperatura del suelo y la del aire en la zona inundada (Fig. 6.2.1.7).



**Figura 6.2.1.7.** Relación entre la temperatura del suelo ( $T_s$ ) y la temperatura del aire ( $T_a$ ) ( $T_s = 0,51T_a + 4,17$ ;  $r^2 = 0,81$ ;  $p < 0,05$ ) en la zona inundada.

Al comparar la relación que existe entre temperatura del suelo y temperatura del aire en la zona seca y en la zona inundada, se observa que aunque las dos son igual de estrechas ( $r^2 = 0,80$  y  $r^2 = 0,81$  en la zona seca e inundada, respectivamente), en la zona inundada, la temperatura del suelo aumenta menos que la temperatura del suelo de la zona seca, para un mismo incremento de temperatura del aire (pendientes de 0,69 y 0,51 para zona seca e inundada, respectivamente). Estas funciones muestran diferencias significativas entre sí (*test* de Student,  $p < 0,05$ ).

Al estudiar la humedad, también vemos diferencias en su comportamiento entre las zonas seca e inundada (Figs. 6.2.1.8 y 6.2.1.9).

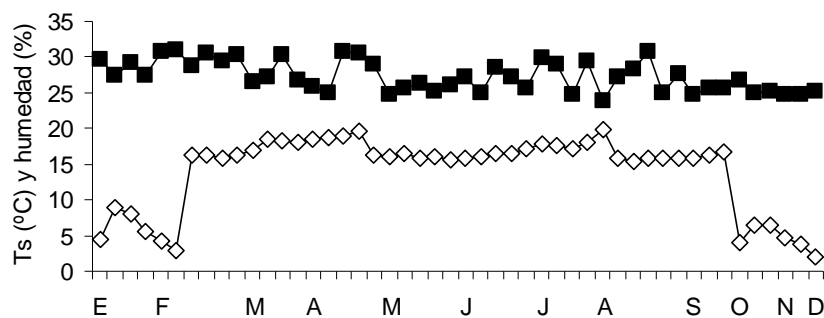


**Figura 6.2.1.8.** Variación de la temperatura del suelo ( $T_s$ , rombos blancos) y de la humedad (cuadrados negros) durante un año en la zona seca.

Estas diferencias ya se comprobaron estadísticamente cuando se analizaron los valores (véase más arriba). En la zona seca los valores de humedad más altos se corresponden con menores valores de temperatura del suelo. Recordando la Fig. 6.2.1.4., los valores inferiores de temperatura del suelo correspondían a los de los meses más fríos (invierno), que es el momento en el que la humedad muestra los valores más altos. En el verano (temperatura del suelo más alta) la humedad desciende.

En la zona inundada sin embargo (Fig. 6.2.1.9), la humedad permanece casi constante durante todo el año. Estas medidas se están realizando en una zona que la dirección del Parque Nacional mantiene permanentemente inundada todo el año de forma artificial. En esta zona no se observa variación de la humedad respecto de la temperatura, viéndose sólo variación en ésta última entre los meses más fríos y el resto del año.

Entre la temperatura del suelo y la humedad no se ha encontrado en ninguna de las dos zonas relación.



**Figura 6.2.1.9.** Variación de la temperatura del suelo (rombos blancos) y de la humedad (cuadrados negros) durante un año en la zona inundada.

### 6.2.2. Tasa de respiración

Comparando los datos obtenidos de tasa de respiración en ambas zonas (Fig. 6.2.2.1), se observa que la zona seca presenta un rango de variación mayor en las medidas ( $0,07-2,78 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) que la zona inundada ( $0,03-2,38 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). Además, también la zona seca es la que presenta la media de la tasa de respiración más alta ( $1,34 \pm 0,63 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), comparado con la zona inundada ( $0,99 \pm 0,63 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). Hay diferencias significativas entre los valores de tasa de respiración de la

zona seca y los valores de tasa de respiración obtenidos en la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

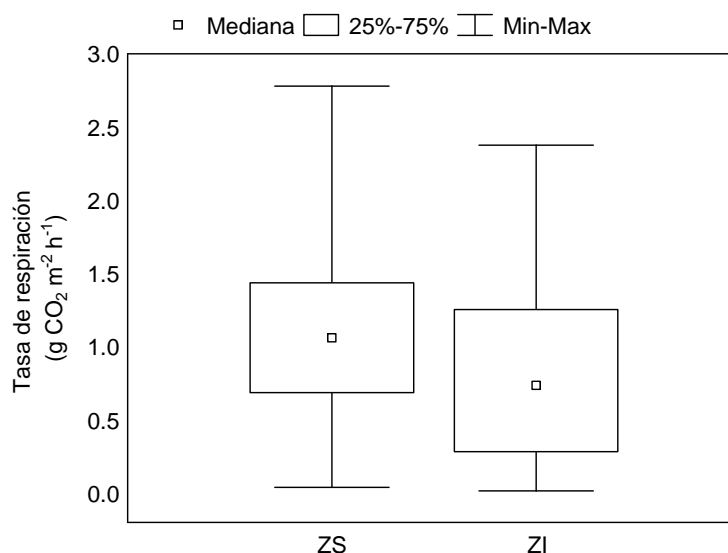
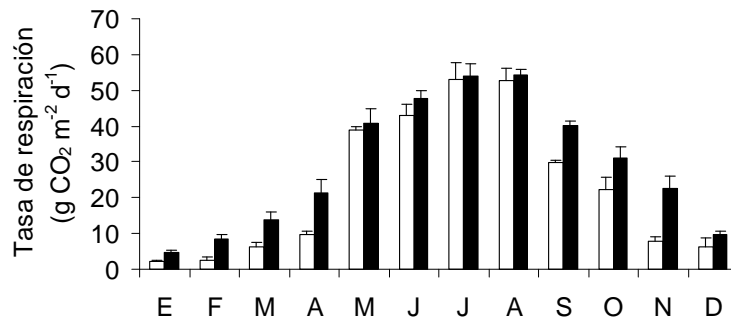


Figura 6.2.2.1. Tasa de respiración del sedimento en la zona seca (ZS) y en la zona inundada (ZI).

Si en vez de analizar los valores puntuales de tasas de respiración, se estudia ahora los valores integrados mensualmente, aparece una pauta estacional tanto en la zona seca como en la zona inundada (Fig. 6.2.2.2), dándose los valores máximos en los meses de verano y descendiendo luego a medida que avanza el año. En la zona seca el valor máximo se encuentra en el mes de julio ( $54,0 \pm 3,52 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), momento hasta el cual la tasa ha aumentado de forma progresiva desde enero. A partir de ese mes, se produce una disminución de la tasa de respiración hasta el mes de diciembre; el mínimo se tuvo en el mes de enero ( $4,77 \pm 0,72 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). En la zona inundada obtenemos el mismo patrón de comportamiento que en la zona seca. Se produce un aumento paulatino desde el comienzo del año hasta los meses de verano, alcanzando la máxima tasa de respiración en el mes de julio ( $53,13 \pm 4,77 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), momento a partir del cual la tasa de respiración disminuye hasta el mes de diciembre; el mínimo en este caso también lo encontramos en el mes de enero ( $2,18 \pm 0,26 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

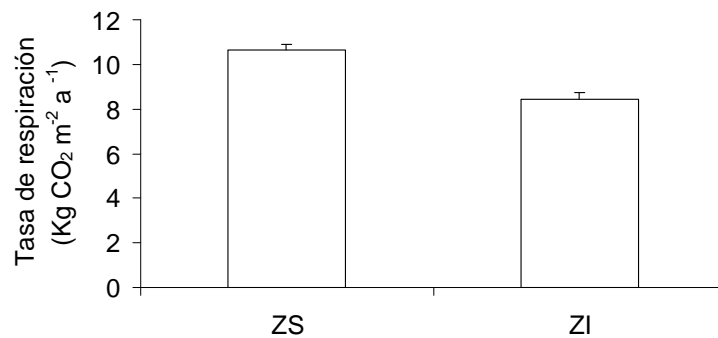
Durante todo el año, la tasa de respiración de la zona seca resulta superior a la obtenida en la zona inundada, pero las diferencias se incrementan en los meses fríos

(noviembre a abril). Esta diferencia es menor desde el mes de mayo hasta agosto, momento en el cual las tasas de respiración casi se igualan. Hay diferencias significativas entre los valores integrados de la tasa de respiración de la zona seca y los obtenidos en la zona inundada (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 6.2.2.2.** Variación de la tasa de respiración en la zona seca (barras negras) y en la zona inundada (barras blancas) durante el año. (Media  $\pm$  DE).

En la zona seca la tasa de respiración anual asciende a  $10,65 \pm 0,24$  kg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, siendo ésta mayor que la tasa de respiración anual en la zona inundada ( $8,42 \pm 0,34$  kg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; Fig.6.2.2.3).

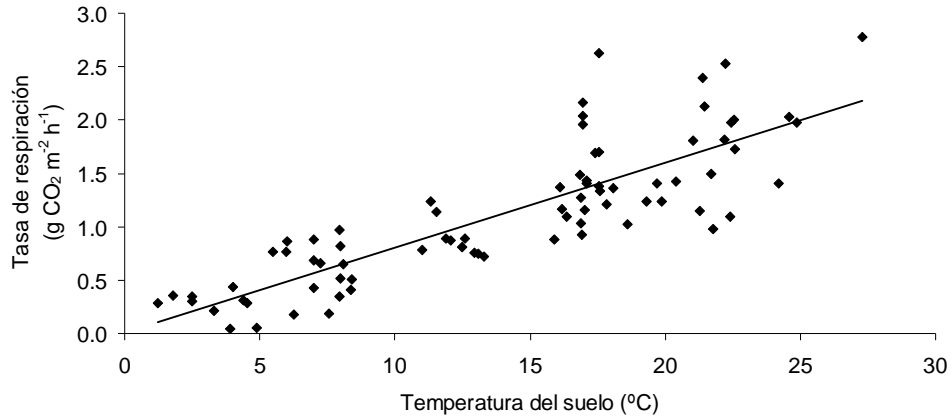


**Figura 6.2.2.3.** Tasa de respiración anual de los sedimentos en la zona seca (ZS) y en la zona inundada (ZI) (Media  $\pm$  DE).

### 6.2.3. Factores de control ambiental que afectan a la respiración

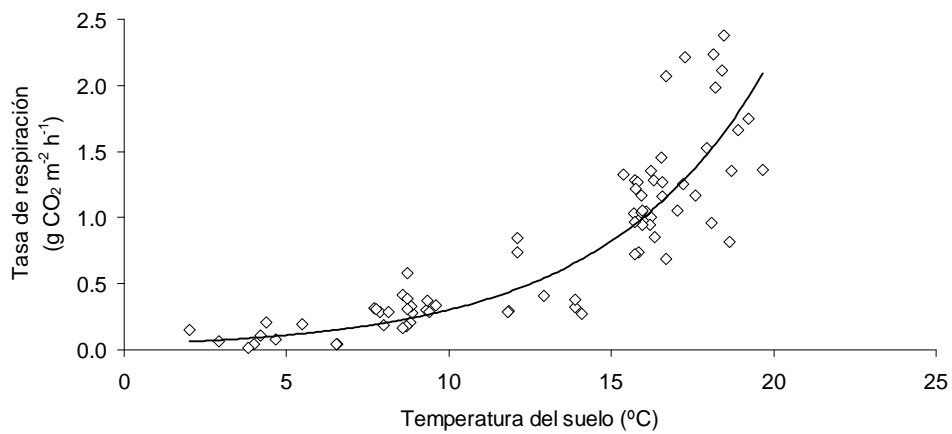
La zona seca (Fig. 6.2.3.1) presenta una relación lineal positiva y estadísticamente significativa entre la temperatura del suelo y la tasa de respiración

(correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ), de forma que, a medida que la temperatura del suelo aumenta, produce un efecto positivo sobre la tasa de respiración del sedimento.



**Figura 6.2.3.1.** Relación entre la tasa de respiración ( $Tr$ ) y la temperatura del suelo ( $Ts$ ) en la zona seca ( $Tr = 0,08Ts + 0,01$ ;  $r^2 = 0,70$ ;  $p < 0,05$ ).

En la zona inundada (Fig. 6.2.3.2) la relación es diferente.. En este caso, la tasa de respiración también aumenta con la temperatura del suelo, pero de forma más rápida que en la zona seca.

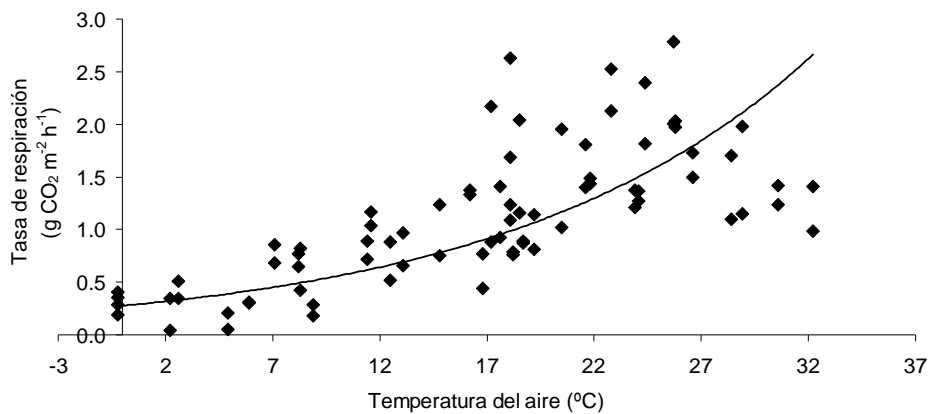


**Figura 6.2.3.2.** Relación entre la tasa de respiración ( $Tr$ ) y la temperatura del suelo ( $Ts$ ) en la zona inundada ( $Tr = 0,041 e^{0,2Ts}$ ;  $r^2 = 0,80$ ;  $p < 0,05$ ).

Aparece una relación exponencial estadísticamente significativa entre la temperatura del suelo y la tasa de respiración en esta zona (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ )

Existen diferencias significativas (*test* de Student, datos independientes,  $p < 0,05$ ) entre las dos funciones que definen la relación de la tasa de respiración y la temperatura del suelo, siendo la relación encontrada para la zona inundada más fuerte ( $r^2 = 0,80$ ) que la encontrada para la zona seca ( $r^2 = 0,70$ ).

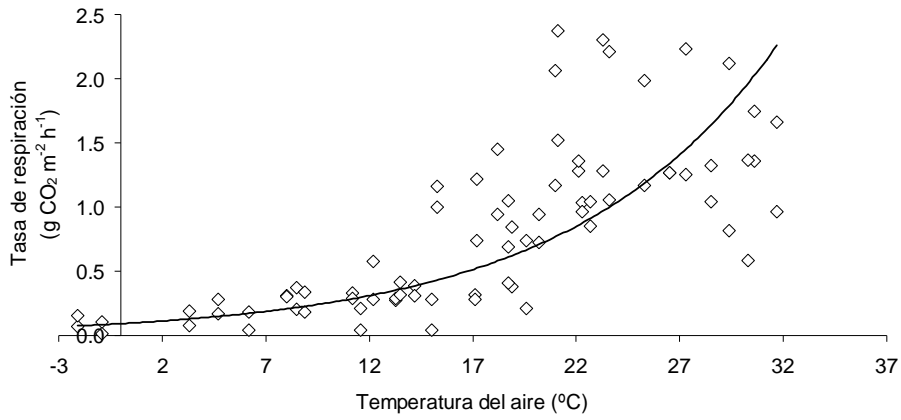
Con respecto a la temperatura del aire, también existen sendas relaciones con la tasa de respiración para nuestras dos zonas de estudio, aunque más débiles que las que se hallaron para la temperatura del suelo. En la zona seca (Fig. 6.2.3.3) se dio una relación exponencial estadísticamente significativa entre la temperatura del aire y la tasa de respiración (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ).



**Figura 6.2.3.3.** Relación entre la tasa de respiración ( $Tr$ ) y la temperatura del aire ( $Ta$ ) en la zona seca ( $Tr = 0,28 e^{0,07Ts}$ ,  $r^2 = 0,60$ ;  $p < 0,05$ ).

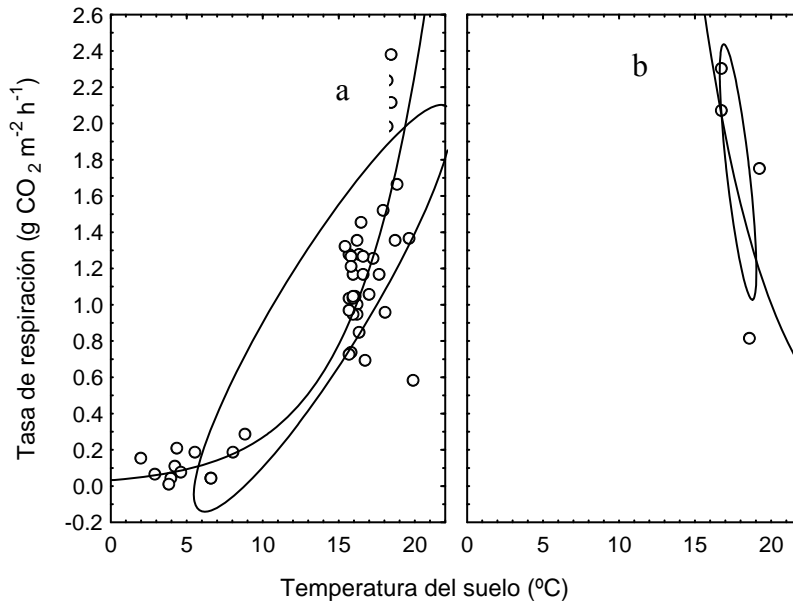
También existe una relación exponencial estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ) entre temperatura del aire y tasa de respiración en la zona inundada (Fig. 6.2.3.4).

Al comparar ambas relaciones, la definida para la zona seca es menos intensa que la encontrada en la zona inundada, si bien, en esta última, el incremento de la tasa de respiración ante el mismo incremento de temperatura del aire resulta menor que en la zona seca, existiendo diferencias significativas entre ambas funciones ( $p < 0,05$ ).



**Figura 6.2.3.4.** Relación entre la tasa de respiración ( $Tr$ ) y la temperatura del aire ( $Ta$ ) en la zona inundada ( $Tr = 0,09 e^{0,1Ts}$ ,  $r^2 = 0,70$ ;  $p < 0,05$ ).

Con respecto a la humedad, no se ha detectado relación directa con la tasa de respiración ( $p > 0,05$ ). Sin embargo, teniendo en cuenta la temperatura del suelo, se pone de manifiesto el siguiente comportamiento en ambas zonas: según el valor de la humedad del suelo, la tasa de respiración del suelo cambia a medida que aumenta la temperatura del suelo.

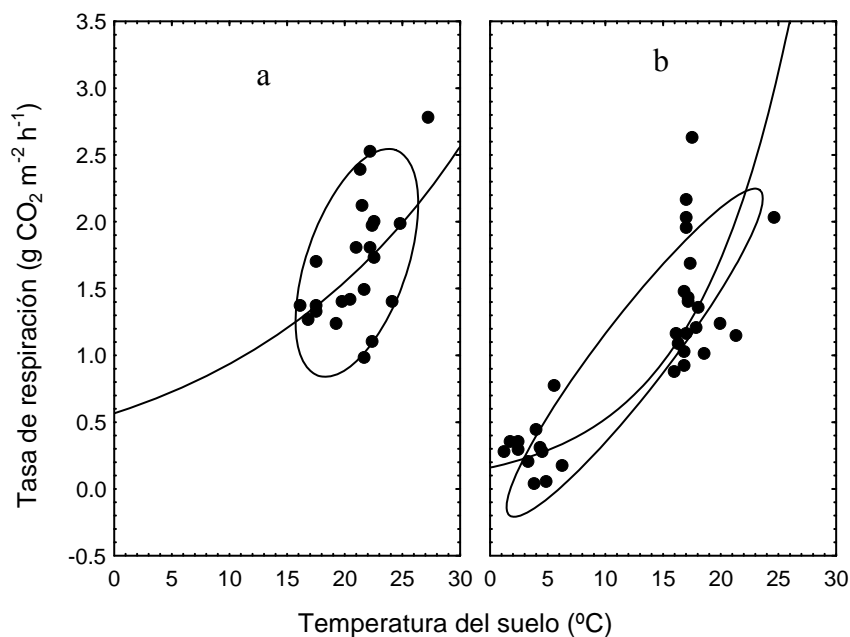


**Figura 6.2.3.5.** Relación entre la tasa de respiración ( $Tr$ ) y la temperatura del suelo ( $Ts$ ) en función de la humedad en la zona inundada. Para humedades  $\leq 28,3\%$  (a;  $Tr = 0,003 e^{0,21Ts}$ ,  $p < 0,05$ ) y para humedades  $> 28,3\%$  (b;  $Tr = 78,0 e^{-0,22Ts}$ ,  $p < 0,05$ ).



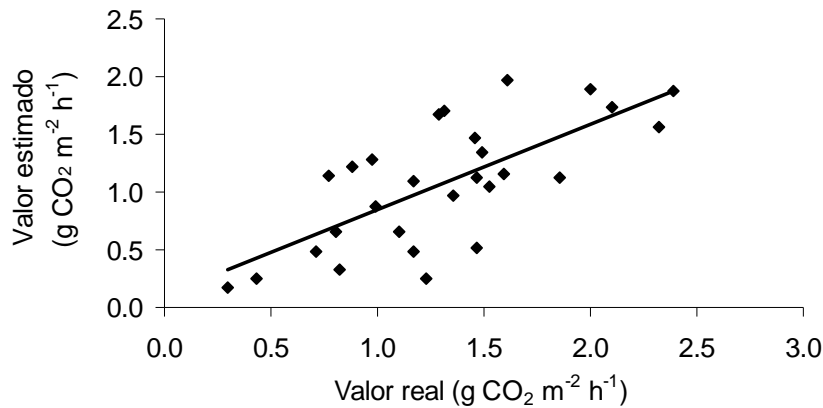
En la zona inundada, para valores de humedad menores o iguales al 28,3 %, la tasa de respiración aumenta siguiendo una función exponencial positiva y estadísticamente significativa cuando la temperatura del suelo aumenta (Fig. 6.2.3.5a). Sin embargo, cuando la humedad supera ese umbral (28,3 %) la tasa de respiración se ve inhibida, siguiendo una función también exponencial estadísticamente significativa, pero esta vez negativa, de forma que la tasa de respiración disminuye al aumentar la temperatura del suelo (Fig. 6.2.3.5b).

En la zona seca el punto de corte para la humedad se presenta en un valor mucho más bajo, 13,9% (Fig. 6.2.3.6), que el encontrado en la zona inundada. Para valores de humedad inferiores a 13,9%, la tasa de respiración aumenta al ascender la temperatura del suelo (Fig. 6.2.3.6a), pero sin seguir una pauta clara. Sin embargo, a valores mayores de 13,9 % la tasa de respiración sigue una función exponencial positiva estadísticamente significativa, aumentando la tasa de respiración al aumentar la temperatura del suelo. En la zona seca, aparece ningún patrón de inhibición de la tasa de respiración dependiente de la humedad.



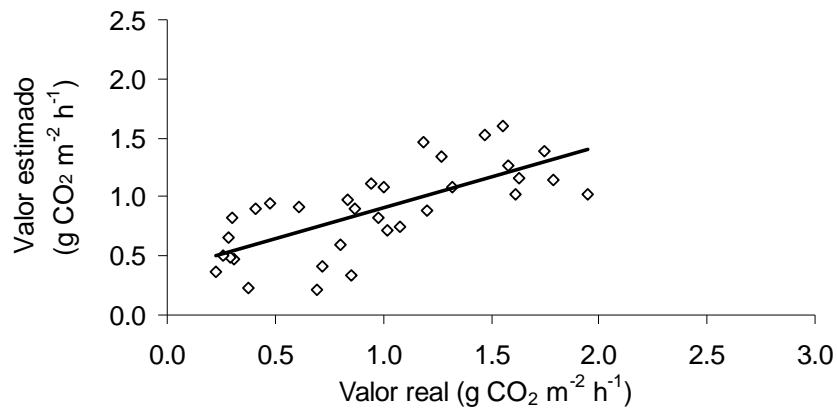
**Figura 6.2.3.6.** Relación entre la tasa de respiración ( $Tr$ ) y la temperatura del suelo en función de la humedad en la zona seca. Para humedades  $\leq 13,9\%$  (a;  $Tr = 0,57 e^{0,05T_s}$ ;  $p < 0,05$ ) y para humedades  $> 13,9\%$  (b;  $Tr = 0,16 e^{0,12T_s}$ ;  $p < 0,05$ ).

Además, con la ecuación descrita por Lloyd & Taylor (1994), se determinó la  $R_{10}$  para cada una de las zonas. En la zona inundada hemos encontrado un valor de  $R_{10}$  de 0,64 y en la zona seca de 0,71. Al comprobar nuestra estimación con los datos calculados a partir de la  $R_{10}$  y los datos reales medidos en el campo, nos dan las siguientes relaciones significativas en ambos casos, una para la zona seca (Fig. 6.2.3.7) y otra para la zona inundada (Fig. 6.2.3.8). En ambos casos, el valor real de la respiración está por debajo del valor del modelo. Ambas relaciones son igual de fuertes y existen diferencias significativas entre ellas (*test* de student, datos independientes,  $p < 0,05$ ).



**Figura 6.2.3.7.** Valores de tasa de respiración obtenidos a partir de la  $R_{10}$  frente a valores medidos de tasa de respiración en la zona seca ( $r^2 = 0.51$ ;  $p < 0,05$ ).

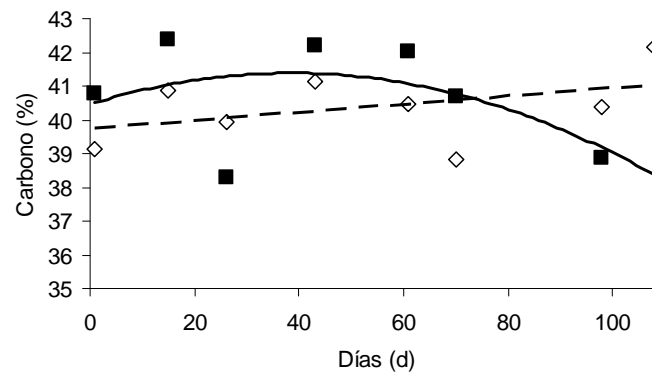
Este resultado podría ser contradictorio con el que se mencionó anteriormente en el que la tasa de respiración crecía más rápido en función de la temperatura del suelo en la zona inundada que en la seca. La  $R_{10}$  se está calculando a partir de una fórmula que aproxima este crecimiento a una función exponencial, la cual según Lloyd & Taylor (1994) se puede extrapolar a numerosos ambientes, pero aquí no se están teniendo en cuenta las condiciones específicas.



**Figura 6.2.3.8.** Valores de tasa de respiración obtenidos a partir de la  $R_{10}$  frente a valores medidos de tasa de respiración en la zona inundada ( $r^2 = 0.51$ ;  $p < 0.05$ ).

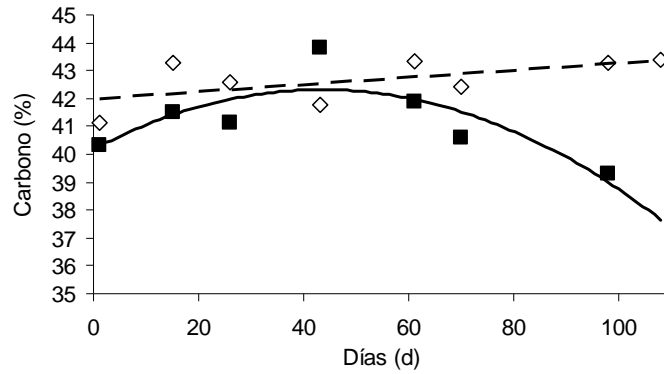
#### 6.2.4. Relaciones C:N en carrizo y masiega

La evolución del porcentaje de carbono en la parte aérea es diferente en carrizo y en masiega (Fig. 6.2.4.1). En la primera, el carbono se incrementa a lo largo del experimento, pasando de un 39% a un 42% durante los 108 días que duró el experimento y, sigue una pauta continua ascendente. En la masiega, sin embargo, el porcentaje de carbono aumenta hasta el día 40° para luego descender a partir de ese punto hasta el final del experimento. La media de carbono en la parte aérea de carrizo es de  $40,36 \pm 1,08\%$  y la de la masiega,  $40,75 \pm 1,63\%$



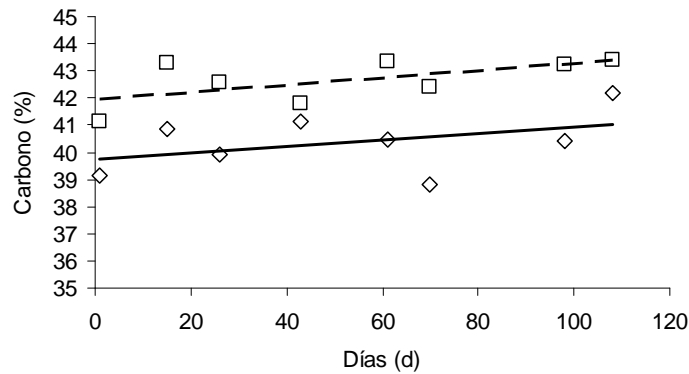
**Figura 6.2.4.1.** Variación del carbono (%) en la parte aérea del carrizo (rombos) y en la masiega (cuadrados) durante el experimento.

La parte subterránea (Fig. 6.2.4.2) muestra una variación del porcentaje de carbono similar a la encontrada en la parte aérea. En el carrizo, el carbono aumenta a medida que avanza el experimento, pasando del 41% al 43% de forma paulatina y constante, mientras que la masiega presenta una variación similar a la de su parte aérea, aumenta al principio, hasta el día 40º, momento en el que alcanza el máximo, para luego descender hasta el final del experimento. La media del carbono en la parte subterránea del carrizo es de  $42,65 \pm 0,84\%$  y la de la masiega,  $41,21 \pm 1,43\%$ .



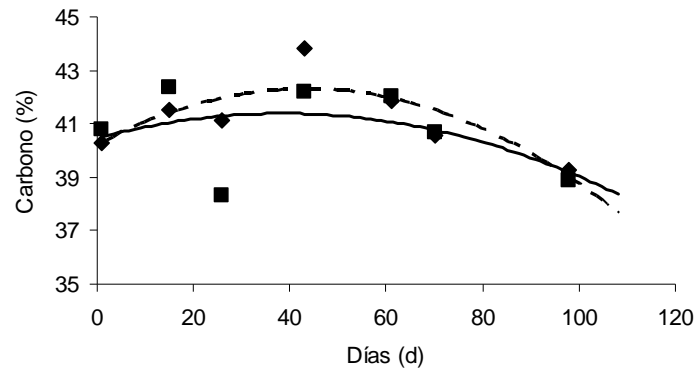
**Figura 6.2.4.2.** Variación del carbono (%) en la parte subterránea del carrizo (rombos) y en la masiega (cuadrados) durante el experimento.

Al analizar cómo varía el carbono en la parte aérea y subterránea del carrizo se observa que ambas tendencias son casi paralelas, llevando una ascensión similar (Fig. 6.2.4.3). Ahora bien, el porcentaje de carbono que presenta la parte subterránea de la planta es mayor ( $42,65 \pm 0,84\%$ ) que la mostrada en la parte aérea ( $40,36 \pm 1,08\%$ ).



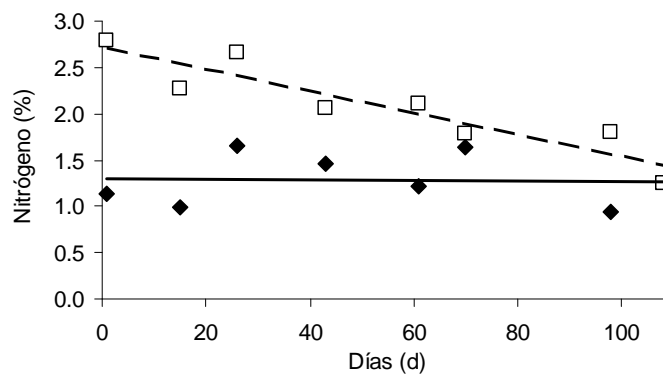
**Figura 6.2.4.3.** Variación del carbono (%) en la parte aérea (cuadrados) y subterránea (rombos) en el carrizo durante el experimento.

Sin embargo, en la masiega (Fig. 6.2.4.4), la parte aérea y la subterránea tienen un porcentaje de carbono muy similar durante todo el experimento, pues ambas aumentan hasta el día 40º su cantidad de carbono, para luego disminuirla a la vez. Los valores incluso son prácticamente iguales y, por lo tanto, también sus medias,  $41,21 \pm 1,43\%$  para la parte subterránea y  $40,75 \pm 1,63\%$  para la parte aérea.



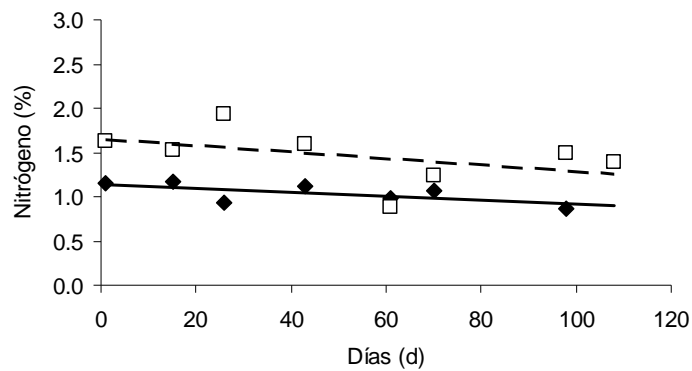
**Figura 6.2.4.4.** Variación del carbono (%) en la parte aérea (cuadrados) y subterránea (rombos) en la masiega durante el experimento.

En la evolución del nitrógeno en las plantas aparece un comportamiento diferente al encontrado en el carbono. En la parte aérea (Fig. 6.2.4.5) se observa que la masiega no varía a lo largo del experimento mostrando, un porcentaje de  $1,29 \pm 0,3\%$  más o menos constante. En la parte aérea del carrizo, sin embargo, aparece un descenso en el nitrógeno. Pasa de 2,80 a 1,40% en el tiempo que duró la experiencia, con una media de  $2,09 \pm 0,5\%$ , mayor que la encontrada en la masiega.



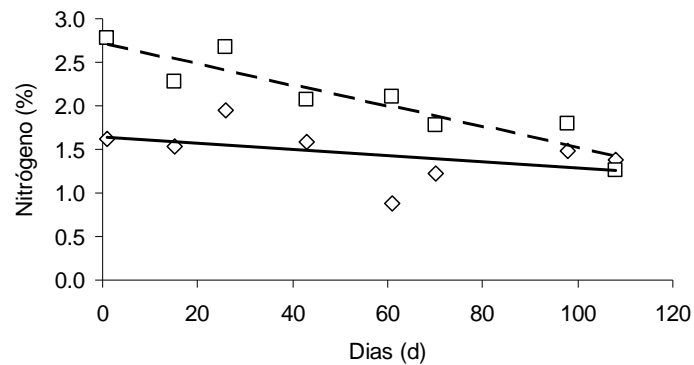
**Figura 6.2.4.5.** Variación del nitrógeno (%) en la parte aérea de la planta de carrizo (cuadrados blancos) y de masiega (rombos negros) durante el experimento.

En la parte subterránea, carrizo y masiega muestran una variación en el porcentaje de nitrógeno casi paralela durante el experimento, siendo mayor en el carrizo (Fig. 6.2.4.6). La cantidad de nitrógeno en el carrizo desciende durante el transcurso del experimento, pasando de 1,60 a 1,50%. En la masiega, también apreciamos un descenso en la cantidad de nitrógeno, partiendo de 1,10 hasta 1,02% después de 98 días. La cantidad de nitrógeno media en el carrizo es mayor ( $1,46 \pm 0,31\%$ ) que la media de nitrógeno en la masiega ( $1,04 \pm 0,43\%$ ).



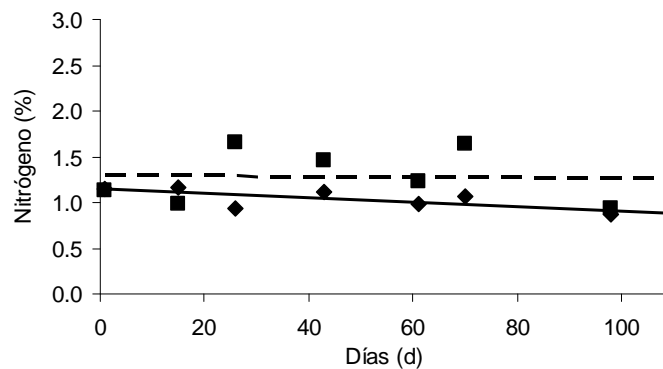
**Figura 6.2.4.6.** Variación del nitrógeno (%) en la parte subterránea de la planta de carrizo (cuadrados blancos) y de masiega (rombos negros) durante el experimento.

Al estudiar la variación de nitrógeno dentro de la planta de carrizo (Fig. 6.2.4.7), aunque tanto en la parte aérea de la planta como en la subterránea se produce un descenso en la concentración, en la parte aérea dicho descenso es más pronunciado. En la parte aérea pasamos de 2,80 a 1,40% mientras que en la parte subterránea oscila entre 1,60 y 1,50%. Además, la media de nitrógeno en la parte aérea es mayor ( $2,09 \pm 0,5\%$ ) que la encontrada en la parte subterránea ( $1,46 \pm 0,31\%$ ).



**Figura 6.2.4.7.** Variación del nitrógeno (%) en la parte aérea (cuadrados) y subterránea (rombos) en el carrizo durante el experimento.

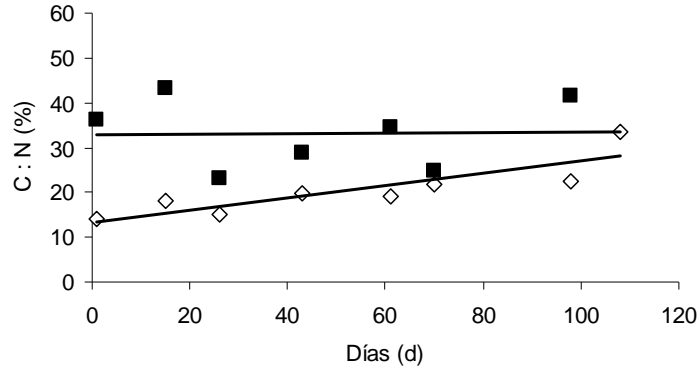
En la masiega (Fig. 6.2.4.8) la concentración de nitrógeno de la parte subterránea apenas varía durante el experimento mientras que en la parte aérea, aunque pequeña, se aprecia una disminución de la cantidad de nitrógeno, a medida que avanza el experimento. La media de la concentración de nitrógeno en la parte aérea es mayor ( $1,29 \pm 0,3\%$ ) que la encontrada en la parte subterránea de la planta ( $1,04 \pm 0,12\%$ ).



**Figura 6.2.4.8.** Variación del nitrógeno (%) en la parte aérea (cuadrados) y subterránea (rombos) en la masiega durante el experimento.

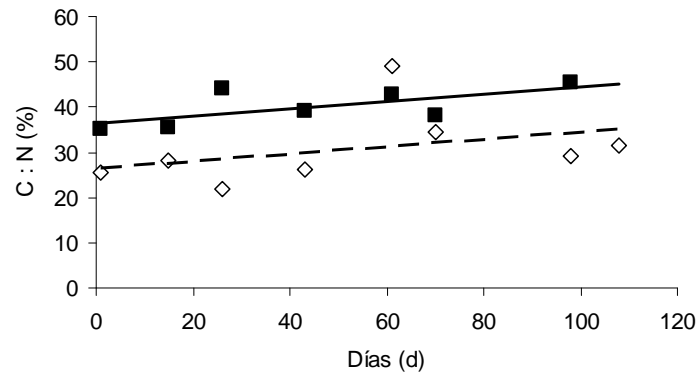
Analizando el cociente C:N en la parte aérea de ambas plantas (Fig. 6.2.4.9), vemos que la relación C:N en el carrizo aumenta a medida que avanza la experiencia, variando entre 14,2 y 27,1. La masiega, sin embargo, no muestra ningún cambio en su

relación C:N durante el experimento. El cociente C:N en la masiega es mayor ( $33,15 \pm 7,83$ ) que en el carrizo ( $20,51 \pm 6,09$ ).



**Figura 6.2.4.9.** Variación del cociente C:N (%) en la parte aérea del carrizo (rombos) y en la masiega (cuadrados) durante el experimento.

En la parte subterránea (Fig. 6.2.4.10) sin embargo, la relación C:N sufre un aumento en ambas plantas, siendo casi paralelas ambas tendencias. El carrizo oscila entre 26,1 y 30,0 y la masiega entre 35,1 y 42,4, siendo esta variación algo mayor. La media en el carrizo está en  $30,71 \pm 8,27$ , resultando ésta menor que la encontrada en la masiega durante la experiencia ( $40,02 \pm 4,09$ ).

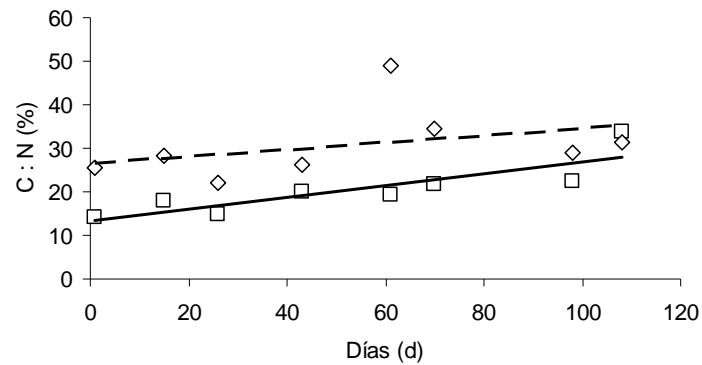


**Figura 6.2.4.10.** Variación del cociente C:N en la parte subterránea del carrizo (rombos) y en la masiega (cuadrados) durante el experimento.

Analizando ahora la relación C:N por plantas, en el carrizo (Fig. 6.2.4.11) vemos un aumento de esta relación a medida que avanza el experimento, de 14,2 a

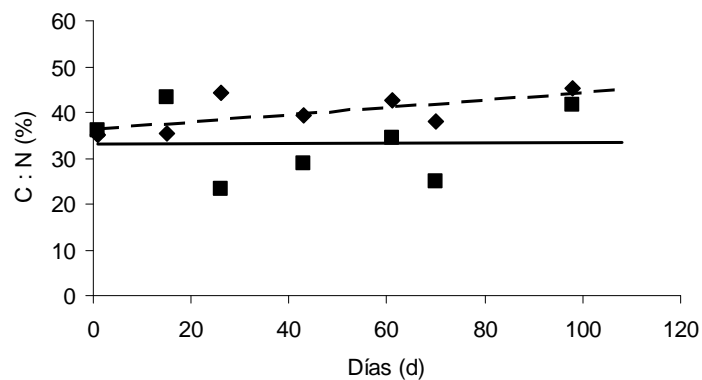


27,1 en la parte aérea. En la parte subterránea esta variación es más pequeña, de 26,1 a 30,0. La media en la parte subterránea ( $30,71 \pm 8,27$ ) es mayor que la encontrada en la parte aérea ( $20,51 \pm 6,09$ ).



**Figura 6.2.4.11.** Variación del cociente C:N (%) en la parte aérea (cuadrados) y subterránea (rombos) en el carrizo durante el experimento.

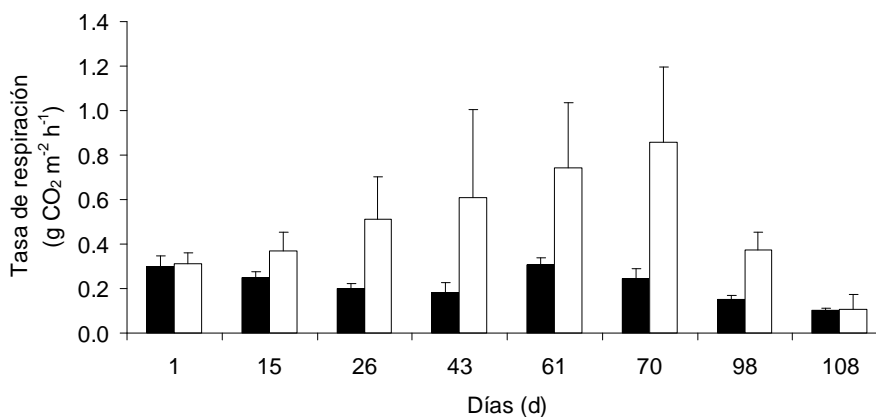
Por último, en la masiega (Fig. 6.2.4.12), el cociente de C:N de la parte aérea sigue una pauta casi constante, la parte subterránea aumenta con el paso del tiempo entre 35,1 y 42,4. La media del cociente C:N en la parte aérea es menor ( $33,15 \pm 7,83$ ) que la encontrada en la parte subterránea ( $40,02 \pm 4,09$ ).



**Figura 6.2.4.12.** Variación del cociente C:N (%) en la parte aérea (cuadrados) y subterránea (rombos) en la masiega durante el experimento.

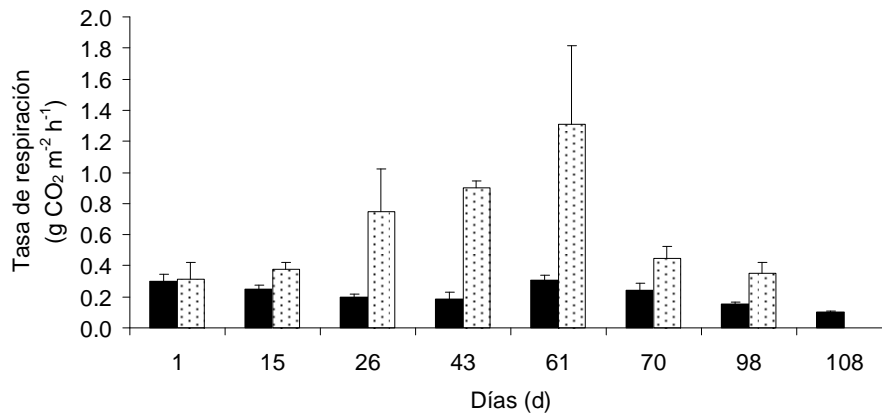
### 6.2.5 Respiración debida a raíces y rizomas

El suelo desnudo tuvo una variación en la tasa de respiración desde  $0,30 \pm 0,05 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , cuando comenzó el experimento, hasta  $0,10 \pm 0,01 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  al finalizarlo. La media de la tasa de respiración durante este período fue de  $0,22 \pm 0,07 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . En las macetas plantadas con carrizo (Fig. 6.2.5.1) la tasa de respiración fue aumentando hasta alcanzar la máxima tasa el día 70° del experimento, con un valor de  $0,86 \pm 0,33 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . A partir de ese momento, la tasa de respiración descendió hasta que el carrizo murió. La media de la tasa de respiración de las macetas plantadas con carrizo durante el tiempo que duró el experimento fue de  $0,49 \pm 0,25 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ .



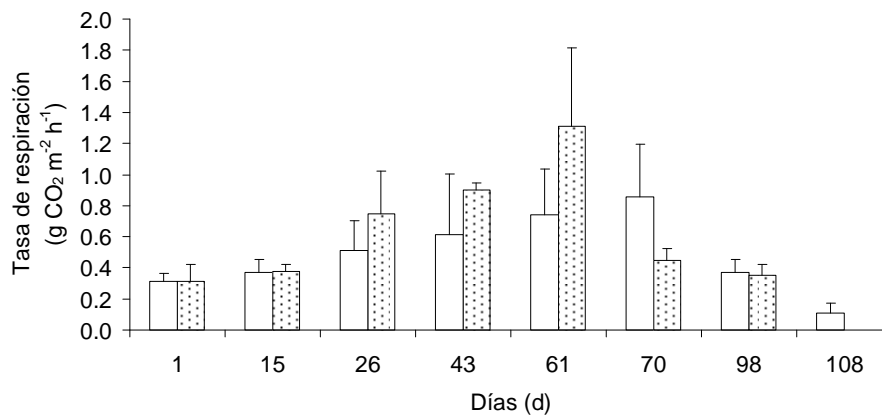
**Figura 6.2.5.1.** Variación de la tasa de respiración correspondiente a las macetas de sedimento desnudo (barras negras) y a las macetas con individuos de carrizo (barras blancas) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

Las macetas plantadas con masiega tuvieron un desarrollo más rápido que las plantadas con carrizo (Fig. 6.2.5.2), alcanzando la máxima tasa de respiración en el día 61°, siendo ésta de  $1,31 \pm 0,50 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . A partir de ese momento, como ocurrió en las macetas del carrizo, la tasa de respiración descendió hasta que la masiega alcanzó el final de su etapa de crecimiento. El valor medio de la tasa de respiración de las macetas plantadas con masiega fue de  $0,63 \pm 0,37 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ .



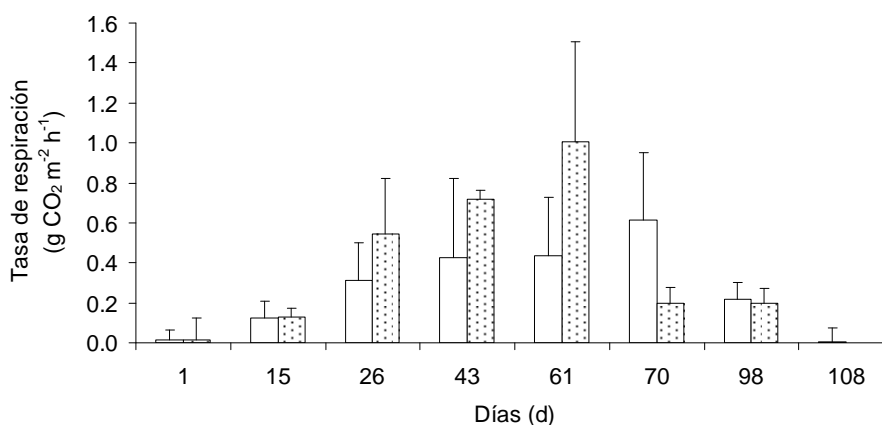
**Figura 6.2.5.2.** Variación de la tasa de respiración correspondiente a las macetas de sedimento desnudo (barras negras) y a las macetas con individuos de masiega (barras punteadas) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

Comparando los datos de tasas de respiración de las macetas plantadas con carrizo con los de las macetas plantadas con masiega, éstas alcanzan el máximo de respiración antes (día 61<sup>o</sup>) que las macetas con carrizo (día 70<sup>o</sup>; Fig. 6.2.5.3). Además, la tasa de respiración máxima de la masiega es mayor ( $1,31 \pm 0,50$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) que la tasa de respiración de las macetas de carrizo ( $0,86 \pm 0,33$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>), siendo la media de respiración también mayor en la masiega ( $0,63 \pm 0,37$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) que en el carrizo ( $0,49 \pm 0,25$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>).



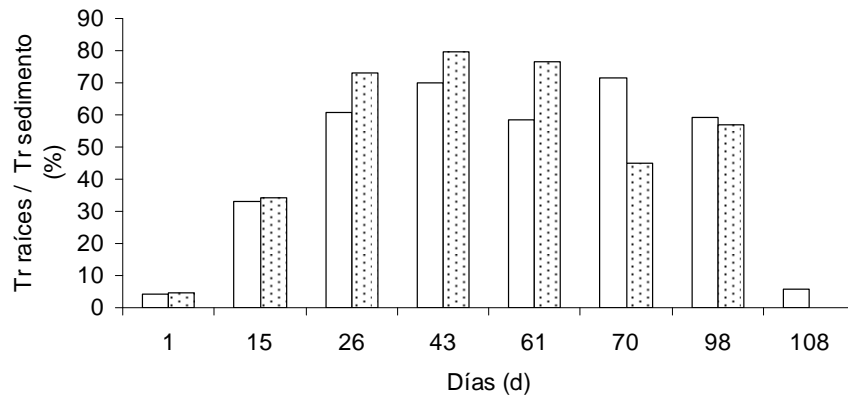
**Figura 6.2.5.3.** Variación de la tasa de respiración de las macetas con individuos de carrizo (barras blancas) y de las macetas con individuos de masiega (barras punteadas) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

Al restar el valor obtenido para la tasa de respiración del suelo desnudo de los valores de respiración de las macetas plantadas, el valor máximo de la tasa de respiración, esta vez debido a la raíz de carrizo es de  $0,61 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  (Fig. 6.2.5.4), siendo inferior al valor obtenido de tasa de respiración debido a raíz de masiega ( $1,01 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). El valor medio de respiración debido a la raíz de carrizo es de  $0,31 \pm 0,21 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , disminuyendo éste respecto al de la raíz de masiega ( $0,40 \pm 0,36 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ).



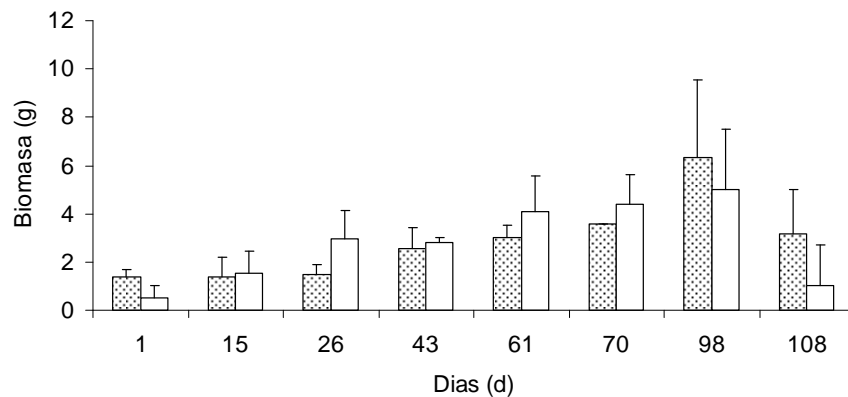
**Figura 6.2.5.4.** Variación de la tasa de respiración de la raíz de carrizo (barras blancas) y de la raíz de masiega (barras punteadas) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

Según estos resultados, la tasa de respiración debida a la raíz de carrizo representa un porcentaje medio de  $45,4 \pm 27,5\%$  de la respiración total del suelo, siendo de  $52,8 \pm 29,2\%$  el debido a la raíz de masiega, pudiendo alcanzar un 71% en el caso del carrizo y un 79% en el caso de la masiega a medida que la raíz crece y empieza a tomar protagonismo (Fig. 6.2.5.5).



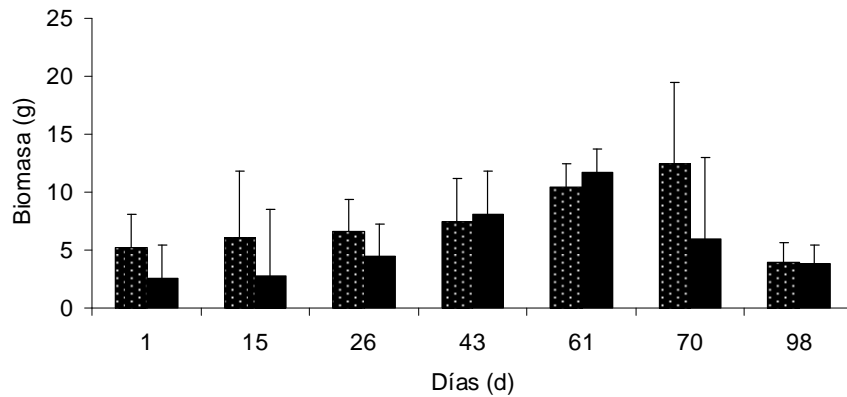
**Figura 6.2.5.5.** Variación del porcentaje de la tasa de respiración de la raíz de carrizo (barras blancas) y de la raíz de masiega (barras punteadas) respecto a la tasa de respiración del suelo durante el experimento.

En el carrizo (Fig. 6.2.5.1.) se observa un aumento de la biomasa aérea y subterránea a medida que pasa el tiempo. El máximo de crecimiento de la raíz ( $6,32 \pm 3,21$  g) coincide con el máximo de crecimiento de la parte aérea ( $5,01 \pm 2,51$  g), dándose el día 98° de experimento.



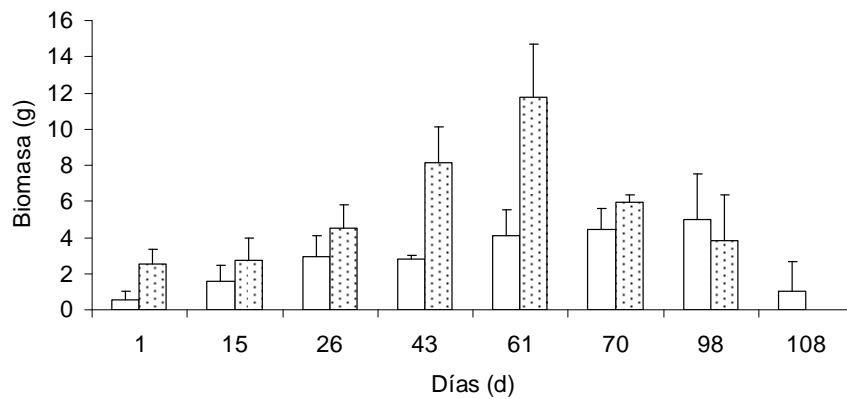
**Figura 6.2.5.1.** Variación de la biomasa aérea (barras blancas) y subterránea (barras punteadas) de carrizo durante el experimento (media  $\pm$  DE).

En la masiega (Fig. 6.2.5.2) no coincide el máximo de crecimiento de la raíz ( $12,39 \pm 7,02$  g) con el máximo de crecimiento de la parte aérea ( $11,73 \pm 2,96$  g), apareciendo el primero el día 70° y el de la parte aérea un poco antes, el día 61°.



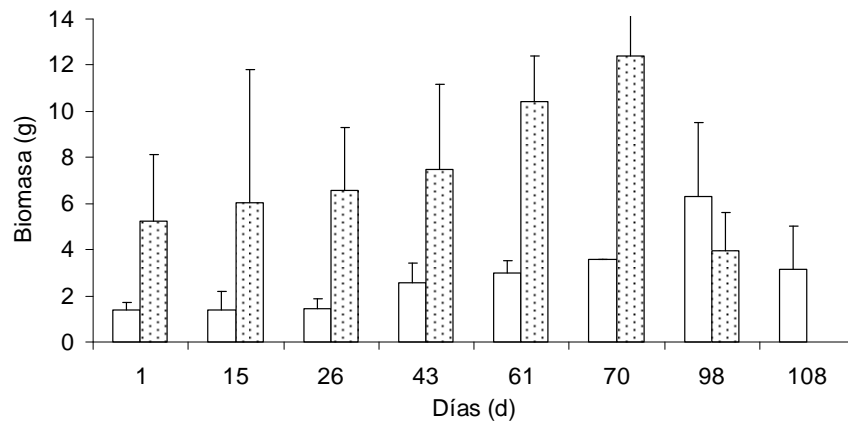
**Figura 6.2.5.2.** Variación de la biomasa aérea (barras negras) y subterránea (barras punteadas) de masiega durante el experimento (media  $\pm$  DE).

Al analizar la variación de la biomasa aérea de carrizo y masiega (Fig. 6.2.5.3), se observa que la masiega alcanza su máximo el día 61° ( $11,73 \pm 2,96$  g), siendo ésta mayor que la del carrizo ( $5,01 \pm 2,51$  g), que tiene el máximo después, el día 98°.



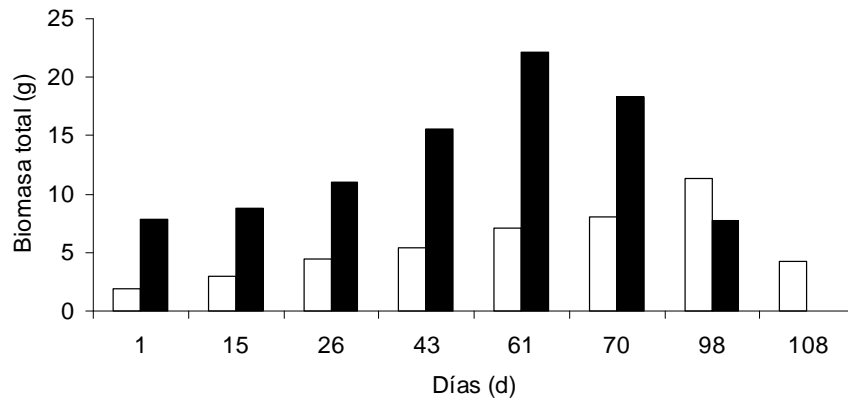
**Figura 6.2.5.3.** Variación de la biomasa aérea de carrizo (barras blancas) y masiega (barras punteadas) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

La biomasa subterránea (Fig. 6.3.5.4) de la masiega también es mayor ( $12,39 \pm 7,02$  g) que la biomasa subterránea del carrizo ( $6,32 \pm 3,21$  g), alcanzando su máximo de desarrollo antes (día 70° y día 98°, masiega y carrizo respectivamente).



**Figura 6.2.5.4.** Variación de la biomasa subterránea de carrizo (barras blancas) y masiega (barras punteadas) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

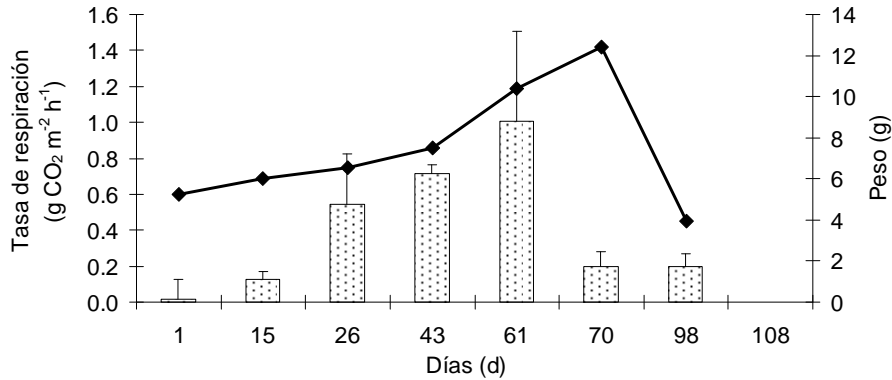
La biomasa total de la masiega (22,13 g) es casi el doble de la biomasa del carrizo (11,33 g). La masiega alcanza su máximo de biomasa (día 61°) antes que el carrizo (día 98). La masiega ha producido durante este experimento 14,32 g y el carrizo 9,42 g de materia seca (Fig. 6.2.5.5).



**Figura 6.2.5.5.** Variación de la biomasa total (aérea más subterránea) de carrizo (barras blancas) y masiega (barras negras) durante el experimento.

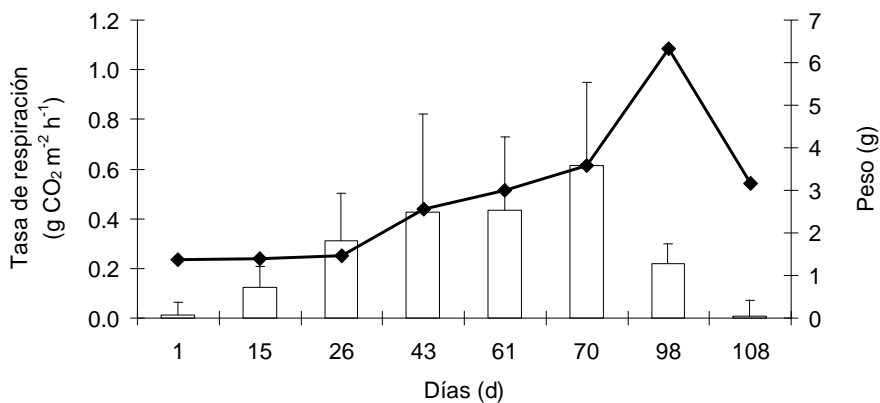
La variación de la respiración en función de las estructuras aéreas o subterráneas de ambas plantas es notoria. La tasa de respiración de la raíz de masiega aumenta a medida que aumenta la biomasa de la raíz de esta planta (Fig. 6.2.5.6). Sin embargo, el máximo de respiración de la raíz no coincide con el máximo de biomasa

radicular, apareciendo el primero el día 61° ( $1,01 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) y el máximo de biomasa el día 70° ( $12,39 \pm 7,02 \text{ g}$ ).



**Figura 6.2.5.6.** Variación de la tasa de respiración de la raíz de masiega (barras punteadas) y de la biomasa de la raíz de masiega (línea) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

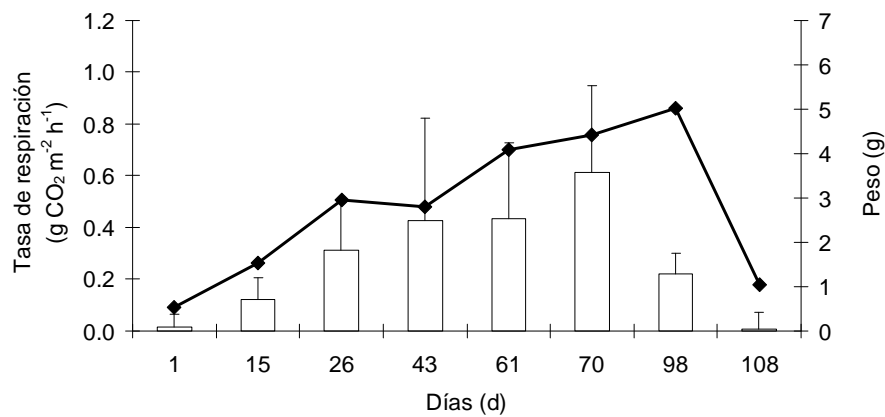
El carrizo presenta la misma variación (Fig. 6.2.5.7), pues su biomasa radicular aumenta a medida que lo hace la respiración debida a raíces, también apareciendo el máximo de ambos valores en momentos diferentes. El máximo de respiración debida a la raíz de carrizo ( $0,61 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) aparece el día 70° y el máximo de biomasa de raíz el día 98° ( $6,32 \pm 3,21 \text{ g}$ ).



**Figura 6.2.5.7.** Variación de la tasa de respiración de la raíz de carrizo (barras blancas) y de la biomasa de la raíz de carrizo (línea) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

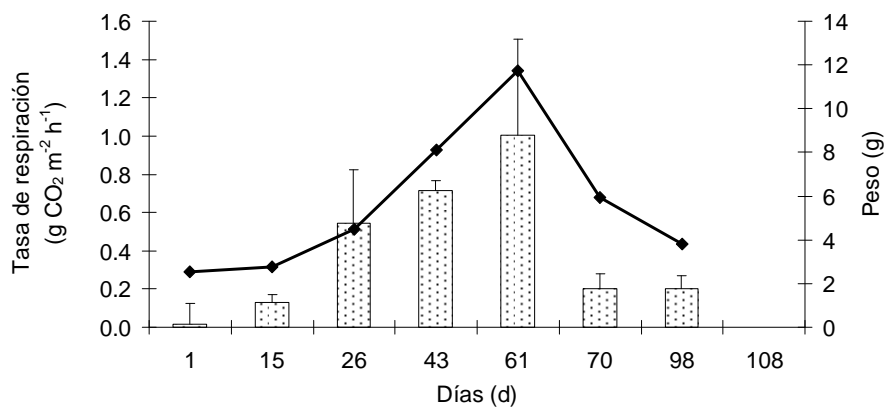


En el carrizo la biomasa aérea aumenta mientras que la respiración de raíces también lo hace, para disminuir luego ambas (Fig. 6.2.5.8). El máximo de respiración de la raíz tampoco coincide en este caso con el máximo de la biomasa aérea encontrada en el carrizo, apareciendo, el máximo de biomasa aérea ( $5,01 \pm 2,51$  g) el día 98 y el máximo de respiración ( $0,61 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) el día 70 como en el caso de la biomasa de raíz.



**Figura 6.2.5.8.** Variación de la tasa de respiración de la raíz de carrizo (barras blancas) y de la biomasa aérea de carrizo (línea) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

La biomasa aérea de la masiega también aumenta siguiendo el mismo patrón que la respiración de la raíz de masiega (Fig. 6.2.5.9), alcanzándose esta vez el máximo de ambos valores en el mismo momento.



**Figura 6.2.5.9.** Variación de la tasa de respiración de la raíz de masiega (barras punteadas) y de la biomasa aérea de masiega (línea) durante el experimento (media  $\pm$  DE).

El día 61º encontramos el valor máximo de respiración de raíz ( $1,0 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) y el máximo de biomasa aérea ( $11,73 \pm 2,96 \text{ g}$ ).

La tasa de respiración aumenta con el crecimiento de la planta, esto es, el porcentaje que representa la respiración de raíces de la respiración total del suelo se eleva a medida que la planta incrementa su biomasa.

Considerando este aspecto, al estudiar cual sería la emisión de  $\text{CO}_2$  por gramo de biomasa subterránea en ambas especies el carrizo presenta una tasa de respiración por gramo de raíz superior a la encontrada en la masiega ( $0,10 \pm 0,08 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1} / \text{g}$  vegetación subterránea y  $0,08 \pm 0,06 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1} / \text{g}$  vegetación subterránea en carrizo y masiega, respectivamente).

### **6.3 Cómo una sequía prolongada afecta a la respiración de los sedimentos**

#### 6.3.1. Tasa de respiración

Existen numerosos estudios que tratan de la respiración de los suelos, bien de modo descriptivo, analizando sus características, bien intentando determinar qué factores la afectan o bien como parte de un balance de carbono, tanto en ecosistemas naturales, como agrícolas o, en general, modificados por la acción humana. La mayor parte de ellos tienen como fin último determinar cómo pueden afectar los cambios en la emisión de  $\text{CO}_2$  al balance global del C, lo cual forma parte de la preocupación por el cambio global. Muchos de los estudios han sido realizados en humedales del Norte de Europa. Los de las turberas se han concentrado en medidas semanales o durante la estación de crecimiento de la vegetación (Neumann et al., 1994; Lafleur et al., 1997). Dichos estudios han proporcionado datos significativos sobre la variabilidad de los intercambios de  $\text{CO}_2$ . Sin embargo, otros estudios recientes sugieren que la extrapolación a un intercambio anual desde uno estacional puede generar errores, debido a las emisiones de  $\text{CO}_2$  durante el periodo de no crecimiento de las plantas (Mast et al., 1998; Oechel et al., 1997). Cada vez con más frecuencia se están sucediendo estudios a una escala anual, permitiendo estimaciones anuales y comprobando cómo les afectan las condiciones ambientales a lo largo de todo un año. Nosotros hemos considerado que éstos últimos dan una mayor información de cómo

funciona la respiración de los suelos y cómo varía la emisión a lo largo del año en las diferentes estaciones, con respecto a los que sólo realizan un estudio estacional.

La escala diaria que estudiamos en 2007 nos da un patrón de comportamiento que aparece en todos los estudios llevados a cabo a escala diaria: máximos a las horas centrales del día, coincidiendo con las condiciones ambientales más favorables a la emisión (Fig. 4.2.1).

Nuestro experimento tuvo lugar en dos zonas bien diferenciadas del *PNTD*. Hemos encontrado diferencias significativas en la emisión entre ambas zonas (Fig. 6.2.2.1), comportándose a escala anual de forma diferente y produciendo una emisión de CO<sub>2</sub> muy superior en la zona seca, con respecto a la presente en la zona inundada (Fig. 6.2.2.2).

Si observamos el comportamiento de la emisión a lo largo del año, vemos una clara pauta estacional: los máximos aparecen en los meses de verano y los mínimos, en los meses de invierno (Fig. 6.2.2.2). Durante el año constatamos que la emisión va aumentando hasta llegar al mes de Julio cuando empieza una disminución en la misma. Esta pauta de comportamiento estacional aparece también en otros estudios (Oechel et al., 1993) y, al igual que en ellos, está claramente relacionada con las variaciones de temperatura y humedad del suelo, de las que hemos hablado en el Apartado 6.2.1. De cómo afectan los factores ambientales a nuestro ecosistema concreto hablaremos en Apartados sucesivos.

Sin embargo, y aunque las condiciones existentes en la zona seca son mucho más favorables que las que ocurren en la zona inundada, las emisiones durante los meses más calurosos se igualan prácticamente en ambas zonas. Durante los meses más fríos, que coinciden con los meses en los que la humedad en la zona seca es mayor, la diferencia entre las emisiones de CO<sub>2</sub> en ambas zonas es notable, diferencia que va desapareciendo a medida que las temperaturas aumentan y la humedad de la zona seca disminuye. Recordemos algo que ya hemos subrayado en Apartados anteriores, la respiración del suelo es debida, por un lado, a la actividad metabólica de la flora microbiana del suelo y a la actividad de las raíces, siendo ésta mucho mayor en importancia que la anterior. En condiciones de sequía, la respiración de las raíces disminuye en las plantas que están sometidas a este estrés y, aunque esto lo desarrollaremos más en detalle en los siguientes Apartados, ese descenso en la actividad de las raíces en verano, momento también en el que al ser las temperaturas más elevadas la sequía es más intensa, podría producir que las emisiones en la zona de

mayores emisiones (zona seca y con mayor cantidad de carbono) se igualen a las que ocurren en la zona con menores emisiones (zona inundada).

### **Estima de respiración anual**

En nuestro experimento hemos obtenido una emisión de CO<sub>2</sub> de 2,90 kg C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en la zona seca y de 2,30 kg C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en la zona inundada. Freitag et al. (2008) en el río Volta determinó 501g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>; Raich & Schlesinger (1992) obtuvieron desde 442 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en ecosistemas de climas templados hasta 60 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en la tundra. Nuestras emisiones son notablemente mayores (Fig. 6.2.2.3). En este dato podemos ver otra vez las diferencias latitudinales que hemos estado observando a lo largo de todo este estudio, el diferente comportamiento que hay entre los ecosistemas del Norte de Europa, y los de clima templado o semi-árido como el nuestro. En nuestro ecosistema, la cantidad de carbono disponible, la temperatura y la humedad favorecen una alta tasa de respiración.

### 6.3.2. Factores de control de la tasa de respiración

Algunos estudios han demostrado que la respiración del suelo está positivamente relacionada con el carbono orgánico del suelo (Franzluebbers et al., 2002). En nuestro estudio las mayores tasas de respiración se registraron en la zona con mayor contenido de C en el suelo (zona seca).

Las emisiones de CO<sub>2</sub> por parte del suelo siguen una marcada pauta estacional, como ya hemos discutido en el apartado anterior (Fig. 6.2.2.2). Estas variaciones estacionales están relacionadas con la temperatura del suelo y con fluctuaciones en la humedad del mismo (Figs. 6.2.3.1-6.2.3.6). La temperatura del suelo, la humedad y la interacción entre ambos factores son los principales controladores de la respiración del suelo. Las emisiones de humedales muestran una gran variabilidad que puede ser parcialmente explicada por correlaciones con factores ambientales (Shannon & White, 1994; Moore et al., 1998; Bellisario et al., 1999).

Las temperaturas templadas del suelo proporcionan mejores condiciones para los organismos descomponedores, reacciones químicas más rápidas y, como resultado, tasas de producción gaseosa más altas (McKenzie et al., 1998). Pero no sólo favorecen a la flora microbiana, sino también a la actividad de la planta y, por tanto, la emisión

de CO<sub>2</sub> por parte de las raíces y rizomas. Además, una temperatura favorable podría incrementar la longitud de la estación de crecimiento, lo que potencialmente aumentaría la acumulación de carbono resultante del incremento del crecimiento de la planta (Waddington et al., 1998).

Algunos autores han encontrado una relación lineal o logarítmica entre la temperatura del suelo y la respiración (Sing & Gupta, 1977). Nosotros hemos constatado dos relaciones, una lineal y otra exponencial, según la zona de muestreo (Figs. 6.2.3.1 y 6.2.3.2). En la zona inundada se daba una relación exponencial y en la zona seca una lineal, ambas estadísticamente significativas. Esta diferencia en las funciones que relacionan la temperatura y la respiración puede ser explicada por las diferencias de humedad del suelo que existen entre ambas zonas. En la zona inundada, al aumentar la temperatura y presentar una humedad favorable para las plantas hace que aumente considerablemente la emisión de CO<sub>2</sub> por parte del suelo provocando que la curva que define la relación entre temperatura y tasa de respiración crezca más deprisa. Sin embargo, en la zona seca el efecto de la humedad tiene menor importancia, permitiendo que a medida que aumenta la temperatura, aumente la respiración del suelo de forma constante.

La humedad controla la cantidad de oxígeno en los poros del suelo, lo que determina el tipo de proceso microbiológico, aerobio o anaerobio, que ocurre en él (Orchard et al., 1992). La respiración del suelo aumenta tanto con niveles bajos de la tabla de agua, como en los suelos en los que esa tabla de agua ha ido desapareciendo (Oechel et al., 1993, 1995). El descenso de la tabla de agua da lugar a un incremento de los flujos de CO<sub>2</sub>. Este efecto está más acentuado en los humedales, donde los cambios de las condiciones hídricas son habituales. Los suelos saturados limitan la difusión atmosférica del oxígeno en el sedimento, reduciendo la actividad microbiana y las tasas de descomposición (Clymo, 1983). Por el contrario, una disminución de la tabla de agua incrementa la difusión del oxígeno en el suelo, permitiendo la descomposición aerobia, lo que haría ascender las emisiones de CO<sub>2</sub> (Moore & Knowles, 1989; Bubier, 1995; Silvola et al., 1996; Nykänen et al., 1998). Esto podría afectar al ciclo del carbono de un humedal, haciéndolo pasar de sumidero a fuente en distintos periodos del año.

Lai et al., (2012) encontraron una relación directa de la respiración con la humedad, sin embargo, otros autores no la han constatado (Thierron & Laudelout, 1996; Laudelout, 1993, Lessard et al., 1994 y Castelle & Galloway, 1990). Nosotros

tampoco hemos visto una relación directa entre respiración y humedad; sin embargo, sí hemos encontrado una relación entre las tres variables: a un determinado porcentaje de humedad, la relación entre la temperatura y la respiración cambia; en caso de que el aumento de la humedad se produzca de forma drástica, incluso podría llegar a inhibir la respiración (Figs. 6.2.3.5 y 6.2.3.6).

Un factor relacionado con la temperatura del suelo, y que ha sido ampliamente estudiado, es la  $Q_{10}$ . Numerosos autores le han dedicado trabajos, bien para determinar su valor en una zona concreta, bien estudiándolo a nivel global, lo que tiene una gran complejidad. Nosotros hemos obtenido un valor para la  $Q_{10}$  de 0,64 y 0,71 en la zona inundada y en la zona seca, respectivamente (Figs. 6.2.3.7 y 6.2.3.8). Estos valores son considerablemente más bajos que los presentados por otros autores: 2,0 (Kirschbaum, 1995; Palmer-Winkler et al., 1996; Kätterer et al. 1998), 4,6 (Boone et al., 1998), 0,78 – 3,70 (media 1,15) (Waddington et al., 2001), 0,62-3,06 (McKenzie et al., 1998). Schleser (1982) expuso que el valor de  $Q_{10}$  en respiración del suelo era más alto a temperaturas menores. La mayoría de los ecosistemas donde se han realizado estos cálculos estaban ubicados en el Norte de Europa, con temperaturas del suelo inferiores a las nuestras, favoreciendo valores más altos de  $Q_{10}$  que los nuestros. Lai et al., (2012) discuten en su estudio la importancia que podría tener un incremento de la temperatura en estos ecosistemas de zonas templadas. En nuestro estudio observamos que la  $Q_{10}$  en la zona seca es mayor que en la zona inundada. La inundación de esa zona podría actuar como tamponadora, suavizando el efecto de la temperatura sobre la respiración no permitiendo que el aumento de la temperatura incremente en gran medida la respiración. Sin embargo, en la zona seca, un escenario que se puede llegar a convertir en habitual, un incremento en la temperatura aumentaría la tasa de respiración de forma más rápida que en una zona con inundación.

### 6.3.3. Respiración debida a raíces

Mientras que la actividad de los organismos heterótrofos del suelo es proporcional a la descomposición del carbono del suelo, la pérdida de  $CO_2$  de raíces y de la fauna asociada a ellas está unida al consumo de materia orgánica proporcionada por las partes subterráneas de las plantas (Howarth et al., 1994). Aunque un temprano estudio sobre respiración de suelos (Turpin, 1920) concluye que la primera fuente de

CO<sub>2</sub> emitido por los suelos puede atribuirse a la descomposición de bacterias, estudios posteriores sugieren que la respiración debida a raíces en bosques puede comúnmente exceder el valor debido a descomposición (Wiant, 1976). Anderson (1973) aseveró que “la principal fuente de error en la medida de la respiración del suelo era, *per se*, la medida de la respiración de la raíces” y Reiners (1968) concluyó que la respiración debida a raíces era la explicación más probable para las pérdidas de CO<sub>2</sub> por suelos con exceso de materia en descomposición entrante. Garret & Cox (1973) no cuantificaron la contribución de la respiración de raíces en su estudio, pero concluyeron que “la mayoría del CO<sub>2</sub> liberado desde el suelo originado por la respiración de raíces y de la fauna asociada a las mismas y no por la descomposición de la materia orgánica”. Toland & Zak (1994) también concluyeron que la razón más probable para la ausencia de diferencias en respiración entre suelos intactos y suelos a los que recientemente se les había eliminado la vegetación, era la compensación de los impactos de la reducción de la respiración de raíces y el incremento de la actividad microbiana en los suelos en los que las plantas habían sido recién podadas. Las conclusiones de estos autores demuestran la importancia de las raíces y de la fauna asociada a las mismas como grandes contribuyentes de la emisión de CO<sub>2</sub> por parte del suelo.

Nuestros resultados constatan que la mayoría del flujo de CO<sub>2</sub> medido en superficie está originado por la respiración de raíces, y que sólo una pequeña proporción se debía a la respiración microbiana y de la fauna edáfica (Fig. 6.2.5.5). En la figura 2 del estudio de Hanson et al. (2000), podemos ver que el mayor porcentaje de los estudios estiman esta emisión en más de un 50% del total. Este dato no está muy alejado del encontrado en nuestro experimento para las dos especies objeto de nuestro estudio. Sin embargo, debemos hacer notar que en los períodos en los que las plantas presentan los incrementos de biomasa más altos, este porcentaje aumenta considerablemente (Figs. 6.2.5.6-6.2.5.9). Hanson et al. (1993) ofrecieron evidencias que mostraban que la contribución de las raíces a la respiración puede cambiar mucho siguiendo el ciclo anual en conjunción con la evolución de CO<sub>2</sub> asociado al coste de construcción de las raíces. En nuestro experimento, el máximo de emisión de raíces con respecto a la total coincidía con los valores más altos de biomasa. Inmediatamente antes de que la planta alcanzara el máximo de crecimiento y con el metabolismo más activo, la emisión de CO<sub>2</sub> por parte de la raíz fue máxima con respecto al suelo (Figs. 6.2.5.6-6.2.5.9).

Recordemos que en este experimento no ha existido ningún tipo de estrés hídrico ni de nutrientes, y que las plantas han crecido con una temperatura similar a la existente en su hábitat. Johnson-Flanagan & Owens (1986) mostraron que la respiración de raíces estaba controlada por cambios morfológicos y metabólicos acontecidos en la planta. Según estos autores, y según lo que hemos ido viendo en todos los capítulos anteriores, la sequía debería provocar una disminución de la tasa de respiración como parte de su adaptación a esta condición de estrés (además de otras que hemos ido discutiendo anteriormente). Las plantas que cubren nuestras zonas de muestreo necesitan una inundación mínima que no se da en la zona seca. En este lugar las plantas están sometidas a un estrés hídrico provocando que su tasa de respiración sea menor que la esperada. Otro factor que hemos de tener en cuenta es que, según nuestros resultados, el carrizo tiene una tasa de respiración de raíces mayor que la masiega. En el Capítulo 5 hemos hablado de la gran capacidad del carrizo para soportar una gran variedad de nichos ecológicos, mientras que la masiega es más sensible a los cambios de inundación. Con esto no excluimos que la masiega, en determinados momentos y de forma minoritaria, no pueda adaptarse al ambiente tal y como hemos visto en el capítulo 5 y veremos en el 7, sino que lo esperable en el tipo de ecosistema en el que estamos realizando este estudio es que el carrizo pase a ser la vegetación predominante desplazando a la masiega. La especie con mayor tasa de respiración sería la más abundante en el Parque Nacional, favoreciendo un aumento en la emisión de CO<sub>2</sub> a la atmósfera.

### **6.4. Conclusiones**

La zona seca presenta una mayor tasa de respiración que la zona inundada durante todo el año. Sin embargo, mientras que la diferencia entre las tasas de emisión de ambas zonas es muy alta en los meses más fríos, en los meses más cálidos disminuye hasta casi igualarse ambas emisiones.

La tasa de respiración está controlada por la temperatura del suelo, aumentando la primera cuando la segunda lo hace, pero siguiendo funciones diferentes según el grado de inundación. En la zona seca la función que define la relación entre temperatura y respiración es lineal, mientras que en la zona inundada es exponencial,



apareciendo aquí el efecto de la humedad, que llega a ser limitante en la zona inundada.

La respiración de las raíces supone entre un 55%, en el caso del carrizo, y un 65%, en la masiega, de la respiración total del suelo, llegando a incrementarse hasta un 70-80% según la especie vegetal que se estudie en los meses en los que el incremento de biomasa vegetal es máximo. La raíz de carrizo presenta una tasa de respiración por gramo de biomasa mayor que la raíz de masiega.

El descenso de la tabla de agua y la cantidad de carbono en el suelo favorecen el aumento de la tasa de respiración en este humedal. Sin embargo, otros factores, como el estado vegetativo de las plantas que habitan en el ecosistema, pueden variar estas premisas, provocando que la tasa de respiración total del suelo disminuya al disminuir el porcentaje correspondiente a raíces.





---

## **CAPÍTULO 7.**

**RESPUESTA MORFOLÓGICA  
DE LAS PLANTAS A LA SEQUÍA**





## 7.1 Introducción

Por lo general, los humedales presentan fluctuaciones estacionales de los niveles de agua, estando completamente inundados durante determinados momentos del año, pero también experimentando sequías prolongadas durante otros (Mitsch & Gosselink, 2000). Como ya hemos mencionado en la Introducción, la aparición y distribución de la vegetación en un humedal está influenciada por muchos factores ambientales tales como el nivel de agua, la transparencia, la competencia biológica y los nutrientes (Bart & Hartman, 2000; Bodensteiner & Gabriel, 2003). Las especies vegetales que habitan un humedal están adaptadas a diferentes niveles de agua, con lo que su zona de aparición dentro del humedal dependerá de las distintas adaptaciones fisiológicas y morfológicas a ese nivel de agua, así como de la ausencia de la misma en los períodos de sequía (Grevillot et al., 1998; Sorrel et al., 2000). La modificación del nivel del agua produce cambios en la estructura y dinámica de la vegetación acuática (Alvarez-Cobelas et al., 2001).

Bray (1993) enunció que el déficit de agua afecta negativamente al crecimiento y metabolismo de muchas plantas, dependiendo las respuestas de la severidad y duración del estrés, del estado de desarrollo de la planta y del resto de condiciones ambientales que acompañan al estrés. Es razonable esperar que los factores que regulan la biomasa y la producción primaria varíen entre las distintas especies de un humedal. Este estudio, que se extiende durante un año, analiza como varían la biomasa y la producción primaria de dos especies en relación con los factores ambientales y las características propias de dos zonas muy diferentes dentro del Parque desde el punto de vista del estrés hídrico. Las principales respuestas de la comunidad de plantas en el humedal como resultado del cambio hidrológico incluyen la disminución de la riqueza de especies, incrementando la dominancia de algunas como *Typha domingensis* y *Phragmites australis* y la progresiva desaparición de especies más sensibles a la acción humana como *Cladium mariscus*. La tabla de agua y la vegetación han cambiado a lo largo del tiempo debido a cambios ambientales y a la intervención humana. Está bien documentado que *Typha* y *Phragmites* invaden en respuesta a procesos de eutrofización, así como después de procesos que alteran el hidroperíodo y perturban el suelo (Galatowitsch et al., 1999). *C. mariscus* se halla adaptada a niveles bajos de nutrientes o condiciones oligotróficas. Con respecto al

agua, *Cladium* necesita un nivel mínimo de agua durante su ciclo de vida, mientras que *Phragmites* soporta mejor la sequía (Haslam, 1970; Álvarez-Cobelas et al., 2001).

Existe un trabajo previo (Ribeiro 2004) que incide en la variación del número de individuos, crecimiento y variación de la biomasa en el *PNTD*. Además, en el caso de *Phragmites*, vamos a utilizar también otros estudios (Meyerson et al., 2000; Clevering et al., 2001, etc.). Esto no lo vamos a poder hacer en el caso de *Cladium mariscus*, al no existir casi estudios actuales de este tipo para esta planta, pero sí lo vamos a comparar con los de *Cladium jamaicense*.

El objetivo principal de este capítulo es estudiar cómo *P. australis* y *C. mariscus* se ven afectadas morfológicamente ante el estrés hídrico al que están sometidas y cuál de las dos se adapta mejor a esta situación. Además, estos resultados nos van a servir en un capítulo posterior (Capítulo 8) para estimar la producción primaria de ambas plantas y relacionarla con la asimilación de carbono por parte de las plantas en este ecosistema.

### **7.2. Efectos producidos por la sequía en la morfología de las plantas**

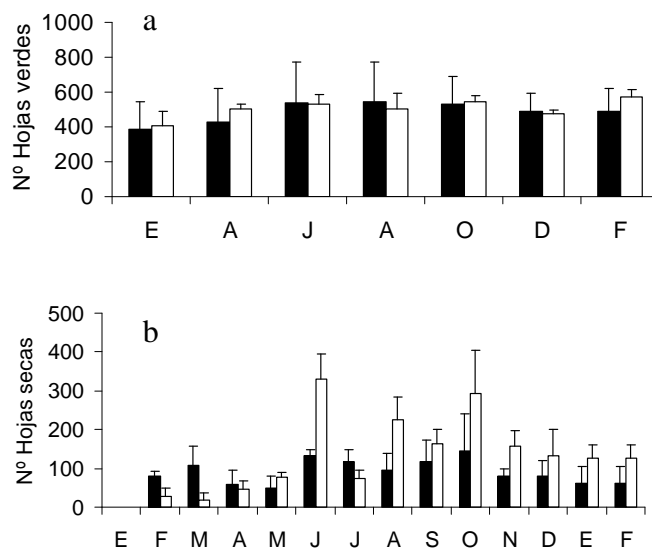
No se han distinguido diferencias estadísticamente significativas entre biomasa, área foliar e incremento de individuos y hojas entre las parcelas de una misma zona en ninguna de las dos especies (*test* de Kruskal Wallis,  $p > 0,05$ ). Debido a esto, y como ocurría en el estudio de la fotosíntesis (capítulo 5), en este Capítulo se expondrán los resultados globales para cada una de las zonas, distinguiendo, eso sí, entre plantas, pero no entre parcelas, aunque todos los datos hayan sido analizados para estudiar variabilidades.

#### 7.2.1. Evolución temporal de la parte aérea

El número de hojas verdes de la masiega (Fig. 7.2.1.1a) crece hasta alcanzar un máximo en los meses de verano ( $544 \pm 227$  y  $546 \pm 37$ , en *ZS* y *ZI*, respectivamente), momento a partir del cual se estabiliza tanto en *ZI* como en *ZS*. Sin embargo, el número de hojas secas no sigue la misma pauta que el de las verdes (Fig. 7.2.1.1b). El número de hojas secas aumenta en *ZI* a partir de los meses de verano (329

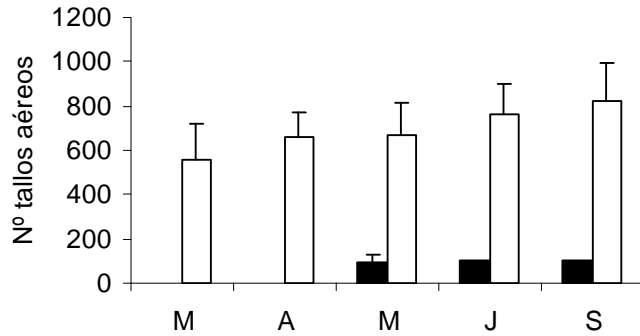
$\pm 67$ ), sufriendo un segundo repunte en los meses de otoño ( $293 \pm 110$ ). En *ZS* sigue la misma pauta: un máximo en los meses de verano ( $134 \pm 4$ ) y otro segundo en el otoño ( $145 \pm 95$ ), pero el número es considerablemente menor.

No se han encontrado diferencias significativas en el número de hojas verdes o secas entre ambas zonas (*test* de Mann-Whitney;  $p > 0,05$ ), aunque existe una mayor dispersión de los datos en la *ZS*, tanto en las hojas verdes como en las secas.



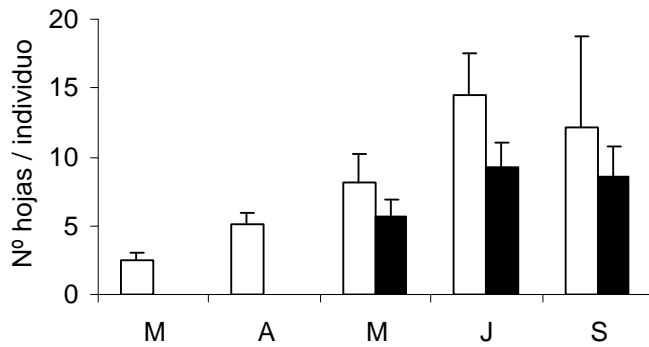
En el caso del carrizo, sólo se ha estudiado la variación de la materia vegetal verde, pues no hubo desfronde por la característica anual de la planta. En *ZI* el carrizo va aumentando el número de tallos de forma paulatina, hasta el mes de septiembre (Fig. 7.2.1.2;  $819 \pm 172$  tallos aéreos), momento en el que la producción de materia vegetal se estabiliza y se mantiene constante hasta que el tallo muere. El carrizo sigue un patrón estacional en *ZS* (Fig. 7.2.1.2) cuyo número de tallos aéreos aumenta hasta el mes de septiembre ( $105 \pm 41$ ), momento en el que dejan de aparecer nuevos tallos. Sin embargo, en este caso ocurren dos diferencias notables; en primer lugar, el carrizo en *ZS* tiene retrasada su aparición con respecto a *ZI*, apareciendo éste en el mes de mayo, y en segundo lugar su densidad es mucho menor. El número de carrizos en *ZS* es seis veces menor que en *ZI*.

Existen diferencias significativas en el numero de carrizos entre *ZI* y en *ZS* (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 7.2.1.2.** Evolución temporal del número de tallos aéreos de carrizo en *ZI* (barras blancas) y *ZS* (barras negras) por metro cuadrado durante el año (media  $\pm$  DE).

El número de hojas verdes por individuo de carrizo en ambas zonas aumenta hasta llegar a los meses de verano, llegando a  $15 \pm 3$  hojas por planta en la *ZI* y  $9 \pm 2$  en *ZS* (Fig. 7.2.1.3).

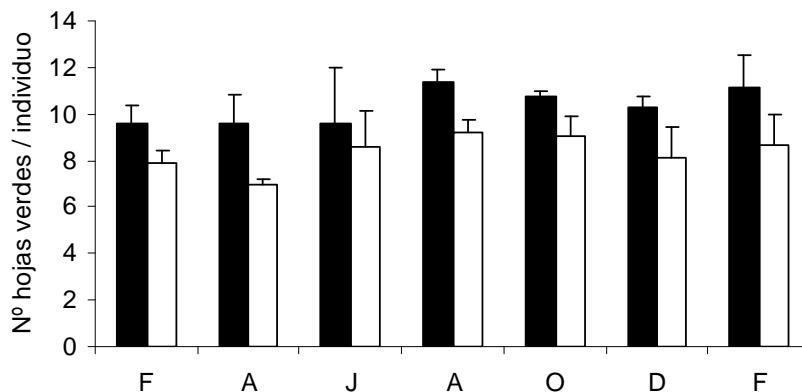


**Figura 7.2.1.3.** Evolución temporal del número de hojas por individuo de carrizo en *ZI* (barras blancas) y *ZS* (barras negras) durante el año (media  $\pm$  DE).

A diferencia del número de tallos aéreos, el número de hojas por individuo decrece al llegar el otoño, momento en el que ya el crecimiento de la planta se detiene. La misma pauta siguen los carrizos de ambas zonas, diferenciándose en la cantidad de hojas, que resulta mayor en *ZI* que en *ZS*, y existiendo diferencias significativas en el número de hojas entre ambas zonas (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

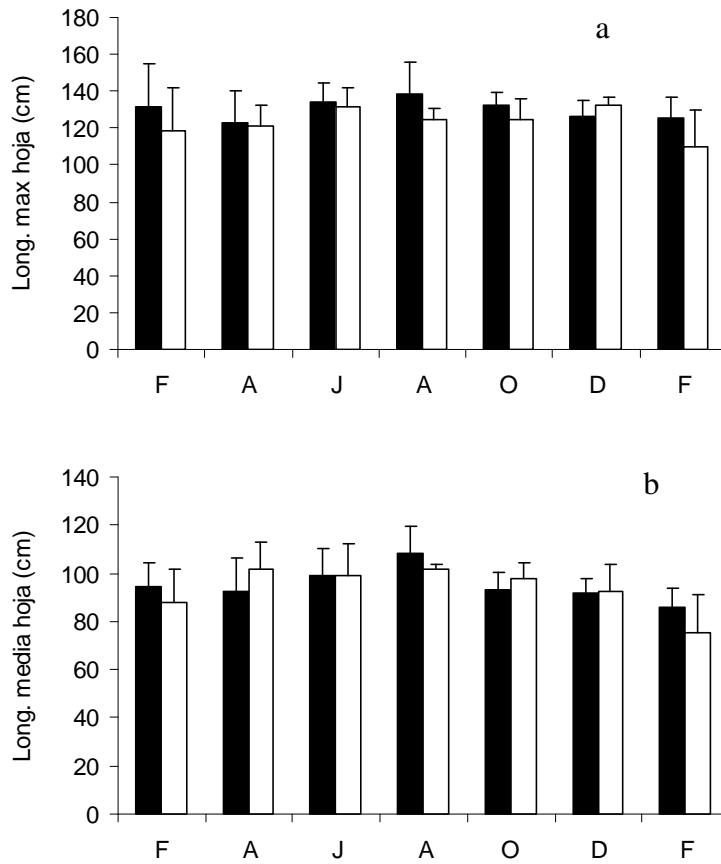


En el caso de la masiega, también aparece una pauta estacional, menos marcada que en el carrizo (Fig. 7.2.1.4). El máximo, tanto en la ZS como en ZI, lo encontramos en el mes de agosto, siendo más elevado en la zona seca ( $11 \pm 0,1$  hojas verdes) que en la inundada ( $9 \pm 1$  hojas verdes). Después de ese momento, el número de hojas por individuo decrece, aunque se observa cómo al comienzo del año siguiente empieza a incrementarse levemente.



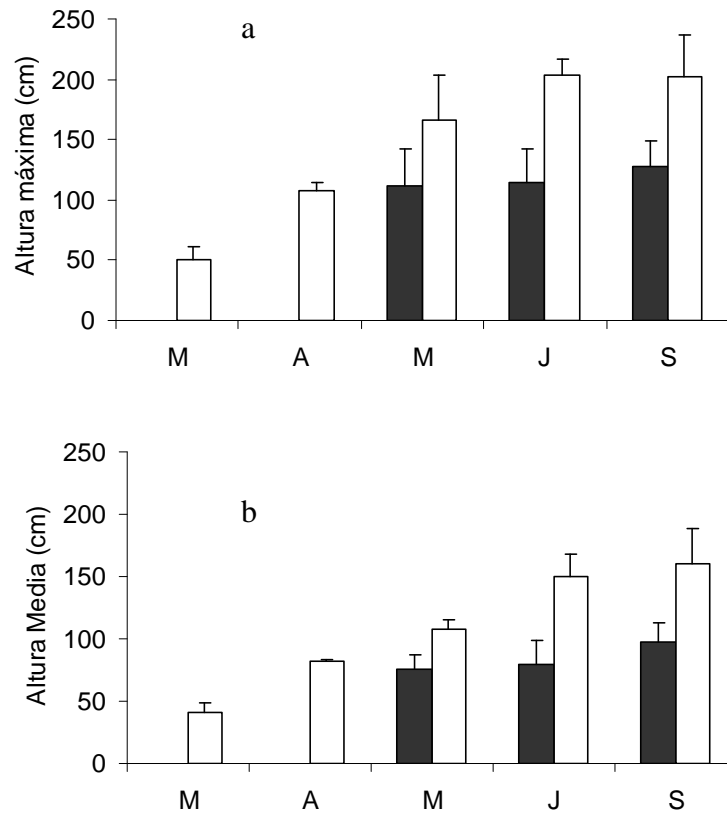
**Figura 7.2.1.4.** Número de hojas verdes por individuo de masiega en la zona de ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

En la masiega, la altura máxima en ZS aparece en el mes de agosto (Fig. 7.3.1.5a;  $138,5 \pm 17,1$  cm) y en la ZI en el mes de junio ( $131,6 \pm 10,0$  cm). Durante todo el año, las longitudes de las hojas en la zona seca son ligeramente mayores que las de la zona inundada (excepto en el mes de diciembre), pero no se han distinguido diferencias significativas (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ) entre ambas zonas. Para la altura media se observa una pauta estacional más clara que comparando las alturas máximas. Aquí los valores más altos también aparecen en los meses de verano, ocurriendo el valor más alto en ZS en el mes de agosto (Fig. 7.2.1.5b;  $108,5 \pm 10,7$  cm), al igual que en ZI ( $102,0 \pm 1,91$  cm). Tampoco en este caso se han encontrado diferencias significativas entre las zonas (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ).



**Figura 7.2.1.5.** Longitud máxima (a) y media (b) de las hojas de masiega en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

El tallo del carrizo, sin embargo, aumenta en longitud durante casi todo el año, alcanzando el máximo en el mes de septiembre, momento en el que, como pasaba con el número de tallos aéreos, se estabiliza (Fig. 7.2.1.6). Esto sucede tanto en ZI como en ZS, siendo el aumento mucho más pronunciado en la zona inundada, y dándose una mayor altura de los tallos durante todo el año en esta zona. Además, en el caso del carrizo aparecen diferencias significativas en la altura (tanto máxima como media) de los tallos aéreos entre ambas zonas (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). La altura máxima en ZI alcanza los  $203,6 \pm 12,6$  cm, mientras que está en  $128,3 \pm 20,0$  cm en ZS (Fig. 7.2.1.6a). La altura media de las zonas son  $160,3 \pm 28,6$  cm y  $97,5 \pm 15,8$  cm en la zona inundada y seca, respectivamente.

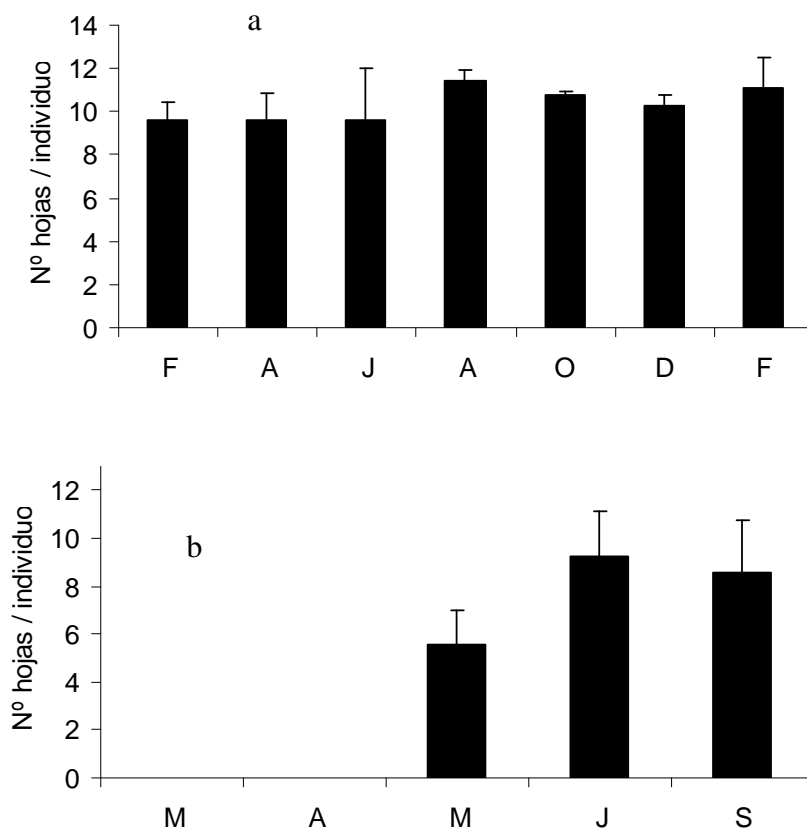


**Figura 7.2.1.6.** Altura máxima (a) y media (b) de los tallos aéreos de carrizo en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

Hasta ahora se ha expuesto la comparación en el comportamiento de ambas plantas en función de la zona en la que habitan. Ahora se expondrá cómo se comportan dentro de una misma zona las dos especies. No se va a realizar la comparación entre el número de individuos de carrizo y masiega en las parcelas de una misma zona, ya que en el caso de la masiega se contaron número de hojas sin hacer distinción entre individuos. Además, debido a la ausencia de producción de materia vegetal seca en el carrizo, tampoco se estudiará ahora esa distribución.

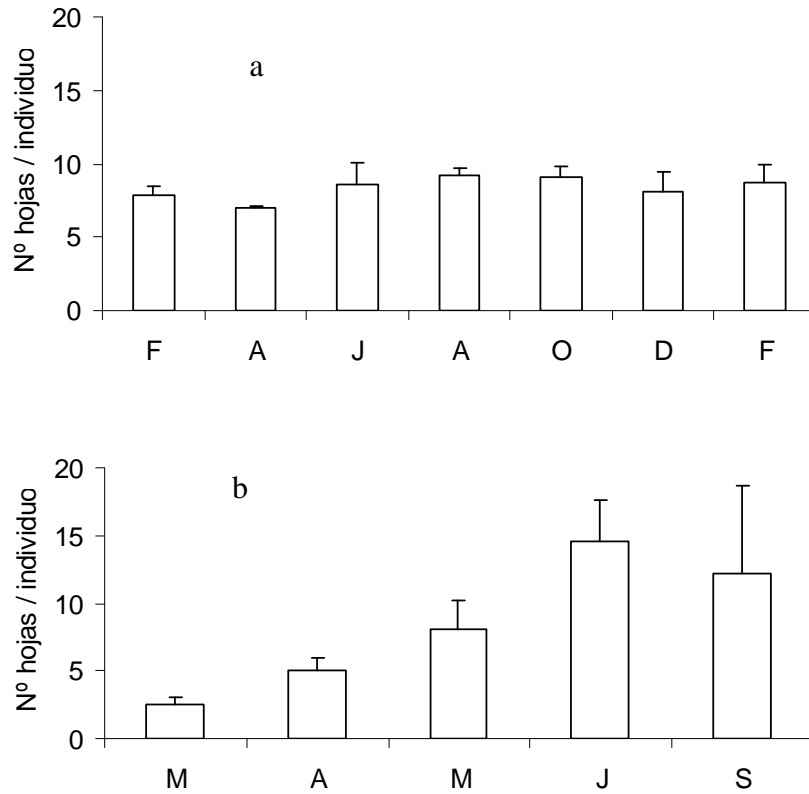
Analizando el número de hojas verdes de masiega y carrizo a lo largo del año en la ZS, se distingue que en la masiega se produce un aumento del número de hojas en el mes de agosto ( $11,4 \pm 0$  hojas verdes; Fig. 7.2.1.7a), dándose también en el

carrizo el máximo en los meses de verano, en este caso en julio ( $9,3 \pm 1,8$  hojas verdes; Fig. 7.2.1.7b). Hemos encontrado diferencias significativas entre el número de hojas verdes de masiega y carrizo por individuo en la ZS (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ )



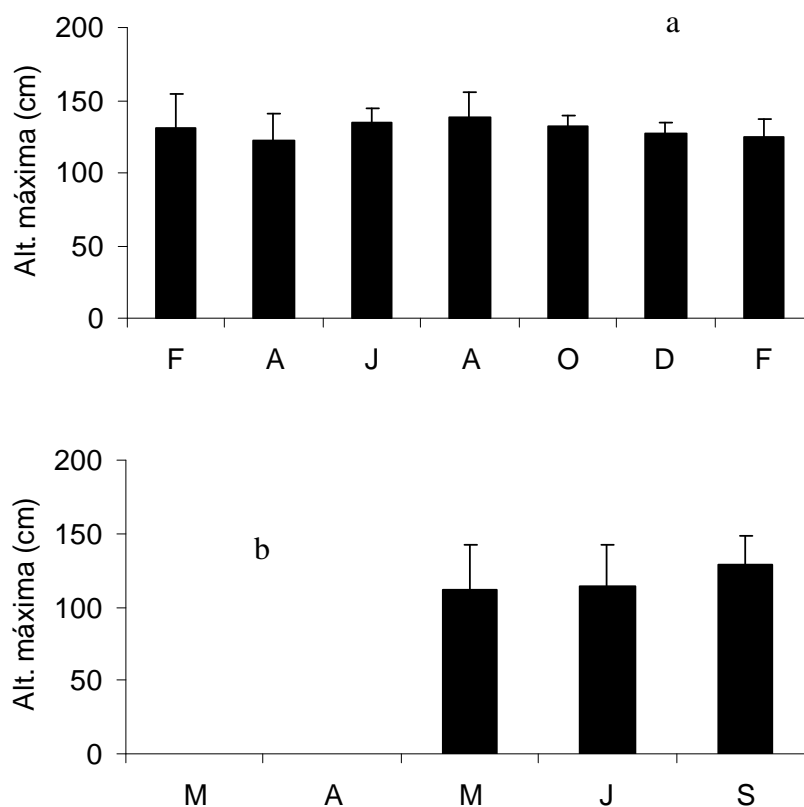
**Figura 7.2.1.7.** Número de hojas de masiega (a) y carrizo (b) por individuo en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE).

En la ZI, el número de hojas de masiega por individuo presenta poca variación, teniendo el máximo en agosto ( $9,0 \pm 1,0$  hojas; Fig. 7.3.1.8a), no siendo así en el caso del carrizo que aumenta en número durante todo su período de crecimiento, alcanzando el valor máximo en el mes de julio ( $14,5 \pm 3,0$  hojas; Fig. 7.2.1.8b). En la ZI se constatan diferencias significativas entre el número de hojas de masiega y carrizo por individuo (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



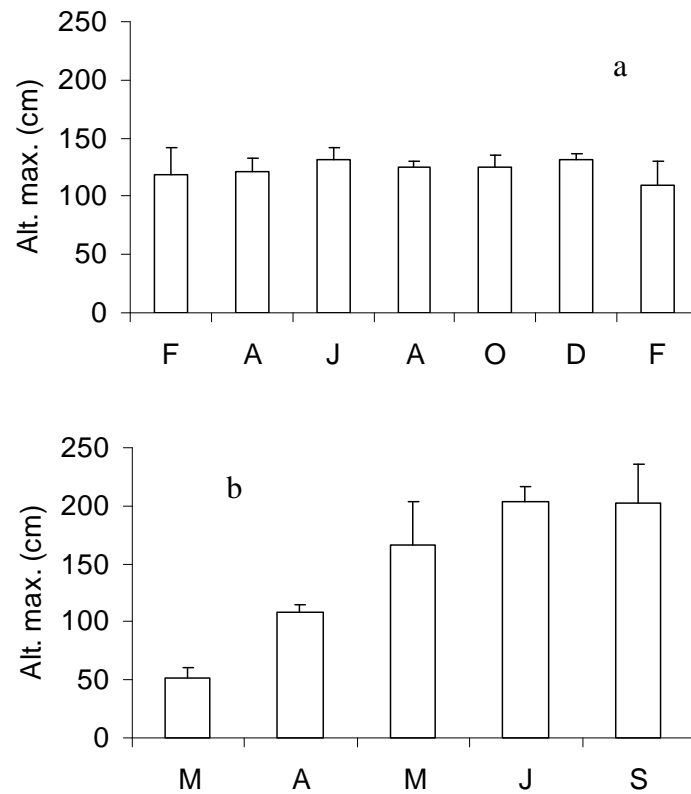
**Figura 7.2.1.8.** Número de hojas de masiega (a) y carrizo (b) por individuo en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

En la zona seca, al observar cómo varía la altura máxima de la masiega y del carrizo, ambas plantas presentan unos valores muy similares (Fig. 7.2.1.9). En la masiega aparecen los valores máximos en los meses de verano ( $138,5 \pm 17,1$  cm; Fig. 7.2.1.9a) y en el carrizo éstos se alcanzan al final de su período de crecimiento en septiembre ( $128,3 \pm 20,0$  cm; Fig. 7.2.1.9b). No se han encontrado diferencias significativas en las alturas máximas entre carrizo y masiega en la zona seca (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ).



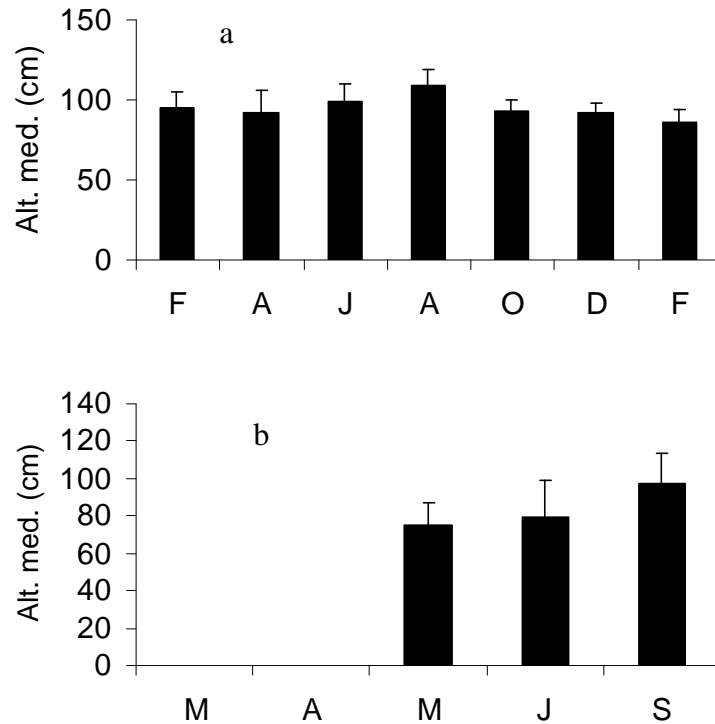
**Figura 7.2.1.9.** Longitudes máximas de las hojas de masiega (a) y los tallos aéreos de carrizo (b) en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE).

Sin embargo, en la ZI sí aparecen diferencias significativas entre las alturas máximas de carrizo y masiega (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). Mientras la longitud máxima de las hojas de masiega permanece constante a lo largo del año, apareciendo el valor más alto en el mes de junio ( $131,6 \pm 10,0$  cm; Fig. 7.2.1.10a), en el caso de las alturas máximas de los tallos aéreos de carrizo se produce un aumento a lo largo del año, obteniéndose el máximo valor en el mes de septiembre ( $203,6 \pm 12,6$  cm; Fig. 7.2.1.10b). Las alturas del carrizo son mayores que las de la masiega a partir del mes de mayo.



**Figura 7.2.1.10.** Longitudes máximas de las hojas de masiega (a) y los tallos aéreos de carrizo (b) en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

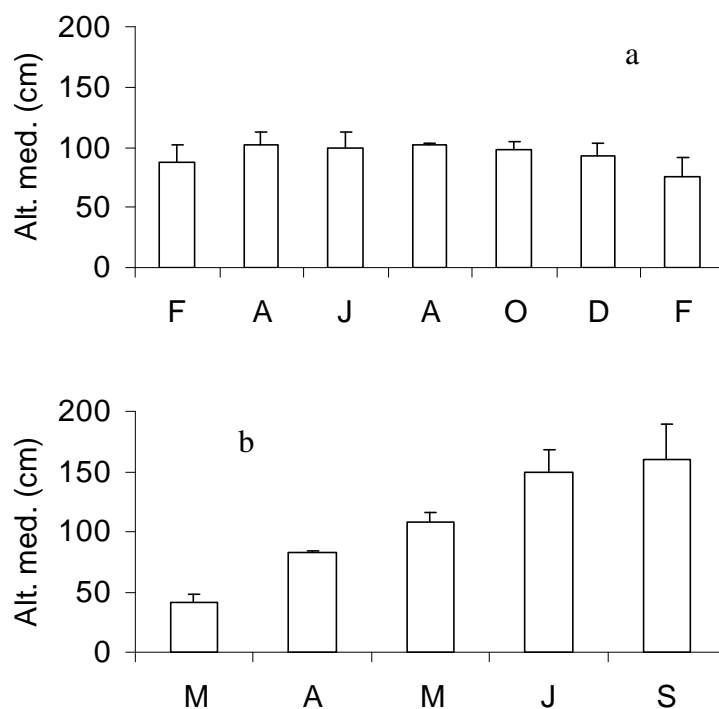
La variación de la longitud media de las hojas de masiega y los tallos aéreos de carrizo, presenta un comportamiento similar al de la altura máxima. En la ZS, las longitudes medias de las hojas de masiega presentan un valor máximo en el mes de agosto ( $108,5 \pm 10,7$  cm; Fig. 7.2.1.11a), apareciendo el máximo de las longitudes medias de los tallos aéreos del carrizo en el mes de septiembre ( $97,5 \pm 15,8$  cm; Fig. 7.2.1.11b), al final del período de crecimiento. No se han constatado diferencias significativas entre la longitud media de las hojas de masiega y la altura media de los tallos aéreos de carrizo en esta zona (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ).



**Figura 7.2.1.11.** Longitudes medias de las hojas de masiega (a) y los tallos aéreos de carrizo (b) en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE).

En la ZI, mientras que las longitudes medias de las hojas de masiega exceden escasamente los 100 cm, apareciendo el valor más alto en el mes de agosto ( $102,0 \pm 191$  cm; Fig. 7.2.1.12a), en el carrizo la altura media de los tallos aéreos supera este valor ya en el mes de mayo, llegando a un máximo de  $160,3 \pm 28,6$  cm en el mes de septiembre (Fig. 7.2.1.12b). Existen diferencias significativas entre los valores de longitud media de las hojas de masiega y la altura media de los tallos aéreos de carrizo en la ZI (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

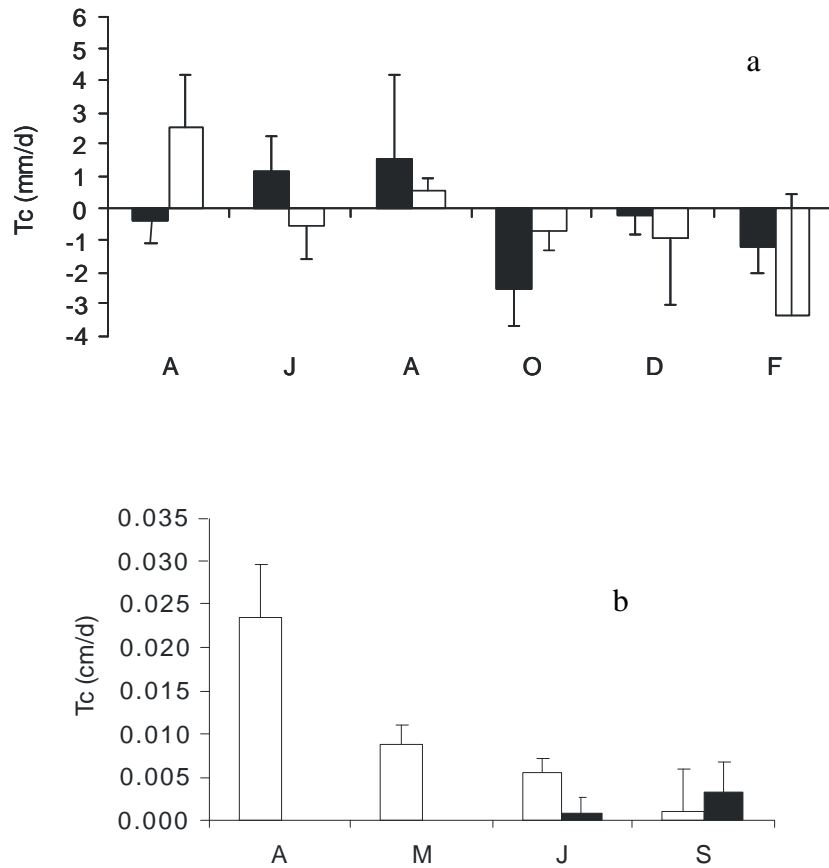




**Figura 7.2.1.12.** Longitudes medias de las hojas de masiega (a) y los tallos aéreos de carrizo (b) en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

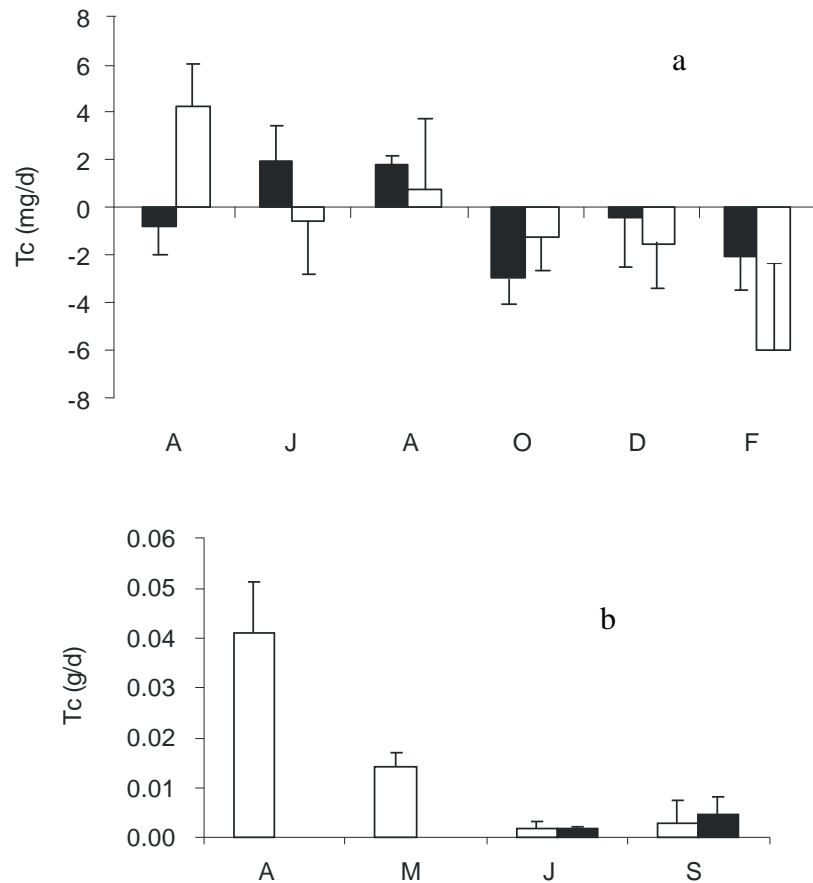
### 7.2.2. Tasas de crecimiento

La tasa de crecimiento en ambas plantas se ha calculado de dos formas: a partir de la longitud de la planta (cm) (Fig. 7.2.2.1) y mediante la biomasa de la misma (g) (Fig. 7.2.2.2). Las tasas de crecimiento máximo por parte de la masiega de  $0,0015 \pm 0,0011$  cm/d en la zona seca aparecen entre los meses de julio y agosto y  $0,003 \pm 0,0011$ cm/d en la zona inundada correspondiente al intervalo febrero-abril (Fig. 7.2.2.1a). En el carrizo se estima un valor de  $0,02 \pm 0,006$  cm/d en el intervalo de marzo-abril en ZI (Fig.7.2.2.1b), siendo muy superior a la que obtenemos en ZS ( $0,003 \pm 0,006$  cm/d) de julio a septiembre, momento en el que la tasa fue mayor.



**Figura 7.2.2.1.** Tasa de crecimiento teniendo en cuenta el incremento en la longitud de la hoja en la masiega (a) y del tallo aéreo en el carrizo (b) (cm/d) en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

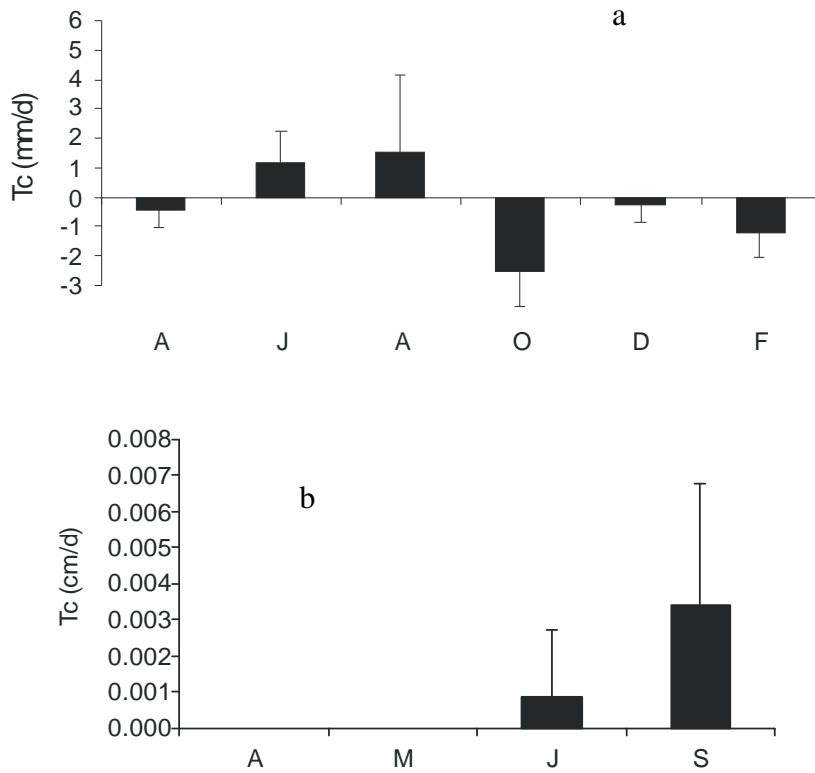
Con respecto al peso, en la masiega (Fig. 7.2.2.2a) en la ZS la tasa máxima de crecimiento se alcanza en el intervalo de abril a julio ( $0,002 \pm 0,002$  g/d), siendo en ZI de  $0,004 \pm 0,02$  g/d y dándose antes, en el intervalo febrero-abril. En el carrizo se constata el mismo comportamiento observado al estudiar los crecimientos (Fig. 7.2.2.2b): una tasa máxima en el intervalo marzo-abril de  $0,04 \pm 0,01$  g/d en la zona inundada y de  $0,004 \pm 0,004$  g/d de julio a septiembre en la zona seca



**Figura 7.2.2.2.** Tasa de crecimiento teniendo en cuenta el incremento en el peso seco de la hoja en la masiega (a) y del tallo aéreo en el carrizo (b) (cm/d) en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

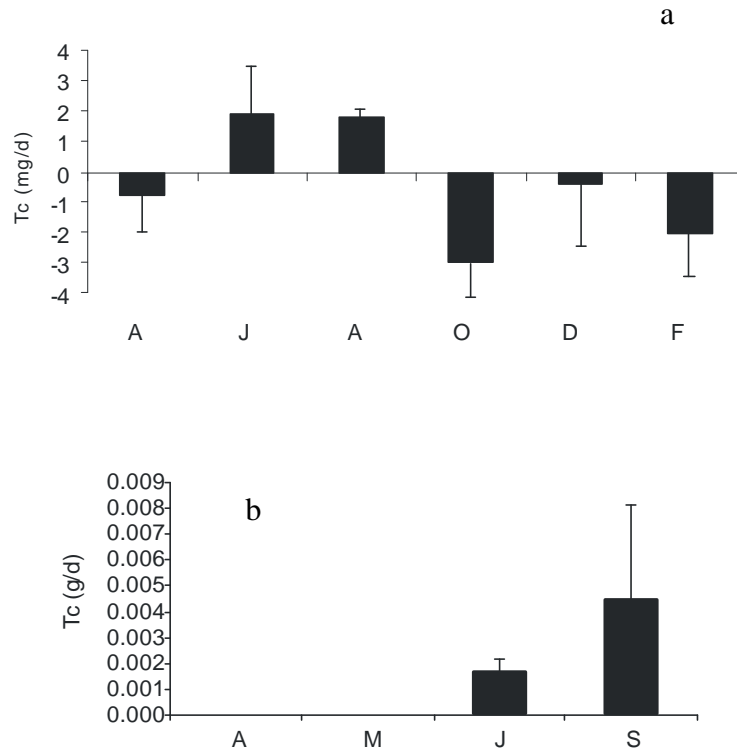
En la zona seca, la masiega presenta una tasa de crecimiento en función del incremento de longitud de la hoja entre los meses de julio y agosto ( $0,0015 \pm 0,0011$  cm/d; Fig. 7.2.2.3a). Hasta el mes de agosto, esta especie incrementa la longitud de sus hojas de forma paulatina, momento a partir del cual, las tasas de crecimiento empiezan a ser negativas; la planta a partir de ese momento estabiliza su crecimiento. El carrizo, sin embargo, presenta un incremento en la longitud de los tallos a lo largo de todo el año, alcanzando el máximo entre los meses de julio y septiembre ( $0,003 \pm 0,006$  cm/d; Fig. .2.2.3b). Existen diferencias significativas entre la tasa de crecimiento de la

masiega y la tasa de crecimiento del carrizo (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). Además, las tasas de crecimiento que presenta el carrizo son mayores que las aparecidas en la masiega.



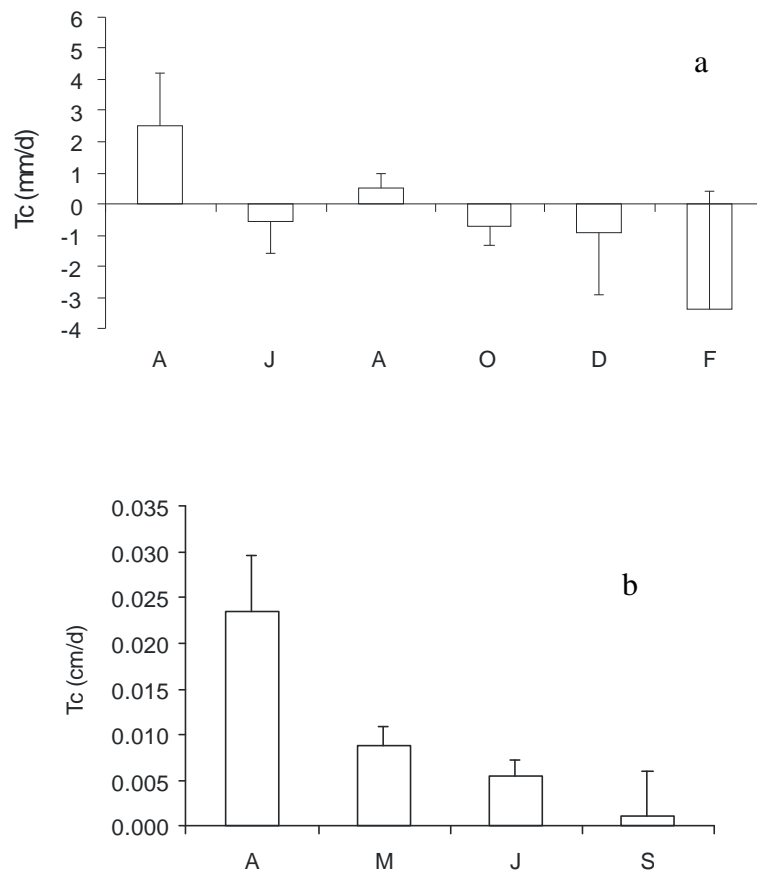
**Figura 7.2.2.3.** Tasa de crecimiento teniendo en cuenta el incremento de la longitud de las hojas de masiega (a) y del tallo aéreo del carrizo (b) en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE).

Al estudiar cómo varía el incremento de la biomasa de ambas especies en la zona seca, aparecen patrones similares. La masiega aumenta su biomasa durante la primera mitad del año, alcanzando el máximo entre los meses de abril y julio ( $0,002 \pm 0,002$  g/d; Fig. 7.2.2.4a), ascendiendo la biomasa del carrizo durante todo su ciclo vegetativo y llegando a la tasa más alta al final del mismo, entre los meses de julio y septiembre ( $0,004 \pm 0,004$  g/d; Fig. 7.2.2.4b). Aquí también existen diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de carrizo y masiega (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). Las tasas que aparecen en el carrizo son mayores que las que muestra la masiega.



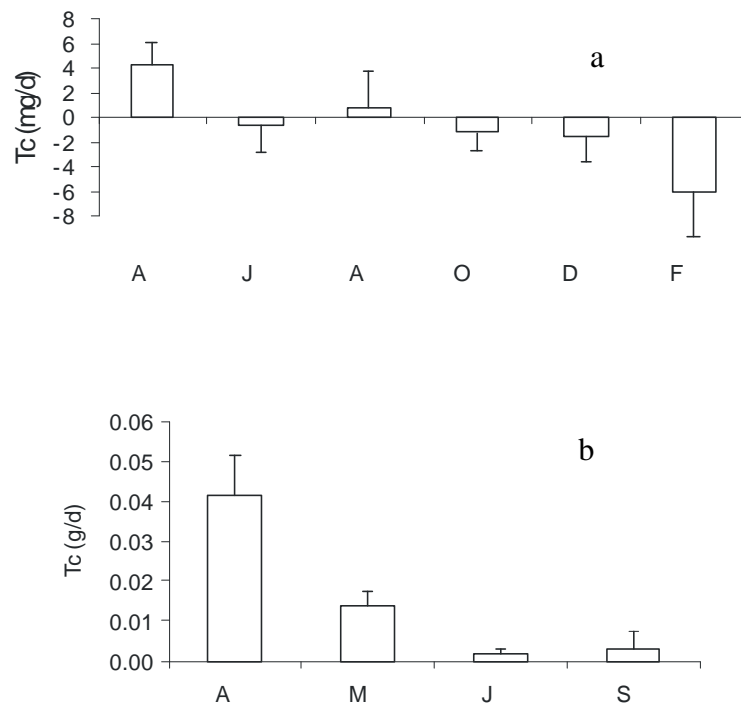
**Figura 7.2.2.4.** Tasa de crecimiento teniendo en cuenta el en el peso seco de las hojas de masiega (a) y del tallo aéreo del carrizo (b) en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE).

En la zona inundada, sin embargo, se aprecian diferencias en las tasas de crecimiento de ambas plantas. La masiega tiene el mayor incremento en la longitud de las hojas al principio de su ciclo vegetativo, entre los meses de febrero a abril ( $0,003 \pm 0,0011$  cm/d; Fig. 7.2.2.5a) sin que se constate luego una pauta clara y mostrando una gran variabilidad. El carrizo también presenta la tasa más alta al principio del período de crecimiento, entre los meses de marzo y abril ( $0,02 \pm 0,006$  cm/d; Fig. 7.2.2.5b) y luego, aunque siga creciendo hasta el final del año, sus tasas de crecimiento van disminuyendo a medida que avanza el ciclo vegetativo. Las tasas de crecimiento del carrizo son menores que las de la masiega. Existen diferencias significativas entre la tasa de crecimiento del carrizo y la masiega (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 7.2.2.5.** Tasa de crecimiento teniendo en cuenta el incremento de la longitud de las hojas de masiega (a) y del tallo aéreo del carrizo (b) en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

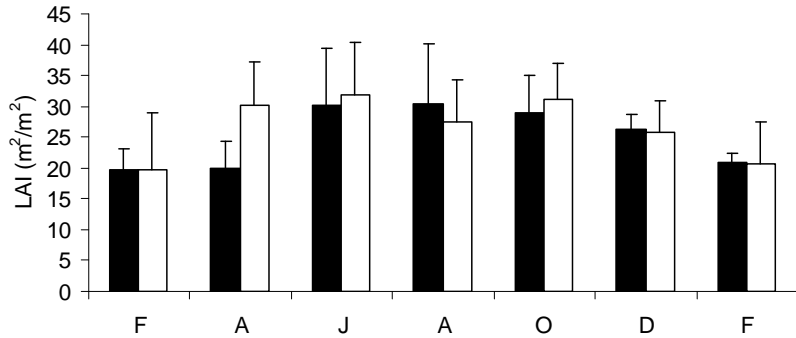
La misma pauta se observa al estudiar el incremento en la biomasa. Mientras que la masiega sólo incrementa su biomasa de forma clara al principio del ciclo vegetativo entre febrero y abril ( $0,004 \pm 0,02$  g/d; Fig. 7.2.2.6a), el carrizo aumenta su biomasa durante todo el año, apareciendo su mayor incremento al principio del ciclo vegetativo, entre los meses de marzo y abril ( $0,04 \pm 0,01$  g/d; Fig. 7.2.2.6b). Las tasas de crecimiento de la biomasa de carrizo son superiores a las de la masiega y existen diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de ambas plantas (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).



**Figura 7.2.2.6.** Tasa de crecimiento teniendo en cuenta el en el peso seco de las hojas de masiega (a) y del tallo aéreo del carrizo (b) en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

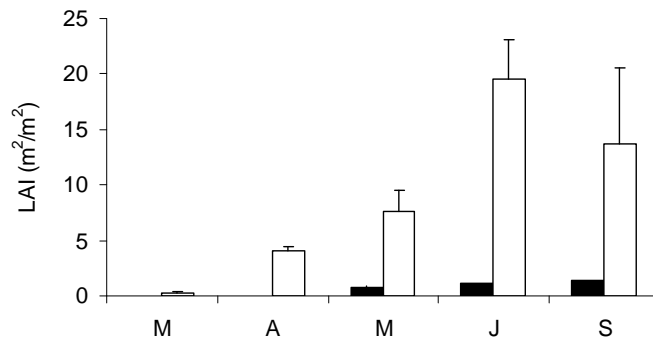
### 7.2.3. Biomasa y área foliar

La misma pauta estacional, con los máximos en verano, que se ha ido observando hasta ahora en la masiega, la encontramos también al estudiar el *LAI* (Fig. 7.2.3.1). Los máximos aparecen en el mes de agosto en la ZS ( $30,5 \pm 9,8 \text{ m}^2 / \text{m}^2$ ) y en el mes de junio ( $31,9 \pm 8,6 \text{ m}^2 / \text{m}^2$ ) en ZI. No se han encontrado diferencias significativas en el *LAI* entre las dos zonas (*test* de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ). Aquí se concluye, y lo mismo ocurrirá en el estudio de la biomasa de la masiega (más abajo), que el mayor incremento del *LAI* se produce entre febrero y abril en la zona inundada, mientras que en la zona seca este aumento se da dos meses después (entre abril y junio) y está retardado.



**Figura 7.2.3.1.** Índice del área foliar (*LAI*) en la masiega en *ZS* (barras negras) y en *ZI* (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

En el carrizo, el máximo del área foliar lo encontramos en el mes de julio en la zona inundada (Fig. 7.2.3.2;  $31,9 \pm 8,6 \text{ m}^2/\text{m}^2$ ), produciéndose luego un descenso. Mientras que en la zona seca, aumenta durante todo el año, alcanzando el máximo en el mes de septiembre ( $1,43 \pm 0,2 \text{ m}^2/\text{m}^2$ ), momento a partir del cual se estabiliza. Los valores de *LAI* en *ZI* son notablemente superiores a los que aparecen en *ZS*, existiendo, además, diferencias significativas en el *LAI* del carrizo entre las ambas zonas (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

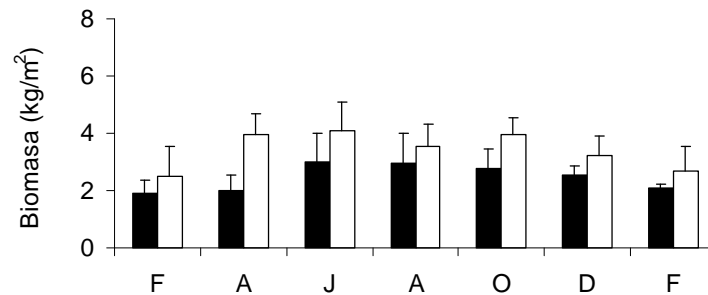


**Figura 7.2.3.2.** Índice del área foliar (*LAI*) en el carrizo en *ZS* (barras negras) y en *ZI* (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

La biomasa de masiega presenta un máximo en los meses de verano (Fig. 7.2.3.3), tras el cual empieza a descender tanto en la zona inundada como en la zona seca, siendo mayor en todos los meses en la *ZI*. A pesar de ello, no hemos encontrado diferencias significativas en la biomasa de la masiega entre ambas zonas. El máximo

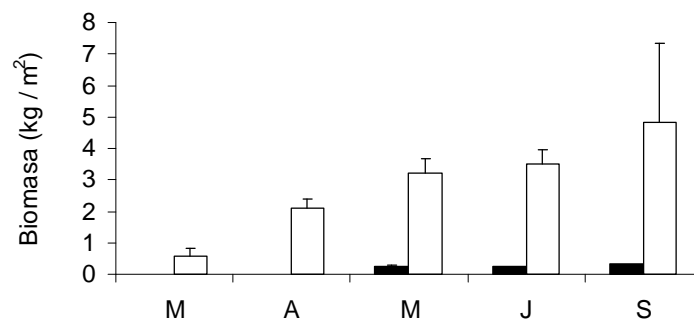


de biomasa, lo encontramos, tanto en *ZI* como en *ZS*, en el mes de junio, siendo  $4097 \pm 1004 \text{ g/m}^2$  y  $2989 \pm 1004 \text{ g/m}^2$ , respectivamente. Aquí volvemos a observar algo que ya hemos mencionado en el Apartado anterior (7.2.1): el mayor incremento de biomasa de masiega en la zona de *ZS* ocurre más tarde que en la zona de *ZI*, siendo el primero entre los meses de febrero y abril, y el segundo entre abril y junio.



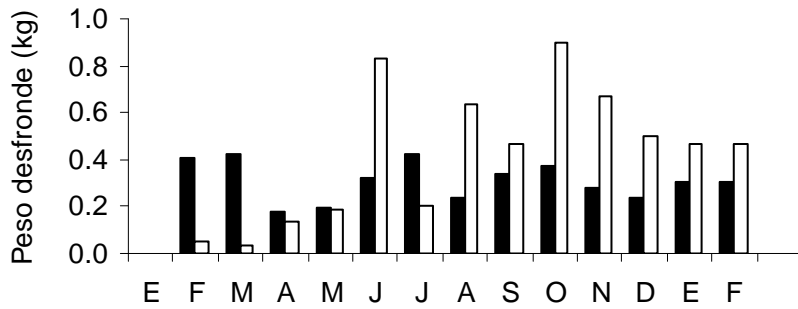
**Figura 7.2.3.3.** Biomasa de masiega en *ZS* (barras negras) y en *ZI* (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

En el carrizo, se obtiene el mismo patrón observado hasta ahora: la biomasa aumenta hasta llegar al mes de septiembre cuando se produce una estabilización (Fig. 7.2.3.4). Aquí también es mayor la biomasa en *ZI* con respecto a *ZS*, como pasaba con la masiega. Sin embargo, en el carrizo ese incremento resulta notablemente mayor que el de la masiega, llegando a ser hasta 5 veces mayor en *ZI* que en *ZS*. Aparecen, además, diferencias significativas en la biomasa de carrizo entre ambas zonas (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). El máximo de carrizo en la zona inundada es  $4835 \pm 2499 \text{ g/m}^2$  y en la zona seca  $338 \pm 52 \text{ g/m}^2$ .



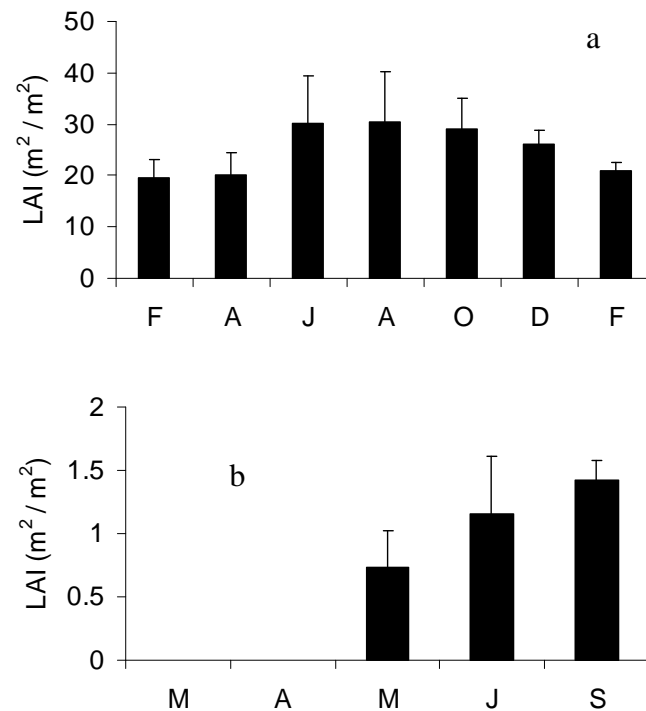
**Figura 7.2.3.4.** Biomasa de carrizo en *ZS* (barras negras) y en *ZI* (barras blancas) durante el año (media  $\pm$  DE).

Hasta ahora, el estudio de biomasa se ha expuesto sobre materia vegetal verde. Como ya se mencionó en la Metodología (Apartado 4.3), en el carrizo no se produce materia vegetal seca durante su ciclo vegetativo. Sin embargo, en la masiega sí aparece desfronde (Fig. 7.2.3.5). No se ha distinguido una pauta estacional clara de esta variable en ninguna de las dos zonas. En la zona inundada ocurren dos máximos, uno en el mes de junio (829,4 g) y otro en el mes de octubre (898,4 g), pero en la zona seca no hay ningún mes en el que la producción de materia seca sea notable. Al final del experimento, la producción de materia vegetal seca en la ZS es menor (4,02 kg) que en la ZI (5,54 kg).



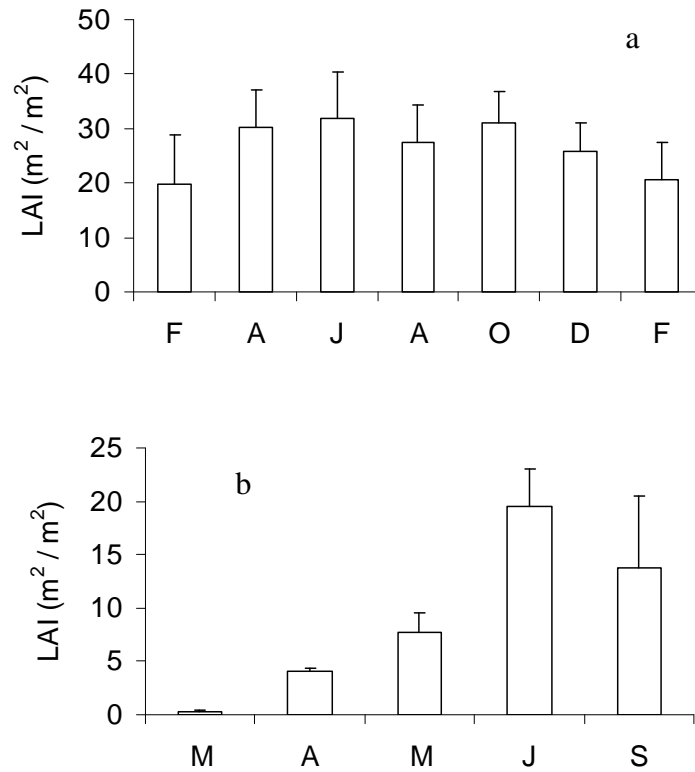
**Figura 7.2.3.5.** Biomasa de hojas secas de masiega en ZS (barras negras) y en ZI (barras blancas) durante el año 2008.

La primera vez que se constatan diferencias significativas al realizar un estudio en la ZS es al comparar el índice del área foliar entre carrizo y masiega (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). Lo primero que llama la atención es la gran diferencia que existe entre los valores que aparecen entre el *LAI* de masiega y carrizo en esta zona, siendo los primeros un orden de magnitud más grandes. En la masiega, los máximos de *LAI* aparecen en los meses de verano, más concretamente en el mes de agosto ( $30,5 \pm 9,8 \text{ m}^2/\text{m}^2$ ; Fig. 7.2.3.6a) mientras que el carrizo, que presenta unos valores de *LAI* notablemente inferiores (nótese la diferencia de escala en la gráfica), tiene el valor más alto en el mes de septiembre ( $1,43 \pm 0,2 \text{ m}^2/\text{m}^2$ ; Fig. 7.2.3.6.b).



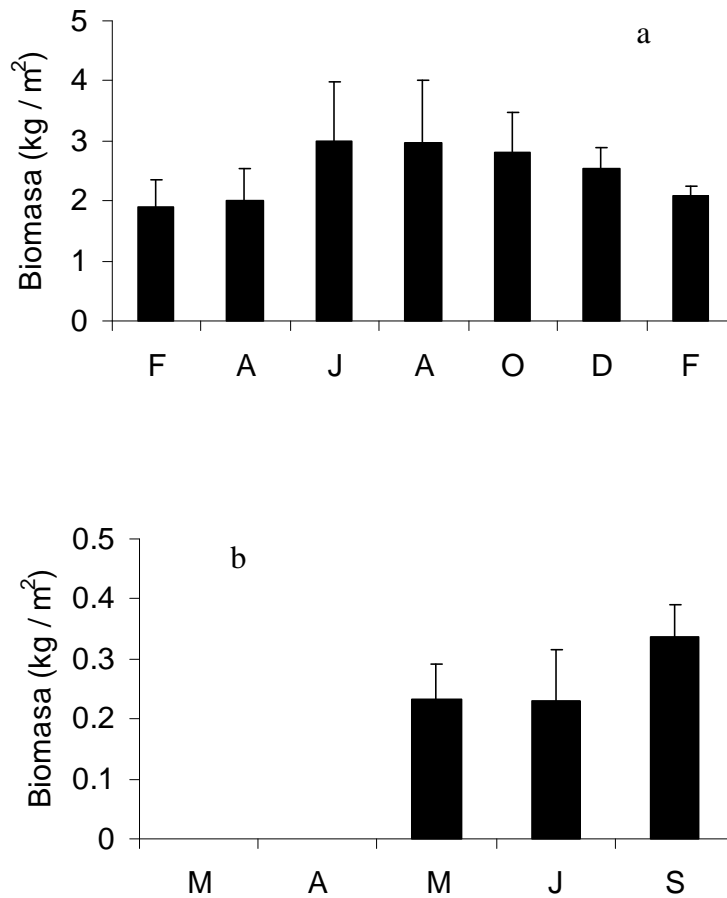
**Figura 7.2.3.6.** Índice del área foliar en masiega (a) y carrizo (b) en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE).

En el caso de la ZI, también aparecen diferencias significativas entre los valores de LAI de ambas plantas (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). Existe una pauta estacional en ambos casos, con máximos en los meses de verano, para luego descender al final del ciclo vegetativo. En el caso de la masiega, el máximo aparece en el mes de junio ( $31,9 \pm 8,6 m^2/m^2$ ; Fig. 7.2.3.7a) y en el mes de julio en el caso del carrizo ( $19,6 \pm 3,5 m^2/m^2$ ; Fig. 7.2.3.7b). Como pasa en la ZS, el LAI que observamos en la masiega es mayor que en el carrizo, llegando en algunas ocasiones a duplicarlo. En la ZI no encontramos una diferencia tan notable entre masiega y carrizo como en la ZS.



**Figura 7.2.3.7.** Índice del área foliar en masiega (a) y carrizo (b) en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

La biomasa en la zona seca presenta diferencias significativas entre las dos especies (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ). La masiega muestra un patrón estacional con los máximos en verano, en concreto en el mes de junio ( $2988,7 \pm 1003,7 \text{ g/m}^2$ ; Fig. 7.2.3.8a), para luego descender hasta los meses de invierno, momento en el que entrará en letargo. El carrizo sin embargo, con una biomasa 8 veces inferior que la masiega, aumenta su biomasa hasta llegar al final de su ciclo vegetativo en el mes de septiembre ( $338,1 \pm 51,6 \text{ g/m}^2$ ; Fig. 7.2.3.8b). Nótese la gran diferencia en la escala entre carrizo y masiega en la ZS.



**Figura 7.2.3.8.** Variación de la biomasa en masiega (a) y carrizo (b) en la ZS durante el año (media  $\pm$  DE). Nótese la diferencia de escala.

En la ZI, la masiega muestra también, como en la ZS, un patrón estacional con un máximo en verano, decreciendo luego durante los meses de otoño e invierno. El máximo aparece en el mes de junio,  $4097,0 \pm 1003,7 \text{ g/m}^2$  (Fig. 7.2.3.9a). En el carrizo el máximo aparece en el mes de septiembre ( $4834,7 \pm 2498,6 \text{ g/m}^2$ ; Fig. 7.2.3.9b), produciéndose hasta ese momento un incremento paulatino a lo largo de todo el año. En la ZI también existen diferencias significativas entre carrizo y masiega en cuanto a la biomasa (*test* de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ).

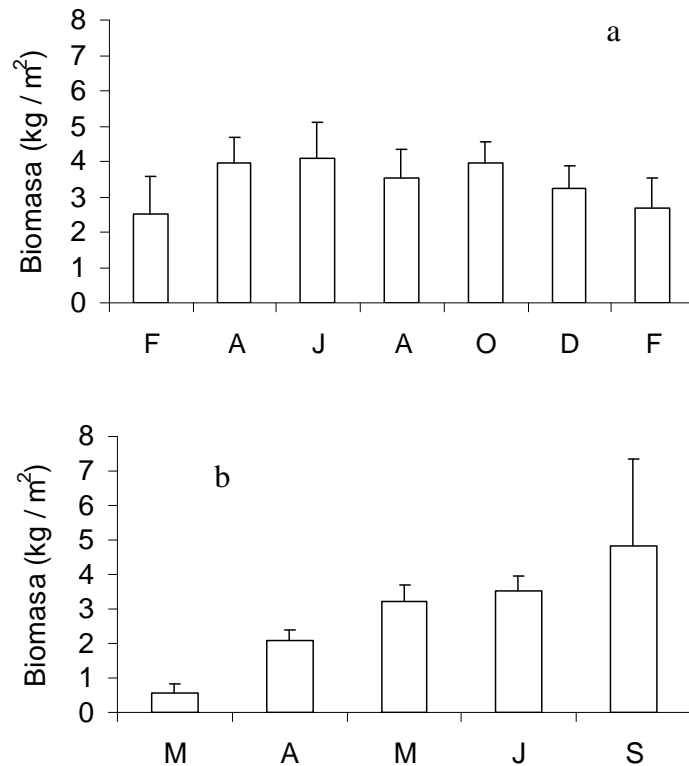
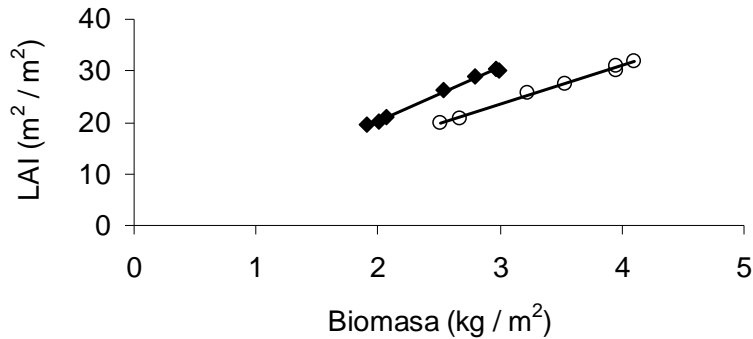


Figura 7.2.3.9. Variación de la biomasa en masiega (a) y carrizo (b) en la ZI durante el año (media  $\pm$  DE).

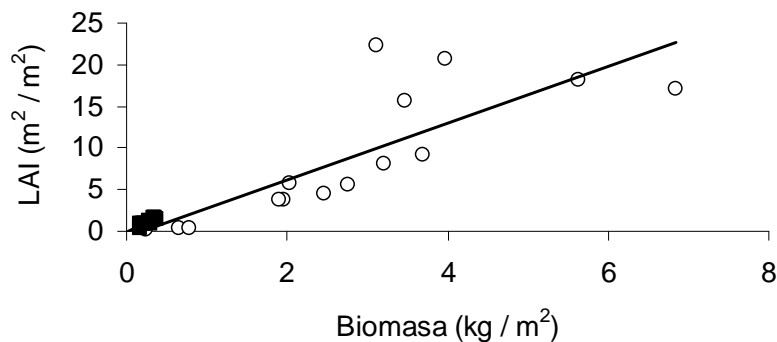
#### 7.2.4. Relaciones alométricas

Al estudiar la relación que existe entre índice del área foliar y la biomasa en ambas zonas para la masiega surge una relación lineal estadísticamente significativa para ambas zonas (Fig. 7.2.4.1; correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ), y que difieren estadísticamente entre ellas (*test* de Student para datos independientes,  $p < 0,05$ ). Al estudiar ambas relaciones se observa que las hojas de masiega, para una misma cantidad de biomasa foliar, presentan mayor área foliar en la zona seca que en la inundada, esto es, mayor desarrollo foliar con menos biomasa.



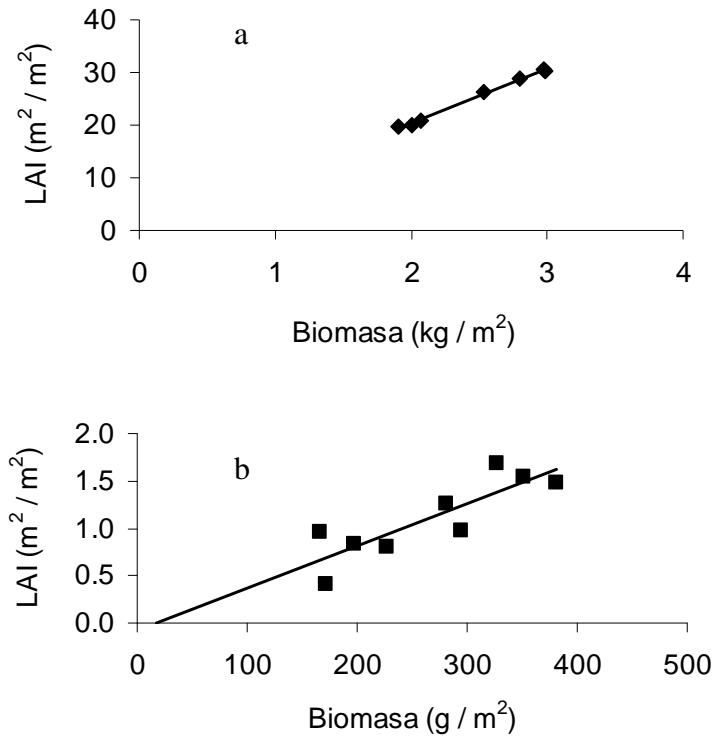
**Figura 7.2.4.1.** Relación entre *LAI* y biomasa para la masiega en ZS (cuadrados negros;  $LAI = 0,0104 * biomasa - 0,38$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,99$ ) y en ZI (círculos blancos;  $LAI = 0,0076 * biomasa + 0,56$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,99$ ) durante el año

También aparece una relación lineal estadísticamente significativa (correlación de Spearman,  $p < 0,05$ ), aunque más débil que la anterior, entre el índice de área foliar y la biomasa en el caso del carrizo (Fig. 7.2.4.2). Aquí también aparecen diferencias significativas (*test* de Student datos independientes,  $p < 0,05$ ) entre las relaciones de ambas zonas.



**Figura 7.2.4.2.** Relación entre *LAI* y biomasa para el carrizo en ZS (cuadrados negros, esta representación también se muestra en la Fig. 7.2.4.3b;  $LAI = 0,0044 * biomasa - 0,08$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,73$ ) y en ZI (círculos blancos;  $LAI = 0,0034 * biomasa - 0,72$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,63$ ) durante el año.

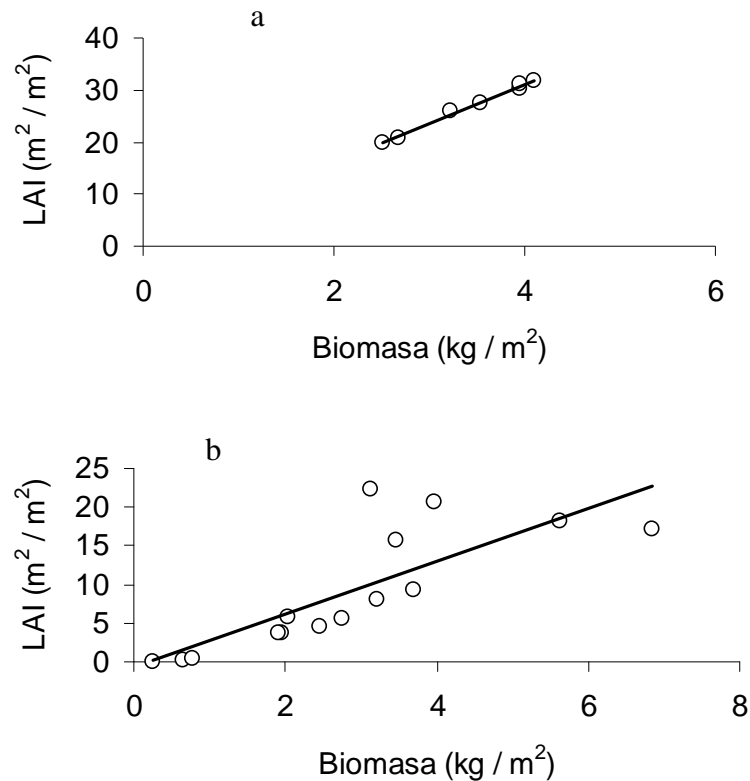
Las relaciones que existen entre *LAI* y biomasa para carrizo y masiega en la ZS son lineales estadísticamente significativas, si bien, en el carrizo esta relación es más débil que en la masiega (Fig. 7.2.4.3). Existen diferencias significativas entre la función que controla la relación entre *LAI* y biomasa en el carrizo y la de la masiega (*test* de Student, datos independientes,  $p < 0,05$ ). En la ZS, para el mismo incremento en la biomasa, la masiega aumenta más su área foliar que el carrizo.



**Figura 7.2.4.3.** Relación entre índice de área foliar (*LAI*) y biomasa en masiega (a;  $LAI = 0,0104 * biomasa - 0,38$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,99$ ) y carrizo (b;  $LAI = 0,0044 * biomasa - 0,08$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,73$ ) en la ZS durante el año.

En la zona inundada, también se detectan dos funciones lineales positivas estadísticamente significativas para definir la relación entre *LAI* y biomasa, siendo la relación definida para el carrizo más débil que la relación de la masiega (Fig.7.2.4.4). Entre ambas funciones existen diferencias significativas (*test* de Student, datos independientes,  $p < 0,05$ ). En esta zona también, el incremento que sufre el área foliar para un mismo aumento de biomasa es superior en la masiega que en el carrizo.





**Figura 7.2.4.4.** Relación entre índice de área foliar (*LAI*) y biomasa en masiega (a;  $LAI = 0,0076 * biomasa + 0,56$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,99$ ) y carrizo (b;  $LAI = 0,0034 * biomasa - 0,72$ ;  $p < 0,05$ ;  $r^2 = 0,63$ ) en la ZI durante el año.

### 7.3. Cómo afecta la sequía prolongada a la morfología de las plantas

#### 7.3.1. Evolución temporal de la parte aérea

En la zona inundada, el carrizo hizo su aparición en el mes de marzo. Pero no fue hasta junio cuando empezó a crecer en la zona seca, ya que cuando las plantas están sometidas a estrés pueden acortar o retrasar su ciclo vegetativo (Schulze et al., 2005). Las densidades de carrizo encontradas en la zona inundada fueron superiores a las encontradas en el estudio de Ribeiro (2004; Fig. 7.2.1.2). Sin embargo, en la zona seca los datos son similares a los encontrados en otros estudios en lagos (Rolletschek

et al., 1999; Ksenofontova, 1988). También son similares a los datos recogidos por Meyerson et al. (2000) en su revisión sobre la ecología del carrizo en Norte América (Fig. 7.2.1.2). Estos autores recopilan datos de otros autores y los datos que ofrecen de densidad de carrizo en todos los casos son similares a los encontrados en la zona seca (94 y 93 individuos / m<sup>2</sup> en Davis & Briggs, 1986 y Linthurst et al., 1978, respectivamente) o inferiores (54, 34, 26 individuos/m<sup>2</sup> según Buck, 1995; y Meyerson, 1997 respectivamente). Sólo en tres casos son ligeramente superiores (105, 125 y 104 individuos/m<sup>2</sup>, Tyrawski, 1977; Buck, 1995; y Boone et al., 1987, respectivamente). Todos estos datos pertenecen a humedales más o menos salinos, pero en todos los casos las concentraciones de nutrientes son inferiores a las nuestras, lo que explicaría las diferencias. Datos similares de altura aparecen en otros estudios como en Graneli (1989), aunque también puedan ser superiores, como los aparecidos en Rodewald-Rodescu (1974), que caracteriza carrizos de más de 6 m de altura (Fig. 7.3.1.6). Fiala (1976) también refiere una gran variabilidad en altura, mostrando carrizos que alcanzaban una altura media entre 2 y 5 metros. Estas observaciones son similares a las encontradas en el 2000-2001 y recogidas en la tesis de Ribeiro (2004), aunque ligeramente inferiores, pues encontró individuos cuya altura superaba los 2,5 m de altura en las zonas en las que su estudio contaba con condiciones más favorables para el crecimiento del carrizo. Se trataba de zonas cuya inundación era más constante y los nutrientes estaban más disponibles para ser utilizados por la planta. En nuestro caso, los valores más elevados de altura de la planta se han encontrado en la zona inundada (Fig. 7.2.1.6).

Ho (1979) realiza un experimento en el que estudia el desarrollo y crecimiento del carrizo en unos lagos escoceses. En su caso, trabaja en tres zonas de muestreo con diferente composición de nutrientes, apareciendo un mayor desarrollo de las plantas en la zona más hipertrófica, en comparación con otra eutrófica y mesotrófica, y estando inundadas las tres zonas. Los crecimientos en nuestras parcelas fueron similares a los que se dan en la zona mesotrófica del estudio de Ho, aún cuando nuestra zona sea eutrófica. Aquí volveríamos a observar el efecto que tiene el hidronivel en el desarrollo del carrizo. Y algo similar observamos en la revisión de Meyerson et al. (2000) donde la altura media alcanzada resultó superior a la encontrada en nuestras parcelas, aun cuando la cantidad de nutrientes disponibles en sus estudios fueran inferiores, mostrando una vez más que la inundación es determinante para el buen desarrollo de la planta.

A diferencia de lo ocurrido en el estudio de Ribeiro (2004), en el cual el número de hojas por plantas es similar en las dos zonas estudiadas, nosotros comprobamos que el número desciende en la zona seca, siendo similares sus resultados a los nuestros registrados en la zona inundada (Fig. 7.2.1.3). Ante el estrés hídrico y como ya hemos visto en el Capítulo 5, la planta reduce su actividad metabólica y por tanto la biomasa generada a través de esos procesos. Los datos obtenidos en la zona seca, sin embargo, son similares a otros obtenidos por otros autores como Graneli (1989) o en Ho (1980); este efecto de optimización en el uso de recursos energéticos también aparece en las zonas climatológicamente más desfavorables, como es el caso de las zonas de estudio de estos autores.

La masiega se comporta de forma diferente, pues no encontramos un aumento tan pronunciado en el número de hojas a lo largo del año, como ocurre con el carrizo (Fig. 7.2.1.4). Se produce un incremento en el número de hojas hasta el mes de julio, estabilizándose en la zona seca, y un segundo aumento en los meses de otoño en la zona inundada. En este caso, no hay diferencias significativas entre la zona seca y la zona inundada, reflejando unos valores medios similares. En el caso de la masiega, no podemos comparar datos de densidad, pues en el resto de los estudios se han contado el número de individuos. Además, tampoco hemos encontrado otros datos de densidad para la masiega europea en otros estudios.

Con respecto a la longitud de las hojas, tampoco hay diferencias entre zonas (Fig. 7.2.1.5). Se producen ligeras oscilaciones. El número de hojas secas no sigue una pauta estacional. Encontramos dos máximos en ambas zonas, uno en julio y otro en octubre. En el caso de la masiega tenemos que recordar que no es anual, esto es, está creciendo continuamente durante todo el año; debido a esto y como ya hemos mencionado, en esta especie no se aprecia un crecimiento de la planta tan pronunciado ni tan variable a lo largo del año.

La longitud de las hojas de la masiega es, en ambas zonas, superior a la descrita por Ribeiro (2004), cuya longitud media no superó el metro y medio de longitud, aunque mencione que hay zonas aisladas en el interior de humedal donde puede alcanzar los 3 metros, dato similar al dado por Conway (1938). Nuestras plantas se hallan más dentro del rango, aunque en el límite superior, que exponen Devillez & Iserentant (1981), entre 70-250 cm. *C. jamaicense* puede alcanzar una longitud de 200 cm (Miao & Sklar, 1998; Fig. 7.2.1.5).

### 7.3.2. Tasas de crecimiento

La tasa de crecimiento del carrizo en la zona inundada alcanza el valor más alto en los meses de marzo a abril (Fig. 7.2.2.1b). Estas tasas de crecimiento son similares a las obtenidas por Ribeiro (2004) en la zona inundada e inferiores en la zona seca. En otros estudios, como los de Ho (1980) y Dykyjová & Kvet (1978), aparecen tasas superiores a las que hemos encontrado en la zona seca en todos los casos.

Al estudiar el incremento de la biomasa que se produce en la zona inundada, vemos que el mayor ascenso se produce entre marzo y mayo, siendo la tasa de crecimiento máxima entre marzo y abril (Fig. 7.2.2.2b). En el último tramo temporal, de julio a septiembre, la tasa desciende. La máxima tasa de crecimiento aparece entre los meses de julio y septiembre en la zona seca, resultando ligeramente superior a la tasa aparecida en la zona inundada. La misma pauta de crecimiento la encontramos en el trabajo de Ribeiro y en todos los estudios revisados. El carrizo presenta una tasa más alta al comienzo de su ciclo anual, estabilizándose después, tanto en el campo como en estudios realizados en invernadero (Haslam, 1969). La misma función sigmoideal la encontramos en otros estudios, que también comprueban que el momento de meseta aparece, según el caso, entre finales de junio y septiembre (Clevering et al., 2001; Yamasaki & Tange, 1981; Zemlin et al., 2000)

Las tasas de crecimiento de la masiega fueron inferiores a las presentadas anteriormente para esta planta (Conway, 1939; Ribeiro, 2004; Fig. 7.2.2.1a). Las tasas de crecimiento máximas para ambas zonas fueron similares a las de Ribeiro (2004), pero muy inferiores a las de Conway (1939). Ribeiro explica una menor tasa de crecimiento de la masiega en sus parcelas, con respecto a las de Conway (1939), por no existir unas buenas condiciones hídricas. En nuestro caso, esto también es aplicable. Aunque la zona inundada tenía un nivel de agua más o menos constante, no se producía renovación de la misma, reduciéndose notablemente su calidad.

Muchos estudios sostienen que la disminución de la tasa de crecimiento de las plantas debido al estrés hídrico, está asociada al descenso en la tasa fotosintética. Disminuye la asimilación de CO<sub>2</sub> en respuesta a la falta de agua, debido, en un caso, a que los estomas se cierran excluyendo la entrada de CO<sub>2</sub> en las hojas y, en otros, a cambios en la bioquímica de la hoja que produce la inhibición de la fotosíntesis (Chaves et al., 2002). Como ya hemos visto en el capítulo 5, la tasa fotosintética del carrizo desciende considerablemente en la zona seca, lo que se traduce en un descenso

en las tasas de crecimiento y de producción de biomasa, tal como lo hemos visto reflejado aquí. La masiega no sólo no se ve afectada por la sequía, sino que aumenta su tasa fotosintética, no mostrando un descenso en las tasas de crecimiento y de producción de biomasa (véase los apartados 5.2 y 5.3 y las Figs. 7.2.2.3 y 7.2.2.5).

### 7.3.3. Biomasa y área foliar

Como ya hemos mencionado en el Apartado de Material y Métodos, existe una relación, lineal y estadísticamente significativa, entre el peso seco de la hoja de masiega y su longitud y entre el peso seco del individuo de carrizo y su longitud (Figs. 4.3.1 y 4.3.2). En el carrizo no hemos encontrado diferencias significativas al analizar las dos zonas de muestreo por separado, pero sí hemos encontrado diferencias en el caso de la masiega. También hemos encontrado diferencias significativas entre las funciones referidas al carrizo y a la masiega.

En el trabajo de Ribeiro (2004), estas relaciones alométricas se estudiaron, relacionando el peso seco de la planta del carrizo con la altura de la planta. Ella encontró una relación lineal significativa, aunque un poco más estrecha. La relación de longitud de las hojas de masiega con el peso se estimó en este caso con el peso fresco, con lo que no lo podemos comparar más que a grandes rasgos, pues Ribeiro (2004) también encontró una relación lineal significativa entre ambas variables.

Asaeda et al. (2000, 2002) publican un modelo para determinar la producción primaria del carrizo. Nosotros pretendemos, a través de unos cálculos sencillos y fácilmente reproducibles en el campo, realizar una estimación del aumento de biomasa en este caso, pero la misma finalidad tiene la estimación del área foliar (Fig. 4.3.3). Kauppi et al. (1983) realizaron un estudio parecido al nuestro en el carrizo. Nosotros hemos seguido su protocolo, introduciendo algunas modificaciones adecuadas a nuestro ecosistema, el cual difiere del de ellos, quienes encontraron una relación potencial en vez de lineal como la nuestra, pero ambas significativas. Kauppi et al. (1983) enfatizan la necesidad de recoger un número suficiente de muestras y definir muy bien los límites de la zona a muestrear. Nosotros, para el carrizo, hemos obtenido una misma relación del peso seco con la longitud de la planta para las dos zonas, aun siendo dos zonas muy bien diferenciadas y dos poblaciones de carrizo aparentemente muy distintas. Niklas & Enquist (2002) afirman que, en la alometría, las diferencias tienen una componente debida al hábitat y otra al fenotipo. En nuestro caso no hemos

podido detectar esas diferencias, aun eligiendo dos zonas muy distintas. En el caso de la masiega, no hemos encontrado estudios que detallen este tipo de cálculos.

Como hemos mencionado anteriormente, se ha encontrado una relación entre la longitud del individuo del carrizo y el peso seco del mismo. Al estudiarla, aparece un aumento de la misma a lo largo del año hasta llegar al mes de septiembre, a partir del cual el ciclo vegetativo del carrizo se estabiliza hasta que se acaba secando. La biomasa del carrizo es notablemente mayor en la zona inundada que en la zona seca (Fig. 7.2.3.4). Al estudiar el incremento de la biomasa que se produce en la zona inundada, vemos que el mayor incremento se produce entre marzo y mayo. En la zona seca, el comportamiento es diferente, pues el mayor crecimiento ocurre entre los meses de julio y septiembre, y está desfasado, igual que su aparición (Fig. 7.2.3.4). En otros estudios como los de Fiala (1976), Kohl et al. (1998) y Karunaratne et al. (2000), los máximos de biomasa tienen lugar en los meses de Julio, Agosto o Septiembre. La biomasa media encontrada a lo largo del año en la zona inundada es inferior a la encontrada en el estudio de Ribeiro (2004) en los años 2000 y 2002 (4,02 y 3,26 kg/m<sup>2</sup>, respectivamente), pero similar a la del año 2001 (2,74 kg/m<sup>2</sup>). Sin embargo, en la zona seca es 10 veces menor.

Ribeiro concluyó que el hidronivel controlaba el crecimiento del carrizo. Estudios como los de Hürlimann (1951) y Hejny (1971) ya reconocían que el carrizo se adapta para poder modificar su expansión según el hidronivel. Esto se ve claramente en nuestras observaciones, pues crece en ambos ambientes, uno con tabla de agua y otro completamente seco. Además, queda patente el efecto que produce la presencia o no de agua en el suelo sobre la diferencia de biomasa en una zona y otra. Si comparamos nuestros datos con los de Ho (1979), observamos que nuestras biomasa en la zona inundada son mayores que las suyas en todos los casos, aun considerando la zona hipereutrónica. En dicho estudio todas las zonas estaban permanentemente inundadas, esto es, las plantas se encontraron en mejores condiciones de inundación y nutrientes. Aquí podemos observar un efecto combinado de los factores ambientales. Las temperaturas más altas en nuestro estudio se unen a la disponibilidad de nutrientes y a la presencia de agua para incrementar la biomasa en la zona inundada. Haslam (1969) afirmó que las temperaturas altas en verano (28-30 °C) pueden suponer un incremento en el crecimiento de 0,5 m. En la zona seca, sin embargo, los resultados obtenidos de biomasa media son comparables a los obtenidos por Ho (1979) en la zona mesotrófica de su estudio. Compartiendo la temperatura y la

disponibilidad de nutrientes con la zona inundada, observamos el efecto de nuevo del hidronivel. La falta de agua produce diferencias en el desarrollo normal de la planta, aunque con el tiempo el carrizo se ajuste al nuevo régimen hídrico (Haslam, 1970).

Brix et al. (2001) recopilan en su estudio datos de biomasa de carrizo obtenidos del proyecto EUREED, proporcionados por H. Cizkova (datos no publicados). Si comparamos nuestro máximo de biomasa en la zona inundada con los máximos proporcionados en ese estudio, vemos que nuestras cifras son superiores a las aparecidas en el trabajo de Brix (Fig. 7.2.3.4). Las poblaciones de carrizo ven incrementada su biomasa de norte a sur (Brix et al., 2001) y su comienzo del desarrollo empieza más tarde en zonas del sur que en el norte de nuestro continente. En este caso, las zonas con mayor temperatura (sur) tienen un comienzo del desarrollo retardado. Si comparamos la zona inundada con el resto de datos aparecidos en estudios del Norte de Europa, nuestros datos cumplirían ese gradiente latitudinal. Dicho gradiente latitudinal se debe a condiciones ambientales, y aunque nosotros no podamos hablar de gradiente latitudinal dentro de nuestra zona de muestreo, sí podemos comparar las condiciones ambientales de forma similar, no a nivel de temperatura del aire, pero sí para el nivel de agua: las zonas más secas (o con menos disponibilidad de agua) tienen un inicio retardado del ciclo vegetativo (zona seca) respecto al de las zonas más húmedas (zona inundada).

Una relación similar entre longitud y peso aparece en la masiega, esta vez en las hojas (Fig. 4.3.2). En este caso no se aprecia un aumento de la biomasa tan claro como en el carrizo (Fig. 7.2.3.3). Las biomásas más altas aparecen en el periodo estival y luego se produce una disminución en el otoño e invierno. Recordemos que en este caso tenemos en cuenta, por un lado, la biomasa verde, de la que estoy hablando hasta el momento, y la biomasa seca. En todos los meses la biomasa medida en la zona inundada es mayor que la medida en la zona seca. Ribeiro (2004) encontró una biomasa de 2,16, 4,78 y 4,69 kg/m<sup>2</sup> en los años de su estudio (2000, 2001, 2002).

No hemos encontrado estudios que analicen la variación de la biomasa en la masiega europea, siendo muy variable en el caso de la masiega americana y resultando nuestros valores superiores a los encontrados en otros estudios, como en los de Miao & Sklar (1998) y Chiang et al. (2000; 0,98-1,96 y 1,16-3,20 kg/m<sup>2</sup>, respectivamente).

Ribeiro (2004) concluyó en su estudio que el hidronivel controlaba en parte (pues también aparecía la concentración de fósforo) el crecimiento de ambas plantas. Nosotros también apreciamos una diferencia en el crecimiento de la masiega según la

presencia o ausencia de agua en la zona, si bien no resulta significativa como en el caso del carrizo.

Aunque hay varios estudios que discuten la dependencia del índice de área foliar respecto a diferentes variables, en muy pocos aparecen explicadas las funciones a través de las cuales se relacionan (Fig. 4.3.3). La longitud de las hojas en ambas especies presenta una relación potencial estadísticamente significativa con el área foliar de las hojas. Estas formulas son válidas para las dos zonas estudiadas. En un primer momento, calculamos las relaciones en cada una de las zonas por separado para cada una de las plantas, y no encontramos diferencias significativas entre zonas. Sí aparecen, sin embargo, entre ambas especies.

Ho (1979) realiza un cálculo similar para el área foliar del carrizo en un estudio en Escocia, añadiendo la medida del ancho de la hoja y encontrando una función lineal en lugar de una potencial. Cuando ajustamos nuestros datos a una función lineal, aunque también se obtenga una relación estadísticamente significativa, la varianza explicada es menor; debido a esto y para conseguir una mayor aproximación a datos reales, optamos por ajustarlo a una función potencial.

En la masiega, el patrón que sigue es muy similar al de la biomasa a lo largo del año (Fig.7.2.3.1). No se aprecian variaciones temporales bruscas, con valores máximos en los meses más calidos. En el caso del carrizo, observamos cómo el índice aumenta a lo largo del año, aunque aparezca una variación con respecto a la biomasa (Fig.7.2.3.2). En la zona inundada, el valor máximo aparece en el mes de julio, produciéndose luego un descenso. En la zona seca, el valor máximo se alcanza en septiembre, siendo en todos los casos, notablemente inferior en la zona seca que en la zona inundada. Comparando nuestros datos con lo de Ho (1979), observamos que él encuentra los máximos de área foliar en el mes de julio o agosto, siendo sus valores inferiores en todos los casos a los nuestros obtenidos en la zona inundada, como ocurre con la biomasa. Los obtenidos por nosotros en la zona seca son similares a las zonas mesotróficas y eutróficas de Ho. El efecto de los nutrientes, el hidronivel y la temperatura sobre el área foliar es similar al aparecido en el estudio de la biomasa (véase mas arriba). Este efecto que vemos del hidronivel también aparece en el estudio de Pagter et al. (2005), quienes sometieron al carrizo a diferentes niveles de estrés hídrico, viendo cómo afectaba a un descenso del área foliar, aspecto que también vemos reflejado en nuestro estudio en la zona seca.



Hasta ahora, los estudios que hemos ido mencionando en los apartados de la discusión analizaban el efecto de la sequía según la severidad del tratamiento (Patger et al., 2005) o ante una exposición rápida o lenta a la sequía (Chaves et al., 2003). Lo novedoso de nuestro estudio es que estudiamos las respuestas de las plantas ante una sequía que se ha prolongado en el tiempo durante 5 años. En nuestro estudio hemos observado alguna de estas respuestas en *Phragmites* y *Cladium* siendo mucho más llamativas en la primera que en la segunda: mientras que *Phragmites* presenta una respuesta drástica a la sequía, *Cladium* apenas muestra ninguna diferencia entre zonas.

Las plantas sometidas a sequía reducen su área foliar y su biomasa como consecuencia del descenso en la producción de hojas nuevas (Schulze et al., 1986). Esta respuesta la observamos en la zona seca en *Phragmites* (Figs. 7.2.3.2 y 7.2.3.4). Como hemos visto en los Apartados anteriores, esta especie muestra una amplia respuesta a las prolongadas condiciones de sequía a las que ha estado expuesta los últimos años. La misma respuesta al déficit de agua la presentan otras plantas (Kameli & Lösel, 1996; Hsiao & Xu, 2000). Munns (1988) sugiere una relación entre el ajuste osmótico que tiene que realizar la planta ante un estrés hídrico y el crecimiento de la misma. La planta acumula menos cantidad de nutrientes, reduciendo su capacidad de crecimiento y disminuyendo, por tanto, la producción de materia vegetal. Otros autores como Patger et al. (2005) ó Saltmarsh et al. (2006) también encuentran la misma reacción en *Phragmites*, si bien no tan drástica. Lo que aquí observamos es la consecuencia de exponer a esta especie a un estrés prolongado en el tiempo, estudio que hasta ahora no había sido realizado.

*Cladium*, sin embargo, no muestra una respuesta a la sequía como *Phragmites*. Aunque hemos encontrado una disminución en el área foliar y en la biomasa de la masiega en la zona seca, ésta no es estadísticamente significativa (Figs. 7.2.3.1 y 7.2.3.3). Esto se contrapone a las observaciones aparecidas en Saltmarsh et al. (2006), los cuales postulan con su experimento que la masiega responde peor a la sequía que el carrizo, lo que proporciona a éste último mejores oportunidades de supervivencia en una mayor variedad de ecosistemas. En el carrizo, el déficit de agua produce daños en las hojas disminuyendo el área foliar que debe mantener y permitiendo aumentar su eficiencia fotosintética a las hojas que quedan. Tiene menos hojas, con lo que disminuye la superficie, descendiendo la evaporación de agua por parte de las hojas. En el caso de la masiega, ésta no pierde hojas con facilidad debido a su carácter perenne (las hojas de la masiega son gruesas, tienen mayor cantidad de

pigmentos fotosintéticos y mayor resistencia al estrés hídrico, lo cual viene indicado por el escaso efecto que han encontrado en el PSII en su experimento y la escasa muerte foliar) dicha materia vegetal es una carga para la supervivencia. Nosotros no hemos observado un aumento en la muerte foliar de la masiega en la zona seca. Sin embargo, sí hemos constatado una modificación morfológica en la masiega de la zona seca. Estudiando la relación entre área foliar y biomasa, vimos que, para una misma área foliar, la masiega presenta una menor biomasa en la zona seca que en la zona inundada. Manteniendo la misma superficie fotosintética, la planta produce hojas con una biomasa menor, reduciendo la cantidad de materia vegetal que debe mantener ante el estrés.

Al relacionar el índice del área foliar y la biomasa, observamos relaciones lineales estadísticamente significativas en ambos casos (Figs. 7.2.4.1 y 7.2.4.2). La misma pauta observó Ho (1979) en el estudio del carrizo y también encontró una relación lineal más estrecha que la nuestra y con una pendiente superior. Él observa un aumento en la biomasa mas rápido que nosotros al aumentar el área foliar.

Dentro de una misma zona, hay diferencias estadísticamente significativas entre el carrizo y la masiega. Además, esta relación es estadísticamente diferente entre zonas, tanto para el carrizo como para la masiega (Figs. 7.2.4.1 y 7.2.4.2). Algo que ya hemos mencionado anteriormente es como varía la relación entre el área foliar y la biomasa en la masiega en la zona seca, con respecto a la zona inundada. El aumento de la superficie fotosintética manteniendo la biomasa, haciendo hojas más finas, favorece en ese caso a la masiega al reducir la energía necesaria para el mantenimiento de la biomasa creada. Esto, unido al aumento de la capacidad fotosintética que ya hemos estudiado en el Apartado 5, proporciona a la masiega una capacidad de supervivencia mayor que el carrizo. Hasta ahora, no hemos visto reflejadas en ningún estudio estas observaciones. Las respuestas a la sequía estudiadas hasta ahora en estas plantas se producían durante un periodo corto de exposición al estrés, apareciendo en el carrizo una respuesta al déficit de agua de forma mas rápida que en la masiega, probablemente por esa tasa de renovación foliar que mencionan Saltmarsh et al. (2006) en su estudio. Así, cuando se produce el déficit de agua, el carrizo reacciona ante él de forma rápida, sobreviviendo al estrés y disminuyendo su biomasa. Si este estrés se prolonga en el tiempo, los carrizos que vayan apareciendo posteriormente serán menores cada vez en número y biomasa. Sin embargo, la masiega, ante una sequía prolongada, por el

carácter perenne de las hojas, es capaz de modificarse morfológicamente, adaptándose a la sequía de forma permanente en el tiempo.

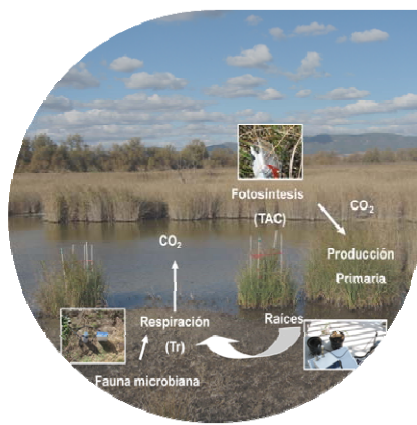
#### **7.4. Conclusiones**

Ante una sequía prolongada, el carrizo responde ante el estrés reduciendo la producción primaria, disminuyendo el número de individuos, su altura, área foliar y biomasa. Este tipo de respuestas son comunes a otras plantas sometidas a las mismas condiciones y aparecen en los artículos consultados. El descenso en la actividad fotosintética, que ya hemos discutido en el capítulo 5, genera un descenso en la producción primaria de la plantas, disminuyendo la biomasa total producida.

La masiega, por el contrario, no presenta un descenso significativo en producción primaria en una sequía prolongada. No reduce el número de hojas o la longitud de las mismas, su área foliar o su biomasa de forma significativa. Mantiene una producción primaria similar a la aparecida en la zona inundada. La única diferencia en la masiega de la zona seca con respecto a la zona inundada es el cambio en la relación entre biomasa y área foliar. Incrementa su superficie fotosintética con respecto a su biomasa, pero no sólo aumenta su área verde, sino que también, como ya mencionamos en el capítulo 5, asciende su capacidad fotosintética en la zona seca con respecto a la zona inundada, permitiendo a *Cladium* mantener su producción de biomasa nueva y el mantenimiento de la ya generada.

Esto confiere a la masiega una mayor capacidad de supervivencia a la sequía que al carrizo. Mientras que éste responde a la sequía con modificaciones que disminuyen la pérdida de agua por la planta o que aumentan la carga energética del mantenimiento de la materia vegetal verde ya creada, la masiega optimiza su metabolismo para no sólo mantener la materia vegetal verde, sino para mostrar una producción de materia vegetal nueva comparable a la que se daría en la zona inundada, presentando una respuesta adaptiva más favorable.





## CAPÍTULO 8.

### BALANCE GLOBAL DEL CICLO DE CO<sub>2</sub>



## 8.1 Introducción

En los Apartados 1.5 y 1.6 de esta tesis se comentó la importancia que tienen los humedales en las emisiones de gases de efecto invernadero. Estos ecosistemas pueden actuar como sumideros de CO<sub>2</sub>, asimilándolo de la atmósfera mediante la fotosíntesis y acumulándolo en forma de materia orgánica en la vegetación y, especialmente, en el suelo del humedal (Brix et al., 2001), y también pueden funcionar como una fuente de CO<sub>2</sub>, a través de la respiración, de CH<sub>4</sub> y de N<sub>2</sub>O (Brix et al., 2001). El que un humedal actúe como fuente o como sumidero va a depender de la temperatura y de las condiciones hidrológicas del mismo (Silvola et al., 1996; Bubier et al., 2003). El descenso del nivel de agua genera el aumento de la respiración, favoreciendo la emisión de CO<sub>2</sub>, a la vez que disminuye la tasa fotosintética de las plantas, descendiendo la cantidad de CO<sub>2</sub> asimilada en este proceso (Gorham, 1991; Arneeth et al., 2002; Moore, 2002; Bubier et al., 2003). Además, las altas temperaturas favorecen también el incremento de la tasa de respiración tanto del suelo como de las plantas (Silvola et al., 1996). Según los modelos de cambio global, las temperaturas elevadas y las sequías extremas serán cada vez más habituales (IPCC, 2011). Teniendo en cuenta los escenarios presentados por el IPCC, es importante conocer cómo estas condiciones climáticas extremas afectarían a los humedales.

Los estudios en los que se analiza el balance de carbono en distintos tipos de humedales son cada vez más frecuentes; sin embargo, la mayoría de ellos se han llevado a cabo en determinados momentos del año, generalmente coincidiendo con la época de crecimiento de las plantas (Shurpali et al., 1995; Griffis et al., 2000), siendo todavía escasos aquéllos en los que el estudio del balance de carbono tiene una duración anual (Aurela et al., 2007). En todos los Capítulos anteriores, se ha dejado constancia de la importancia del estudio anual del balance de CO<sub>2</sub>. En este capítulo se va a volver a poner de manifiesto.

A lo largo de esta Tesis, se ha ido desglosando cómo la sequía prolongada en el tiempo afecta a diferentes compartimentos que integran el humedal objeto de nuestro estudio: cómo la vegetación predominante se ve afectada por la falta de agua (Capítulos 5 y 7) y cómo el sedimento responde a la sequía (Capítulo 6). Ahora, se comentará qué repercusiones tienen esas respuestas a la sequía en el ciclo del CO<sub>2</sub>. Este Capítulo integrara todos los resultados que obtenidos en cada uno de los capítulos anteriores para, al final, determinar, en primer lugar, si en las zonas que han sufrido

sequía, se ha producido un cambio en el ciclo del CO<sub>2</sub> respecto a las condiciones normales (con inundación, condiciones naturales) y, en segundo lugar, estudiar las posibles repercusiones que habría en el ciclo del CO<sub>2</sub> de este humedal en el caso de que la sequía fuera permanente y se extendiera a toda la superficie del mismo.

## **8.2. Efecto de la sequía en el balance de carbono**

En este Apartado recopilaremos varios resultados aparecidos en los capítulos 5, 6 y 7 de esta Tesis con objeto de estudiar en primer lugar, cómo una sequía prolongada afecta al balance del carbono del humedal, para después ver que repercusiones habría en el Parque Nacional relacionadas con este ciclo si esas condiciones de sequía se convirtieran en una situación permanente.

Para resolver la primera cuestión dos tipos de cálculos son posibles: por un lado, se puede contabilizar la entrada de carbono en el Parque como cantidad de carbono asimilado por las plantas a través de la fotosíntesis y, por otro lado, se puede asumir que la entrada de carbono en el Parque es igual a la acumulación de carbono que hacen las plantas en forma de producción primaria. Hablaríamos entonces de dos balances: uno considerando la tasa de asimilación (fotosíntesis) y otro la tasa de acumulación (producción primaria).

### 8.2.1. Balance de carbono

#### **8.2.1.1 Balance de carbono: Tasa de asimilación – tasa de respiración**

Sabiendo la cantidad de carbono que las plantas de este ecosistema asimilan a través de la fotosíntesis (entradas, *TAC*) y la cantidad de carbono que emite el suelo a través de la respiración (salidas, *TR*) calcularemos si el balance es positivo (acumula carbono) o si es negativo (emite carbono), esto es el flujo neto del ecosistema (*FNE*, a partir de ahora)

$$\text{Flujo neto del ecosistema } (FNE) = TAC - TR \quad (\text{Eq. 8.2.1.1.1})$$



Las tasas de respiración del suelo fueron expuestas en el Capítulo 6 de esta Tesis para cada una de las dos zonas, seca e inundada. En el Capítulo 5 expusimos los resultados obtenidos al estudiar las tasas de asimilación de C por la fotosíntesis en ambas plantas, en ambas zonas. Los resultados de la tasa de asimilación van a sufrir, además, una serie de modificaciones en este Capítulo. Esta tasa tiene por unidades  $\text{kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , estando la unidad de superficie referida a  $\text{m}^2$  de superficie de hoja. Sin embargo, la tasa de respiración de los suelos esta referida a  $\text{m}^2$  de suelo. Para poder comparar ambas tasas es necesario hacer una transformación. En el Apartado 7.2.3 se hicieron los cálculos del *LAI*, esto es, los  $\text{m}^2$  de superficie de hoja que encontramos en  $\text{m}^2$  de suelo. Multiplicando el valor obtenido para el *LAI* en ambas zonas y en ambas plantas, por la tasa de asimilación que corresponde a cada una, obtendremos la cantidad de  $\text{CO}_2$  asimilada por la planta teniendo en cuenta toda la superficie fotosintética que hay en un  $\text{m}^2$  de suelo

$$\begin{aligned} \text{Tasa de asimilación global (kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ suelo a}^{-1}) = \\ \text{LAI (m}^2 \text{ hoja/ m}^2 \text{ suelo)} * \text{TAC (kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ hoja a}^{-1}) \end{aligned} \quad (\text{Eq. 8.2.1.1.2})$$

Los resultados de tasa de asimilación global serán dados en unidades de carbono y no de  $\text{CO}_2$ . Según esta ecuación, al calcular la tasa asimilada de carbono por toda la superficie vegetal que hay en un  $\text{m}^2$  de suelo en un año, se obtienen los siguientes resultados. En la masiega la tasa *TAC* encontrada es mayor en la zona seca que en la zona inundada (19,8 y 15,0  $\text{kg C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , zona seca y zona inundada, respectivamente, Fig. 8.2.1.1.1). Entre la *TAC* global de la zona seca y la inundada en la masiega no hay diferencias significativas ( $p > 0,05$ , *test* de Mann-Whitney)

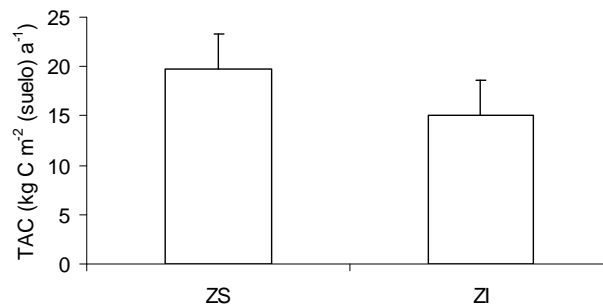


Figura 8.2.1.1.1. Tasa de asimilación global de la masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI). (Media  $\pm$  DE).

## CAPITULO 8

En el carrizo, es la zona inundada la que muestra mayor tasa de asimilación global y a diferencia de la masiega, el carrizo sí presenta diferencias significativas entre las TAC globales de la zona seca y la inundada ( $p < 0,05$ , *test* de Mann-Whitney), siendo en esta última 8 veces superior ( $8,7 \text{ kg C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) que la que hallamos en la zona seca ( $0,45 \text{ kg C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , Fig 8.2.2).

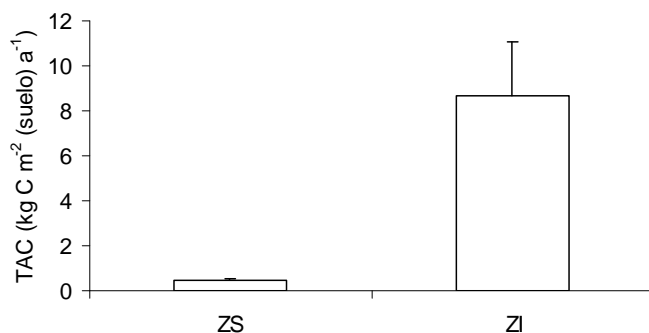


Figura 8.2.1.1.2. Tasa de asimilación global del carrizo en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI). (Media  $\pm$  DE)

Teniendo en cuenta, las tasas de asimilación global y las tasas de respiración de ambas zonas obtenemos los resultados reflejados en la tabla 8.2.1.1.1 Aquí, observamos que mientras que la masiega muestra un balance positivo, esto es, la entrada de carbono en el ecosistema es mayor que la salida de carbono en ambas zonas, el carrizo sólo lo muestra en la zona inundada, convirtiéndose la zona seca en una zona emisora de carbono a la atmósfera. Estos datos los calculamos como si en cada una de las zonas sólo estuviera una especie presente.

|              | ZS    | ZI    |
|--------------|-------|-------|
| TAC carrizo  | 0,45  | 8,68  |
| TAC masiega  | 19,8  | 15,0  |
| TR sedimento | -2,91 | -2,30 |
| FNE carrizo  | -2,46 | 6,39  |
| FNE masiega  | 16,9  | 12,7  |

Tabla 8.2.1.1.1. Tabla resumen de flujo neto promedio de carbono en carrizo y masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI). TAC: tasa de asimilación de carbono global, TR: tasa de respiración del sedimento, FNE, flujo neto del ecosistema.

### 8.2.1.2. Balance de carbono: tasa de acumulación – tasa de respiración

En el capítulo 7 hemos estudiado cómo la sequía afecta a la morfología y al crecimiento de las dos especies objeto de nuestro estudio. Las plantas acumulan o “retienen” carbono cuando incrementan su biomasa, esto es, acumulan carbono en forma de producción primaria siendo ésta la cantidad de materia vegetal (aérea y subterránea) generada durante el periodo de crecimiento de las plantas ( $PPc$ ). En este caso, el flujo neto del ecosistema lo calcularíamos restando a la cantidad de carbono acumulada en la planta (entrada) la tasa de respiración de la misma (salida). El ecosistema actuaría entonces como sumidero de carbono (y sería positivo) si la acumulación es mayor a la emisión, o como fuente (y tendría signo negativo) si la acumulación es menor que la emisión.

$$\text{Flujo neto del ecosistema (FNE)} = PPc - TR \quad (\text{Eq. 8.2.1.2.1})$$

En el Capítulo 7 se analizó cómo variaba la biomasa aérea total de la planta a lo largo del año en condiciones normales y de sequía. Primero, vamos a exponer unos cálculos previos, con objeto de calcular la producción primaria de ambas plantas, esto es, la biomasa total producida en un año. Esto se va a calcular siguiendo las indicaciones de Cronk & Fennessy (2001). La biomasa aérea total del carrizo, ya que no existe mortalidad de individuos durante la etapa de crecimiento y que partimos de biomasa “cero” por no haber ningún carrizo en las parcelas al inicio del experimento, coincidiría con la biomasa que resulta en el mes de septiembre, y supondría la producción aérea neta anual de la especie. Para estimar la producción de la masiega, se calculará la diferencia de biomasa entre el inicio del estudio (enero) y el final (febrero del año siguiente) añadiéndole la biomasa producida por el desfronde, sumando los pesos secos de cada una de las muestras de hojas secas recogidas a lo largo del año.

Hasta ahora, todos los resultados recopilados en este Capítulo relacionados con la vegetación están referidos a la parte aérea de la planta. En nuestro estudio, no ha sido contabilizado qué porcentaje representa la parte subterránea debido a que para ello se deberían haber sacrificado nuestras parcelas. Sin embargo, este estudio forma parte de un proyecto mayor que engloba otros aspectos. Entre ellos, está un estudio en el que se pretende contabilizar la biomasa vegetal total distribuida por todo el Parque

Nacional. En él sí se ha contabilizado la biomasa subterránea y, gracias a este estudio podremos saber qué porcentaje representan las raíces y rizomas del total de la planta. Dentro de todos los datos recopilados de biomasa total, vamos a elegir los que se han tomado en las zonas que más se asemejen a nuestras áreas de estudio. Según estos resultados, la biomasa aérea del carrizo representa un 47% de media del total de la biomasa de la planta, sin que haya variación significativa entre zonas. Sin embargo, en la masiega sí se han encontrado diferencias entre zonas secas y zonas inundadas, siendo la biomasa subterránea de esta planta 4,3 veces la biomasa aérea en la zona seca y 1,2 veces en la zona inundada. Por falta de datos de las producciones subterráneas, en una primera aproximación supondremos que estos factores son también válidos para la relación entre producciones aéreas y producciones totales de carrizo y masiega.

Uniendo los resultados obtenidos a partir de calcular la producción primaria aérea y subterránea, tendríamos la producción primaria total para la planta, que sería dada en kg (peso seco materia vegetal)  $m^{-2} a^{-1}$ . Para poder comparar esta tasa de acumulación con la tasa de respiración del suelo necesitamos tener el peso seco de la materia vegetal en carbono. En el Capítulo 5, además de estudiar las tasas de respiración de los sedimentos en la zona seca y en la zona inundada, hicimos una estimación de qué cantidad de esa tasa correspondería a las raíces de las plantas que estamos estudiando gracias a un experimento desarrollado Jardín Botánico. En este experimento una vez realizada la medida de respiración en las macetas, éstas se “sacrificaban”, separábamos entonces la parte aérea de la parte subterránea y, entre otras, realizábamos medidas de C y N tanto en la parte aérea como en la subterránea. Todos estos datos que fueron ya comentados en el Capítulo 5 (Apartado 5.4.3) nos serán útiles para determinar qué porcentaje de carbono acumula la planta en su biomasa. Según los resultados obtenidos en ese experimento, el 41% del peso seco de la masiega es carbono (promedio de todo el ciclo vegetativo), presentando el mismo porcentaje de C la parte aérea y la subterránea. Sin embargo, el carrizo muestra un 40% de carbono en la parte aérea y un 43% en la parte subterránea. Aplicando estos resultados se obtendría la cantidad de carbono que acumula el total de la planta durante su periodo de crecimiento ( $kg C m^{-2} a^{-1}$ ), dato que ahora sí podemos comparar con el de la tasa de respiración.

Estudiando la producción primaria global (aérea y subterránea) de la masiega en forma de carbono obtenemos que, igual que cuando estudiamos la TAC, la cantidad

de carbono que acumula esta planta es mayor en la zona seca que en la zona inundada (3,3 y 2,0 kg C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> zonas seca e inundada, respectivamente). Entre estos dos grupos de valores no hemos encontrado diferencias significativas ( $p > 0,05$  test de Mann-Whitney, Fig. 8.2.1.2.1).

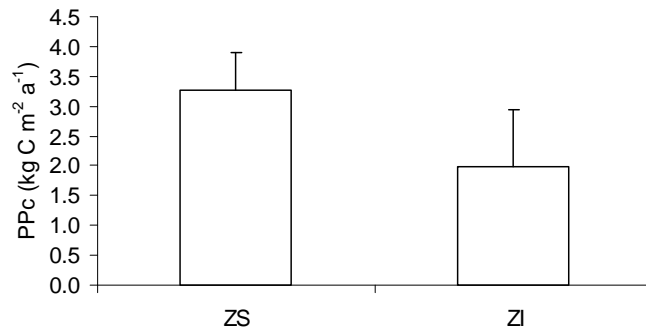


Figura. 8.2.1.2.1. Producción primaria en forma de carbono de la masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI). (Media  $\pm$  DE).

En el carrizo, igual que en el estudio de la tasa de asimilación, la tasa de acumulación es considerablemente superior en la zona inundada que en la zona seca (4,3 y 0,3 kg C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> zonas inundada y seca, respectivamente, Fig. 8.2.1.2.2).

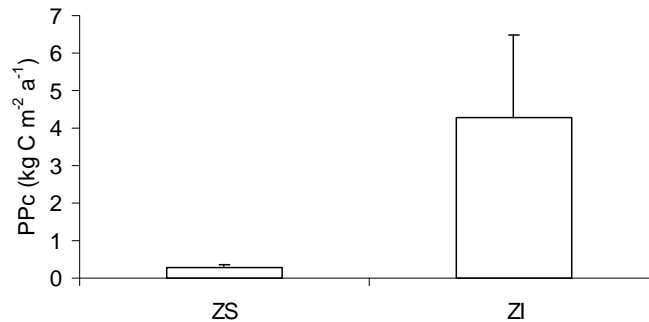


Figura 8.2.1.2.2. Producción primaria en forma de carbono del carrizo en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI). (Media  $\pm$  DE)

Según estos datos en la tabla 8.2.1.2.1 se muestra un resumen de estos resultados comparándolos con la tasa de respiración emitida en ambas zonas. Aquí, como en el Apartado anterior, estos datos se calcularían como si en cada una de las

zonas sólo estuviera una especie presente. De esta forma, en la zona seca, el carrizo acumula menor cantidad de carbono de la que se emite (balance negativo) y la masiega favorece la función de sumidero de carbono, cambiándose este patrón en la zona inundada. Cuando existe inundación, el carrizo favorece la función de sumidero de carbono y la masiega favorece la emisión, siendo menor la acumulación de carbono a la emisión de carbono.

|                     | ZS    | ZI    |
|---------------------|-------|-------|
| <i>PPc</i> carrizo  | 0,30  | 4,28  |
| <i>PPc</i> masiega  | 3,28  | 1,98  |
| <i>TR</i> sedimento | -2,91 | -2,30 |
| <i>FNE</i> carrizo  | -2,61 | 1,98  |
| <i>FNE</i> masiega  | 0,37  | -0,32 |

Tabla 8.2.1.2.1. Tabla resumen de flujo neto promedio de carbono en carrizo y masiega en las zonas seca (ZS) e inundada (ZI). *PPc*, producción primaria; *TR*, tasa de respiración; *FNE*, flujo neto del ecosistema

### 8.2.2. Balance de carbono en el humedal: presente y futuro

Hasta ahora y durante todo el apartado anterior hemos estudiado como funciona el balance de carbono en el humedal pero siempre considerando ambas especies por separado, sin embargo, el humedal que estudiamos está compuesto por manchas de vegetación de ambas especies. Aquí pretendemos estimar si el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel funciona como fuente o sumidero de carbono en función de su estado hídrico. Para esto vamos a utilizar la siguiente relación:

$$\text{Flujo neto del ecosistema } (FNE_{PNTD}) = [(FNE_{\text{car}} * \text{Cobertura}_{\text{car}}) + (FNE_{\text{mas}} * \text{Cobertura}_{\text{mas}}) + (TR * \text{superficie suelo sin carrizo o masiega})] / \text{área del ecosistema}$$

(Eq. 8.2.2.1)

Donde *FNE* de carrizo y masiega corresponde al balance de carbono de esas plantas en la zona seca por la cobertura que ocupan dentro del Parque en un año seco y considerando la tasa de respiración que emite el Parque por la superficie que no está ocupada ni por carrizo ni por masiega. En los dos apartados anteriores, el *FNE* fue calculado por un lado a partir del *TAC* y por otro lado, a partir del *PPc*. Ahora vamos a

estudiar la función de fuente o sumidero del ecosistema utilizando ambos balances. Según un mapa de vegetación del año 2008 (Cirujano et al., 2010) la masiega cubre 98 Ha del parque, ascendiendo la superficie del carrizo a 239 Ha. Según los cálculos referidos en esta Tesis, tanto utilizando como entrada de carbono la tasa de asimilación de carbono, como la producción primaria en forma de carbono, el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel, actúa como fuente de carbono a la atmósfera (Tabla 8.2.2.1)

|                    | 2008<br>(kg C m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> ) |
|--------------------|---|
| $FNE_{TDNP} (TAC)$ | -1,63   |
| $FNE_{TDNP} (PPC)$ | -2,66   |

Tabla 8.2.2.1. Flujo neto del ecosistema completo en un año seco considerando como entrada de carbono al ecosistema por un lado la tasa de asimilación y por otro, la tasa de acumulación por la producción primaria en forma de carbono.

Ahora tomemos como referencia un año en el que la inundación es la adecuada para el buen funcionamiento del Parque. En año que vamos a tomar como referencia de año con inundación será el 1997. En este año la cobertura de carrizo era de 669 Ha y la de masiega 307 Ha (Cirujano et al., 2010). Según estos datos, el flujo neto del ecosistema completo en un año de inundación normal, el *PNTD* actuaría como sumidero de carbono en el caso de que consideráramos como entrada la *TAC* y sería un pequeño emisor neto de C si tenemos en cuenta la tasa de acumulación de carbono por la producción primaria.

|                    | 1997<br>(kg C m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> ) |
|--------------------|---|
| $FNE_{TDNP} (TAC)$ | 4,22  |
| $FNE_{TDNP} (PPC)$ | -0,13   |

Tabla 8.2.2.2. Flujo neto del ecosistema completo en un año de inundación normal considerando como entrada de carbono al ecosistema por un lado la tasa de asimilación y por otro, la tasa de acumulación por la producción primaria en forma de carbono.

### **8.3. Cómo afecta la sequía al balance del carbono**

#### 8.3.1. Balance de CO<sub>2</sub>

En el Apartado de la Introducción hemos puesto de manifiesto la escasez de estudios que realizan la estimación del balance de CO<sub>2</sub> en un humedal durante un año completo y no sólo durante la estación de crecimiento de las plantas. Aquí sólo vamos a comparar nuestros datos con los estudios dónde el balance se haya integrado a todo el año.

La zona sometida a sequía acumula 14,3 kg C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, aumentando esta cifra hasta 19,26 kg C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> en la zona que mantiene las condiciones normales. Estos valores son, en ambos casos, notablemente superiores a todos los que hemos encontrado en la bibliografía, si bien, hemos de tener en cuenta, que todos los estudios encontrados fueron realizados en humedales del Norte de Europa (Tabla 8.3.1.1). En estas latitudes, tanto la tasa fotosintética como la respiración son inferiores a las nuestras debido a varias razones. Por un lado, la temperatura que presentan esas zonas es inferior a la que encontramos en nuestro ecosistema; considerando que tanto la fotosíntesis como la respiración se ven favorecidas por temperaturas cálidas, nuestra zona de estudio es más favorable para estos dos procesos. Además, un aspecto adicional relacionado con la temperatura es la longitud de la estación de crecimiento de las plantas, dándose períodos de crecimiento más largos a medida que aumenta la temperatura. Por otro lado, nuestro humedal es lo que se podría denominar como un “ecosistema activo”, esto es, la formación y descomposición de biomasa tiene lugar durante todo el año, aumentando continuamente la cantidad de materia orgánica que se acumula en el sedimento y que, por lo tanto, está disponible para su uso por parte de la planta.



| País        | g C m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> | Ref. bibliográfica          |
|-------------|-------------------------------------|-----------------------------|
| Finlandia   | 689 ± 172                           | Aurela et al. (2007)        |
| Finlandia   | 803 ± 202                           | Aurela et al. (2007)        |
| Suecia      | 645-825                             | Sagerfors et al. (2007)     |
| Finlandia   | 55-704                              | Aurela et al. (2004)        |
| Suecia      | 202-1023                            | Lindroth et al. (2007)      |
| Canada      | 909                                 | Lafleur et al. (2003)       |
|             |                                     | Sottocornola & Kiely (2005) |
| Irlanda     | 660-821                             |                             |
| Siberia     | 510                                 | Corradi et al. (2005)       |
| Groenlandia | 73                                  | Nosrdstroem et al. (2001)   |
| EEUU        | 38,6 ± 15,6                         | Olson et al. (2013)         |
| EEUU        | 27,7                                | Olson et al. (2013)         |
| EEUU        | 39,5 ± 15,9                         | Olson et al. (2013)         |
| Irlanda     | 38,6 ± 5,4                          | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 142,8 ± 8,8                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 106,8± 3,6                          | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 587,9 ± 161                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 81,6 ± 20,7                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 43,1 ± 38,8                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 13,9 ± 49,2                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 150,9± 86,9                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 37,3 ± 3,6                          | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 211,2 ± 46,3                        | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 147,9± 69,1                         | Wilson et al. (2013)        |
| Irlanda     | 305 ± 89,1                          | Wilson et al. (2013)        |

Tabla 8.3.1.1. Datos de balances anuales de CO<sub>2</sub> en diferentes estudios.

### 8.3.2. Presente y futuro del ciclo de CO<sub>2</sub> ante la sequía

Numerosos autores han concluido en sus estudios que los humedales pasan de ser un sumidero de carbono a una activa fuente de gases de efecto invernadero cuando están expuestos a unas condiciones de sequía (Alm et al., 1999a; Griffis et al., 2000; Bubier et al., 2003; Lafleur et al., 2003; Aurela et al., 2007). Generalmente, condiciones normales de inundación favorecen la asimilación de CO<sub>2</sub> y condiciones de sequía aparecen ligadas a la emisión de CO<sub>2</sub> a la atmósfera debido al incremento en la tasa de respiración (Alm et al., 1999b; Frohking et al., 2002; Lafleur et al., 2003). Sin embargo, los distintos tipos de especies vegetales que habitan en el humedal pueden responder no disminuyendo (nada o menos de lo esperado) su tasa de asimilación, lo

que haría que la respuesta del humedal fuera más compleja (Urbanová et al., 2013). Nosotros hemos podido constatar que, aún cuando nuestra zona de estudio está sometida a una sequía intensa, en las condiciones en las que se realizó el estudio, el humedal se comporta como un sumidero de CO<sub>2</sub> (Fig. 8.2.5.7). Si recordamos el Capítulo 5 de esta tesis, en él exponíamos cómo la masiega en lugar de responder ante la sequía reduciendo su tasa fotosintética, la incrementaba, llegando a ser incluso superior a la tasa encontrada en condiciones óptimas de inundación. Esto hace que la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> sea mayor que la tasa de respiración por parte del suelo, produciendo por lo tanto un balance positivo. Urbanová et al. (2013) también constatan este efecto en su estudio: dos de sus especies vegetales se comportan de forma diferente ante la misma sequía, una disminuyendo considerablemente su tasa fotosintética y otra manteniéndola. Ellos finalmente postulan un cambio en la vegetación de su zona de estudio, pasando a ser predominante la que muestra la ventaja competitiva ante el estrés y manteniéndose, por tanto, la capacidad de su zona de estudio de seguir actuando como sumidero de CO<sub>2</sub> aún en condiciones de sequía.

En el Apartado 1.3 y, después, en el Capítulo 3, comentamos los requerimientos hídricos de las especies vegetales en las que hemos centrado este estudio. Mientras que el carrizo es más cosmopolita y aparece en casi cualquier tipo de ecosistema (Gorai, 2009, 2010), la masiega ve limitada su aparición por la cantidad de nutrientes y, principalmente, por la disponibilidad de agua (Cirujano et al., 2010). Ya en el Capítulo 3 recalcamos la extrema debilidad de la masiega que había visto disminuir su cobertura en el *PNTD* en un porcentaje muy elevado, llegando a desaparecer casi por completo (Sánchez-Carrillo et al., 2010) y ha sido sustituida por el carrizo. Esto nos hace pensar en un escenario futuro en el que la planta predominante en el *PNTD* sea el carrizo en el caso de que las condiciones de sequía se siguieran manteniendo. En esta nueva situación el balance de CO<sub>2</sub> podría ser negativo, resultando muy superior la emisión por parte del suelo que la cantidad asimilada por la planta.

#### **8.4. Conclusiones**

El humedal objeto de nuestro estudio mantuvo su capacidad de actuar como sumidero de CO<sub>2</sub> aún cuando estuvo sometido a una sequía intensa durante 5 años. Esto fue posible gracias a la diferente respuesta que presentaron las dos plantas predominantes en el humedal al estrés hídrico. Mientras que el carrizo respondió a la sequía disminuyendo su capacidad fotosintética, la masiega la mantuvo permitiendo que el flujo de asimilación por parte de la planta de CO<sub>2</sub> fuera mayor que el flujo de emisión por parte del sedimento.

Sin embargo, considerando que la masiega ha sido desplazada casi en su totalidad por el carrizo en el humedal, si *Phragmites* se convirtiera en la especie predominante este balance cambiaría de sentido, convirtiéndose el humedal en una activa fuente de CO<sub>2</sub>.





---

## **CAPÍTULO 9.**

### **CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES**



## 9.1 Consideraciones finales

Los ecosistemas acuáticos han sido transformados profundamente debido a actividades humanas desde el siglo XIX, siendo en las últimas tres décadas cuando estos cambios se han producido a un ritmo sin precedentes. Las preguntas fundamentales que los ecólogos deben considerar en el contexto del cambio global incluyen cómo responderán las especies vegetales a estos nuevos y complejos escenarios ambientales y qué mecanismos participarán en el proceso (Parmesano, 2006). La plasticidad fenotípica (es decir, la capacidad de un genotipo determinado para expresar diversos fenotipos bajo diferentes condiciones ambientales; Pigliucci, 2001), es un mecanismo propuesto que explica por qué determinadas especies pueden persistir ante estos rápidos cambios ambientales (Valladares et al., 2007). La plasticidad fenotípica es un rasgo en sí mismo y está, por lo tanto, sujeto a la evolución tanto por selección natural como por otros mecanismos evolutivos (Pigliucci & Byrd, 1998). Si existe una variación genética en la plasticidad (variación de genotipo por interacción del ambiente), podríamos determinar que ésta evoluciona por selección natural, proporcionando una ventaja, y siendo una de las principales respuestas por parte de la planta al cambio global a corto plazo (Pigliucci, 2001).

Las plantas presentan una notable capacidad para ajustar su morfología, fisiología y reproducción a un conjunto particular de condiciones ambientales por medio de la plasticidad fenotípica. Muchos estudios han documentado respuestas “plásticas” morfológicas y fisiológicas a componentes del cambio global como la sequía (Aspelmeier & Leuschner, 2004; Bell & Sultan, 1999). Estas respuestas van desde cambios a nivel de la hoja (ajustes en la conductancia estomática o incrementos en la eficiencia del uso de agua), hasta cambios en los patrones de crecimiento y de biomasa, lo que es beneficioso para el rendimiento de la planta en ambientes estresantes, reduciendo las consecuencias negativas de los cambios ambientales antropogénicos (Hendry et al., 2008). Estas respuestas plásticas aparecen en *Phragmites*, permitiéndole crecer dentro de una amplia variedad de ecosistemas que van desde zonas secas o zonas rara vez sumergidas hasta áreas permanentemente inundadas. Sin embargo, la mera observación de respuestas plásticas en la planta para un entorno determinado no significa necesariamente que se trate de un rasgo adaptativo (Kleunen & Fischer, 2005), si las plantas logran una mayor adecuación en el entorno nuevo o mantienen la misma actividad en un ambiente estresante como

consecuencia de la plasticidad podemos hablar de adaptación. Nosotros observamos que *Cladium* mantiene su actividad en un ambiente permanentemente estresante como el que nos ocupa y, por lo tanto, podríamos encontrar un rasgo adaptativo. La masiega en la zona seca no experimentó una disminución significativa en el área foliar o en el número de hojas. En esta zona, las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y la conductancia estomática en la masiega difieren mucho de las del carrizo, siendo incluso mayores bajo condiciones de estrés hídrico. En cuanto a la relación entre *LAI* y biomasa, aumenta más lentamente en la masiega en condiciones de déficit de agua que en condiciones de agua no limitante. Las masiegas aumentan el *LAI* bajo el estrés hídrico produciendo hojas más finas con menor biomasa. Al aumentar el *LAI* la actividad fotosintética es mayor y permite a *Cladium* mantener un crecimiento y una actividad metabólica similar bajo cualquier régimen de agua. Las masiegas que crecen en este humedal se han visto afectadas por el estrés hídrico durante un período de tiempo prolongado (años) y han sido capaces de hacer frente a condiciones de estrés permanente.

Nuestro conocimiento sobre cómo la sequía afecta a las plantas ha aumentado en los últimos años. Los resultados obtenidos sugieren que bajo condiciones de estrés prolongado, las plantas podrían exhibir un comportamiento diferente al esperable. Este conocimiento puede arrojar luz sobre las respuestas de las plantas ante el cambio global, algunas de las cuales están relacionadas con el estrés hídrico a largo plazo. Nuestros resultados sugieren que bajo condiciones de estrés a corto plazo, algunas especies no muestran tolerancia fisiológica, pero estas respuestas si aparecen en el estrés a largo plazo. Hasta ahora, éstos son los primeros resultados sobre los efectos a largo plazo de la sequía en las poblaciones de las plantas. Deberían realizarse otros experimentos sobre la exposición al estrés a largo plazo, con el fin de aumentar nuestro conocimiento de los mecanismos subyacentes a esta tolerancia.



## 9.2. Conclusiones

- En condiciones de sequía, *Phragmites* disminuye su tasa de intercambio gaseoso, reduciendo su apertura estomática y la transpiración. Esto se traduce en un descenso de la tasa fotosintética, provocando una menor asimilación de carbono anual por parte de la planta. Estas respuestas ayudan a la planta a sobrevivir en condiciones de estrés hídrico, mejorando su eficacia en el uso del agua disponible y permitiendo su distribución por distintos tipos de ecosistemas.
- *Cladium*, en cambio, muestra una mayor apertura estomática y transpiración en ambientes secos. La tasa de asimilación de carbono en esta planta también es mayor en la zona seca que en la inundada, al contrario de lo que sucede en el carrizo. Esta planta muestra una plasticidad fenotípica que se ha visto potenciada por estar la planta sometida a un estrés hídrico prolongado en el tiempo.
- Ni la temperatura ni la irradiancia actúan como factores limitantes en nuestras zonas de estudio. La sequía provoca cambios en las relaciones que existen entre el *PAR* y la fotosíntesis, reduciendo la eficiencia de quanta y la  $P_{max}$  ante el estrés. Sin embargo, este efecto es menor que el observado por otros autores ante condiciones similares.
- La masiega presenta una mayor adaptación a la falta de agua que se ve traducida en un mejor aprovechamiento del recurso hídrico, lo que hace que esta planta presente un comportamiento más favorable que el carrizo ante este estrés. Estos hechos no habían sido detectados en otros estudios hasta ahora.
- Ante una sequía prolongada, el carrizo responde ante el estrés reduciendo la producción primaria, disminuyendo el número de individuos, su altura, área foliar y biomasa. Este tipo de respuestas son comunes a otras plantas sometidas a las mismas condiciones y aparecen en los artículos consultados. El descenso en la actividad fotosintética, que ya hemos discutido en el capítulo 4, genera un descenso en la producción primaria de la plantas, disminuyendo la biomasa total producida.
- La masiega, por el contrario, no presenta un descenso significativo en producción primaria ante una sequía prolongada. No reduce el número de

hojas o la longitud de las mismas, su área foliar o su biomasa de forma significativa. Mantiene una producción primaria similar a la aparecida en la zona inundada.

- La única diferencia encontrada entre la masiega de la zona seca con respecto a la masiega de la zona inundada es el cambio en la relación entre biomasa y área foliar. Incrementa su superficie fotosintética con respecto a su biomasa, pero no sólo aumenta su área verde, sino que también, como ya mencionamos en el capítulo 4, asciende su capacidad fotosintética en la zona seca con respecto a la zona inundada, permitiendo a *Cladium* mantener su producción de biomasa nueva y el mantenimiento de la ya generada.
- Esto confiere a la masiega una mayor capacidad de supervivencia a la sequía que al carrizo. Mientras que éste responde a la sequía con modificaciones que disminuyen la pérdida de agua por la planta o que aumentan la carga energética del mantenimiento de la materia vegetal verde ya creada, la masiega optimiza su metabolismo para no sólo mantener la materia vegetal verde, sino para mostrar una producción de materia vegetal nueva comparable a la que se daría en la zona inundada, presentando una respuesta adaptiva más favorable.
- La zona seca presenta una mayor tasa de respiración que la zona inundada durante todo el año. Sin embargo, mientras que la diferencia entre las tasas de ambas zonas es muy alta en los meses más fríos, en los meses más cálidos disminuye hasta casi igualar la emisión de CO<sub>2</sub> de la zona seca a la inundada.
- La tasa de respiración está controlada por la temperatura del suelo, aumentando la primera cuando la segunda lo hace, pero siguiendo funciones diferentes en ambas zonas. En la zona seca la función que define la relación entre temperatura y respiración es lineal, mientras que en la zona inundada es exponencial, apareciendo aquí el efecto de la humedad, que llega a ser limitante en la zona seca.
- La respiración de las raíces supone entre un 55% en el caso del carrizo y un 65% en la masiega de la respiración total del suelo, llegando a incrementarse hasta un 70-80% según la especie vegetal que se estudie en los meses en los que el incremento de biomasa vegetal es máximo. La raíz de carrizo presenta una tasa de respiración por gramo de biomasa mayor que la raíz de masiega.

- El descenso de la tabla de agua y la cantidad de carbono en suelo favorecen el aumento de la tasa de respiración en el humedal que estamos estudiando. Sin embargo otros factores como el estado vegetativo de las plantas que habitan en el ecosistema pueden variar estas premisas, provocando que la tasa de respiración total del suelo disminuya al disminuir el porcentaje correspondiente a raíces.
- El humedal objeto de nuestro estudio mantuvo su capacidad de actuar como sumidero de CO<sub>2</sub> aún cuando estuvo sometido a una sequía intensa durante 5 años. Esto fue posible gracias a la diferente respuesta que presentaron las dos plantas predominantes en el humedal al estrés hídrico. Mientras que el carrizo respondió a la sequía disminuyendo su capacidad fotosintética, la masiega la mantuvo permitiendo que el flujo de asimilación por parte de la planta de CO<sub>2</sub> fuera mayor que el flujo de emisión por parte del sedimento.
- Sin embargo, considerando que la masiega ha sido desplazada casi en su totalidad por el carrizo en el humedal, si *Phragmites* se convirtiera en la especie predominante este balance cambiaría de sentido, convirtiéndose el humedal en una activa fuente de CO<sub>2</sub>.



## **10. ABSTRACT**



## 1. Introduction

Mitsch and Gosselink (2001) characterize wetlands by relatively large seasonal fluctuations in water level, being completely flooded during parts of the year but also experiencing prolonged dry periods. Natural wetlands are widely recognized for many valued functions. Some of these, such as floodwater storage, aquifer recharge and nutrient removal, are mediated through the soil system. Less recognized are the contributions wetlands soils make to the global cycling of atmospheric gases. Wetland ecosystems play an important role in the global carbon cycle. The carbon budget of a wetland is the outcome of the rate on net CO<sub>2</sub> uptake/release on the one hand and the rate of CH<sub>4</sub> emission on the other. This outcome may be either positive or negative depending on the rates of the processes involved. The dynamics of these processes is largely determined by specific site conditions including hydrological ones, soil type, vegetation, meteorological and climatic conditions, and managements.

Macrophytes in wetlands are important biotic elements that usually function as ecosystem engineers, contributing to shape the wetland landscape (Keddy, 2005). Helophytes increase local transpiration (Sanchez-Carrillo et al., 2004), modify the sedimentary chemical environment through their root activity (Mitsch and Gosselink, 2001) and contribute to carbon balance as a result of carbon fixation via primary production (Brix et al., 2001).

Floodplain wetlands, where these plants most often grow, are found worldwide. Riparian wetlands (forest vegetation) are frequent; however, marshes (graminoids) are less common. Inundation of wide floodplain areas combining surface water (river) and groundwater is not very common (Bradley, 1997) and even less so in semi-arid climates. The reason why floodplain wetlands are less common than other freshwater wetland types worldwide can be ascribed to the wetland landscape location and historical relationships between human development and rivers (draining for intensive agriculture, river regulation for irrigation, etc.), thus floodplain wetlands are less common worldwide (Finlayson and Spiers, 1999). Anthropogenic manipulation of the water cycle, particularly drainage, increases periods of drought resulting in structural and dynamic changes of aquatic vegetation in wetlands (Alvarez-Cobelas et al., 2001). An example of heavily disturbed hydrological processes is to be found in Tablas de Daimiel National Park wetland (TDNP). Originally, the main emergent vegetation in TDNP was *Cladium mariscus* (cut-sedge), which covered 60% of the wetland surface (Cirujano et al., 2010), followed by *Phragmites australis* (common

reed) (< 10% of surface). After hydrological manipulation and water pollution increase, changes in emergent vegetation resulted in strong fragmentation and cover loss of cut-sedge patches (original cover decreased by 89%) and an increase of reed cover up to 24% (Alvarez-Cobelas et al., 2008). Similar changes have also been found in subtropical wetlands, such as the Everglades of Florida (Odgen, 2005).

Water deficit not only affects plant cover and its spatial distribution, it also produces adverse influences on growth and metabolism (Chaves et al., 2003). Tolerance responses of plants to drought depend on severity and duration of stress, species, developmental stage and environmental factors (Bray, 1993). Moreover, plants can either be subjected to slowly developing water shortage (within days to weeks or months) or face short term water deficits (hours to days). Fast and slow desiccation can promote totally different results in terms of physiological responses (McDonald and Davies, 1996). Many studies have been reported in this field over the past two decades, ranging from the strategies plants use to control water status under drought conditions (Schulze, 1986) to the physiological and biochemical processes underlying plant responses to water deficits (Chaves, 1991). Progress has also been made in the interpretation of relationships between leaf structure and function (Valladares and Pearcy, 1997) and root morphology and stress tolerance, paying special attention to research into molecular processes (Chaves et al., 2003). Common responses to short-term water deficit were reduction of leaf area and leaf biomass per plant as a consequence of decreased production of new leaves, increased leaf shedding and reduced average leaf size (Schulze, 1986). Carbon dioxide assimilation rate decreases mainly due to stomatal closure (Patger et al., 2005). However, some plants in arid environments complete their life cycle before physiological water deficits occur, thus avoiding the effects of seasonal droughts.

The effects of water deficit in wetland plants have been analyzed in only a few studies in continental wetlands of semi-arid countries (Humphries and Baldwin, 2003; McMahon and Finlayson, 2003). Besides, the effects of drought on aquatic plants are commonly measured in greenhouse experiments (Saltmarsh et al., 2006; Patger et al., 2005) analyzing short term water deficits. The situation regarding terrestrial plants is similar. Chaves et al. (2003) reviewed terrestrial plant responses to drought, from genes to the whole plant, differing between fast and slow desiccation effects but not analyzing long-term exposure to drought. To our knowledge, there are



no field experiments that analyze plant responses (either aquatic or terrestrial) to long-term water deficit, thus aquatic plant responses to prolonged drought are unknown.

**One of the aims of this Thesis was to evaluate how *P. australis* and *C. mariscus* respond to prolonged (5-year-long) water deficit (without flooding) in a semi-arid wetland.**

Despite occupying relatively small areas of the earth's surface, wetlands process and transfer globally significant quantities of CO<sub>2</sub> (Armentano 1980), CH<sub>4</sub> (Freyer 1979), H<sub>2</sub>S (Adams et al. 1981) and N<sub>2</sub>O (Buresh et al. 1980). These compounds, except H<sub>2</sub>S, are important infrared-absorbing trace gases which may bring about climatic warming as they accumulate in the atmosphere (Donner & Ramanathan 1980). The role of wetlands in the increase of these substances has not been clearly determined, particularly in relation to recent human alteration.

In the biosphere's carbon cycle, organic soil-wetlands function naturally as net carbon sinks by accumulating carbon dioxide from the atmosphere. Changes in climate since the last deglaciation have caused varying carbon storage rates in wetlands (Clymo 1983), during the past two centuries human alteration has more profoundly disturbed the wetland carbon balance. Over large areas of the temperate zone, many wetlands have been artificially drained, thus accelerating the oxidation of stored carbon and its release to the atmosphere as CO<sub>2</sub>, while in Northern Europe many peatlands have been harvested for fuel. The total carbon storage before disturbance has been estimated at 135 Mt yr<sup>-1</sup> by Armentano (1980) and 220 Mt yr<sup>-1</sup> by Bramryd (1980), both based on global generalizations of soil properties in wetland areas.

Artificial drainage, however, was considered responsible for a loss of 30-370 Mt yr<sup>-1</sup> carbon from wetlands (Armentano 1980). Yet the wide range in the source and sink estimates left unclear whether wetlands still function as net sinks, and did not consider disturbance which reduces regional storage without producing a carbon source.

Air and soil temperature, water table level, and the quality of organic substrates are the main local controls of CO<sub>2</sub> emissions from peatlands (Bridgham et al. 1995)

Soil CO<sub>2</sub> efflux is the result of autotrophic respiration by roots and associated mycorrhizae, and heterotrophic respiration by microorganism and soil fauna that decompose aboveground litter and belowground detritus and soil organic matter (Rey

et al. 2002). Considering root respiration, vegetation type and metabolic activity of this vegetation affect its CO<sub>2</sub> emissions. Changes in the structure or species composition of plant communities, soil chemical and physical properties, soil microclimate, precipitation chemistry, and global climate may all affect rates of soil respiration. (Raich and Schlesinger 1992). Hanson et al. (2000) analyzed, firstly, different methods to study root emission and, they also provided a summary of published estimates of root emission from forest and cropland, however, data on CO<sub>2</sub> exchange above aquatic root are difficult to obtain and are uncommon for example Silvola et al. (1996) analyzed the contribution of roots to soil respiration in a peatland area drained for agriculture.

The aim of this study is analyzing how CO<sub>2</sub> emissions area affected when a peatland is disturbed; including how these perturbations affect root respiration. We also determined how environmental conditions controlled soil respiration in a disturbed wetland.

## **2. Materials and methods**

### **2.1. Study site**

In Spain, around 90% of the surface covered by floodplain wetlands disappeared during the last century, and only 32 km<sup>2</sup> of floodplains remain today (DGCN, 1998). Tablas de Daimiel National Park (TDNP, hereafter) covers about 16 km<sup>2</sup> when fully flooded (Sanchez-Carrillo et al., 2010). Located in Central Spain (39° 08' N 3° 43' W), it is the current most representative Spanish floodplain wetland.

Since the 1970s, TDNP has suffered heavily disturbed hydrological processes such as desiccation, channeling, irrigation with groundwater and natural droughts, producing prolonged dry periods. Before degradation, the hydrological functioning resulted from river flooding (combining waters of Gigüela River and Guadiana River) and groundwater discharge. Since 1986, Gigüela River waters, rainfall and human-regulated supplies (from wells and channels) are the only water sources. At present, the potential flood area of TDNP is 15.87 km<sup>2</sup>.

The vegetation is dominated by helophytes, mainly *Phragmites australis* (reed), *Cladium mariscus* (cut-sedge), and *Typha domingensis* (cattail) in flooding years, the latter being absent from the wetland during drought. In Western Europe, TDNP was the most important cut-sedge area (Alvarez-Cobelas and Cirujano, 1996)

but, at present, this macrophyte is in regression due to wetland degradation (Alvarez-Cobelas et al., 2008).

## 2.2. Plant responses to drought

### *2.2.1. Field sampling*

This study was carried out over a one-year period in two contrasting areas; one with permanent water flooding (F) and another completely dry (D). The D area had suffered the effect of drought for 5 consecutive years. *C. mariscus* and *P. australis* had permanently occupied both areas throughout this period. In both areas, these species appeared in separated fringes, *P. australis* in wetland margins (a more favorable and natural position) and *C. mariscus* in deeper sites, which is what could be expected from their responses to water levels and flooding (Conway, 1936). Alvarez-Cobelas and Cirujano (2007) studied how water level regulated presence-absence of *C. mariscus*. Cut-sedge cover increased when flooding did it. We named completely dry area because this site had not showed superficial inundation for 5 years. In order to evaluate differences in response to drought, variation in growth and biomass were measured in each area as well as changes in CO<sub>2</sub> assimilation by plants depending on water availability. Transpiration and stomatal conductance were analyzed in both areas to understand photosynthetic responses to water stress. Photosynthetic control by abiotic factors was studied to distinguish water stress effects between these helophytes.

### *2.2.2. Growth and plant biomass estimations*

We randomly selected three sites measuring 0.5 x 0.5 m of *C. mariscus* in F and D and three sites measuring 0.5 x 0.5 m of *P. australis* in F. In the D area, reed plant density was considered not enough for meaningful statistical calculations, and therefore we increased the area to 1 x 1 m.

We wanted to characterize plant biomass using a non-destructive technique to preserve plant specimens for physiological measurements. Accordingly we looked for an allometric statistical relationship between stem length (in reed plants) or leaf length (in cut-sedge plants) and dry weight. In a preliminary field sampling, we collected 40-70 reed stems in five different months (April, May, July, September and October). We measured stem length and dried them at 65 °C until constant weight was reached. Reed leaves were measured and dried in the laboratory and these data were recorded. Cut-

## 10. ABSTRACT

---

sedge sampling was carried out similarly, 40-60 leaves being collected instead of stems. We calculated *P. australis* leaf area with ImageJ software while geometric calculations were made for *C. mariscus*.

We found a statistically significant linear relationship between dry weight stem ( $S_W$ , g) and stem length ( $S_L$ , cm) in reed plants, which corresponded to the two differently flooded areas. When we analyzed these equations we did not find statistically significant differences between them (t-Student test, independent variables,  $P < 0.05$ ), so we looked for a relationship between both areas. We used this relationship in both F and D areas

$$S_W = 0.067 * S_L - 2.410, R^2 = 0.76; P < 0.05 \quad (1)$$

In cut-sedge, we found two statistically significant linear relationships between leaf weight ( $L_W$ , g) and leaf length ( $L_L$ , cm) which corresponded to the two differently flooded areas. We found statistically significant differences of slopes between sites (t-Student test, independent variables,  $P < 0.05$ ).

$$L_W = 0.021 * L_L - 0.745, R^2 = 0.75 \text{ in D area; } P < 0.05 \quad (2)$$

$$L_W = 0.031 * L_L - 1.284, R^2 = 0.87 \text{ in F area; } P < 0.05 \quad (3)$$

To calculate leaf area index (LAI), first we found a statistically significant relationship between leaf area ( $L_A$ ) and leaf length ( $L_L$ ) in both areas

$$L_A = 0.046 * L_L^{1.84}, R^2 = 0.89 \text{ for reed; } P < 0.05 \quad (4)$$

$$L_A = 0.017 * L_L^{1.95}, R^2 = 0.93 \text{ for cut-sedge; } P < 0.05 \quad (5)$$

At the beginning of our experiment, we counted the number of cut-sedge leaves in the three selected sites of both areas, as previously mentioned. Also, we randomly selected five cut-sedge stems in each area, counted the number of leaves on each stem and measured their length. This enabled us to monitor the increase in leaf numbers and their length in the area. When we related length and number of leaves in the area to  $L_A$  we could calculate LAI ( $\text{m}^2 \text{ leaf} / \text{m}^2$ ). This was carried out bimonthly during one year. We also collected dead biomass of *C. mariscus* in both areas monthly. We carried out the same methodology in reed, counting the number of stems instead of

leaves in the three selected sites in both areas. We selected 50 stems randomly around each site and measured their length. Later, we separated 10 stems from these, counted and measured their leaves. Moreover, on noticing that growth increased faster in reed at the beginning of the growing season, we carried out measurements monthly (instead of bimonthly as in cut-sedge) at the beginning of the growing season, and later we changed frequency to bimonthly. Dead biomass in reed was negligible during its vegetative period.

### 2.2.3. *CO<sub>2</sub> assimilation rates*

Carbon dioxide was measured with an infrared gas analyzer (IRGA) and CO<sub>2</sub>-exchange of shoots was measured with the open top chamber technique (Field et al., 1989) utilizing an ADC Model 225 MK3. The chamber was equipped with temperature control and a removable light unit. The main console supplied air to the chamber at a measured rate with controllable CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O concentrations. These concentrations were measured, and the air leaving the chamber was analyzed, its (generally decreasing) CO<sub>2</sub> concentration and (increasing) H<sub>2</sub>O content were determined. From the differences in gas concentration and the airflow rate, the assimilation and transpiration rates were calculated approximately every 20 seconds. A small fan in the chamber ensured thorough air mixing around the leaf. Measurements were taken with two high quality humidity sensors. The system also measured and registered leaf temperature, chamber air temperature, PAR (Photosynthetically Active Radiation), and atmospheric pressure, transpiration rate (T) and stomatal conductance (g<sub>s</sub>) were also calculated.

To carry out our experiments, we firstly measured photosynthetic rates (A hereafter) in *C. mariscus* and *P. australis* seasonally at two hourly intervals during one day. Due to the variability of photosynthetic rate values between plants at a given site, we measured A of *P. australis* and *C. mariscus* in three leaves each, in the three selected sites in both F and D areas. We collected 10 photosynthetic rate values each time until the stabilization of measurements. We determined the functions that fitted daily A trends in each site in both areas, integrated A, and calculated (taking into account plant respiration) daily CO<sub>2</sub> Assimilation Rate (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> surface leaf h<sup>-1</sup>, referred to as CAR hereafter). On carrying out this preliminary study, we noticed some methodological problems with continuous long-term measurements; so after studying the data available we looked for a method to reduce the number of measurements

## 10. ABSTRACT

---

without decreasing the amount of data needed to analyze trends in photosynthetic rates during the day. We related the maximum photosynthetic rate value (MPR) with daily CO<sub>2</sub> assimilation rate and found a statistically significant relationship between them (Spearman correlation,  $P < 0.05$ ).

The equations for reed plants were:

$$\text{CAR} = 87.8 * \ln(\text{MPR}) - 151.3 \quad R^2 = 0.97 \text{ in D area} \quad (8)$$

$$\text{CAR} = 42.7 * \ln(\text{MPR}) + 11.75 \quad R^2 = 0.64 \text{ in F area} \quad (9)$$

Whereas those for cut-sedge plants were:

$$\text{CAR} = 43.5 * \ln(\text{MPR}) - 18.38 \quad R^2 = 0.74 \text{ in D area} \quad (10)$$

$$\text{CAR} = 45.2 * \ln(\text{MPR}) - 18.63 \quad R^2 = 0.85 \text{ in F area} \quad (11)$$

During the study period, we measured A monthly during the most favorable period of the day (at noon) and calculated daily CAR. We calculated this measurement on a yearly basis, *i.e.* annual CAR (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> surface leaf yr<sup>-1</sup>), by multiplying daily CAR by the number of days in a month and adding up data for all months.

### 2.2.4. Environmental factors

Air temperature and PAR were measured at 10 minute intervals in a meteorological station close ( $\approx 0.5$  km) to the sampling areas. We related CO<sub>2</sub> assimilation rate with mean PAR and mean air temperature monthly. As mentioned above, PAR and A were measured jointly with the IRGA equipment, we used these data to estimate dark respiration rate ( $R_d$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), light compensation point ( $I_c$ , photon flux density,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), quantum efficiency ( $\Phi$ , the initial slope of the light response curve or apparent), and maximum photosynthesis ( $P_{\text{max}}$ , the light saturated gross photosynthesis,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). All these parameters were calculated using Landflux.org tools.

## 2.3. Sediment responses to drought

### 2.3.1. Field sampling

This study was also carried out over a one-year period in two contrasting areas; one with permanent water flooding (F) and another completely dry (D). The D

area had suffered the effect of drought for 5 consecutive years. Measures in F were done in wetland margins. Moreover, D and F areas differed in nutrient composition: whereas D area showed 45% of organic carbon, F only presented 5%.

In order to estimate soil respiration we measured CO<sub>2</sub> emissions monthly during a year. Soil temperature and moisture were also recorded.

### 2.3.2. CO<sub>2</sub> emissions

Measurements of CO<sub>2</sub> efflux (R) were carried out with a portable infrared gas analyzer (IRGA). The general technique is based on the work by Parkinson (1981). The instrument (PP Systems, Ltd. Unit 2, Glovers Court, Bury Mead Road, Stotfold, Hitchin SG5 1RT, Great Britain) allows nondispersive infrared analysis with microprocessor control and linearization. A chamber of known volume (1170 cm<sup>3</sup>) is placed on the soil (because this chamber method does not require the use of flux collars, CO<sub>2</sub> soil fluxes were measured randomly in each sampling plot by placing the metal frame of the chamber into the ground 2.5 cm), covering an area of 78.5 cm<sup>2</sup>, and the rate of increase of CO<sub>2</sub> partial pressure therein is monitored; recording is finished when the rate becomes linear. Time, date, and soil temperature, read with a probe, are also recorded. The data can then be transferred to a computer by means of an RS232 output. An individual measurement takes a maximum of 120 s. Results are calculated by the processor as g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>.

Flux measurements (R) were carried out in F and D areas at two hourly intervals daytime. We randomly selected two sites in submerged area and two sites in dry area. We collected three flux values each time we measured and averaged them to give only one value. We used all diel data to determine the functions that fitted daily R trends in each site in both areas, integrated R, and calculated daily CO<sub>2</sub> emission rate (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, referred as ER hereafter). We calculated this measurement on a yearly basis, *i.e.* annual ER (mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), by multiplying daily ER by the number of days in a month and adding up data for all months.

### 2.3.3. Abiotic factors

Soil water content (SWC) was also measured simultaneously with a TDR-100 (Fieldsout, Spectrum Technologies, Inc.) previously gravimetrically calibrated in the laboratory for both areas, using soil samples (450 cm<sup>3</sup>) taken in both experimental areas. Soil temperature (Ts) was also measured. We calculated R<sub>10</sub> in both areas

following the equations given by Lloyd and Taylor (1994). Meteorological data were measured in 10 minutes intervals by a weather station close ( $\approx 0.5$  km) to sampling areas.

#### 2.3.4. Root respiration

Hanson et al. (2000) reviewed the advantages and disadvantages of methods to quantify root respiration, either by field or greenhouse experiments. As we previously mentioned, we wanted to estimate the contribution of *C. mariscus* and *P. australis* roots to CO<sub>2</sub> fluxes, main aquatic vegetation in PNTD. Both species are protected in this area as we could not use any destructive technique, and carried out the experiment in submerged soil was extremely complex. Thus, we decided to apply root exclusion methods in a greenhouse experiment. Cutsedge and reed rhizomes were gathered from PNTD, sediment was also collected. In the laboratory we removed roots and rhizomes from sediment. Rhizomes were grown into 4.8 L pots of 15 cm height in free - root sediment in Real Jardín Botánico de Madrid. Air temperature and precipitation were similar to PNTD. Water was not a limiting factor. We began recording CO<sub>2</sub> emission after stabilization pots period. Respiration fluxes were measured during 5 months, 10 days intervals in 3 reed pots, 3 cutsedge pots and 3 free-root sediment pots each time. We also recorded soil temperature. When CO<sub>2</sub> fluxes were noted, we excluded reed and cutsedge plots, dried separate aerial and rhizome parts and recorded dried weight. C and N was analyzed in sediment and plants (rhizome and stem). We studied biomass increase, considering biomass at the beginning of the experiment as zero. We estimated root respiration as follows:

$$R_r = R - R_{wr} \quad (1)$$

$$\%R_r = [R - R_{wr}] / R * 100 \quad (2)$$

Where  $R_r$  is root respiration ( $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ),  $R$  is respiration flux measured in either reed or cutsedge pots and  $R_{wr}$  is respiration flux measured in control pots.

#### 2.4. Statistical analysis

We used parametric and non-parametric tests to study our data. Due to the lack of both Gaussian distribution and homogeneity of variances for most variables, non-parametric tests were undertaken for some comparisons (Siegel and Castellan, 1988). A Mann-Whitney test was employed to compare medians. To study slope



differences between equations we used the t-Student test for independent samples. To explore the relationship between physiological rates and abiotic factors we employed the Spearman correlation. All statistical analyses were performed using STATISTICA 6.1 (Statsoft Inc., 1997).

### 3. Results

#### 3.1. Plant responses to drought

##### *3.1.1. Leaf and plant characteristics*

Cut-sedge leaf number presented a seasonal pattern with a maximum in summer in the dry area ( $544 \pm 227$  leaves) and in autumn in the inundated area ( $526 \pm 37$  leaves). Above-ground reed appeared in March in the inundated area and in May in the dry area. Its leaf number differed between sites (as shown by a Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ) and also presented a seasonal pattern. The highest number of leaves per stem appeared in July in both areas, being  $9 \pm 2$  leaves and  $14 \pm 3$  leaves in the dry- and the inundated areas, respectively.

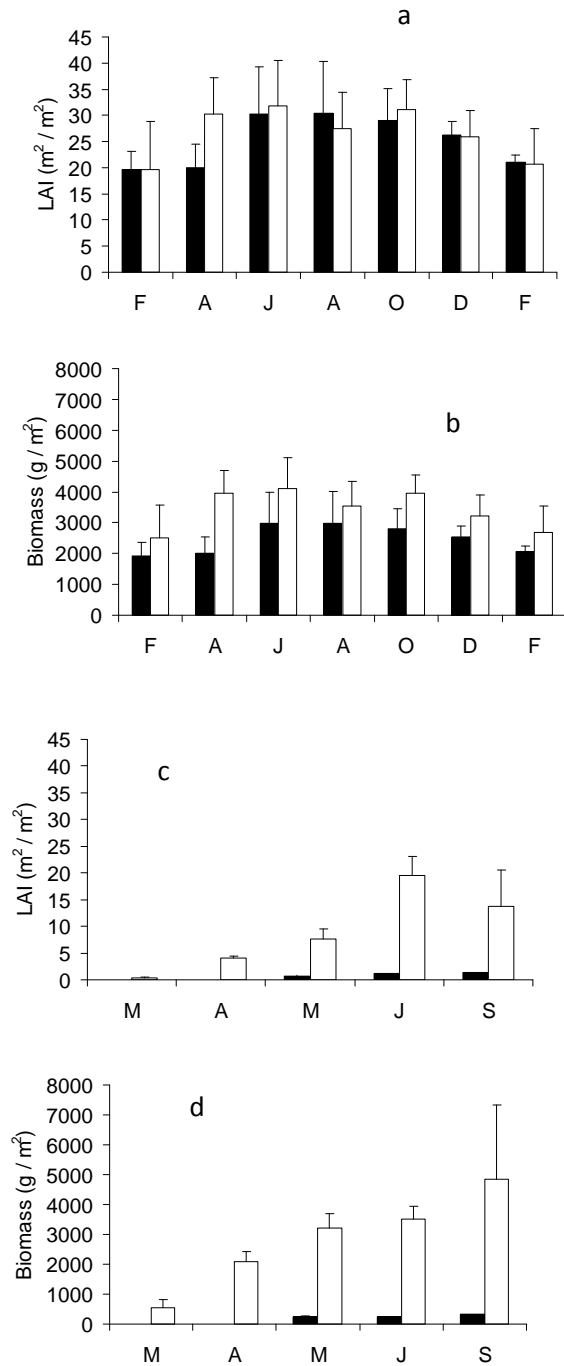
Concerning leaf area index, cut-sedge showed a peak in summer at both sites ( $31.9 \pm 8.6 \text{ m}^2/\text{m}^2$  and  $30.5 \pm 9.8 \text{ m}^2/\text{m}^2$  F and D, respectively, Fig 3.1.1.1a). We did not find significant differences in LAI between F and D areas (Mann-Whitney test,  $p > 0.05$ ). While reeds reached a maximum in summer in the inundated area ( $19 \pm 3.5 \text{ m}^2/\text{m}^2$ ), the upper limit was not reached until September in the dry site ( $1.4 \pm 0.2 \text{ m}^2/\text{m}^2$ ). As happened with leaf number, LAI was higher in the inundated area than in the dry area (Fig 3.1.1.1c). We found significant differences in LAI between areas (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ). Comparing species, cut-sedge presented higher LAI than reed in both areas (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ).

Cut-sedge showed the highest above-ground biomass values in June in the inundated area ( $4.1 \pm 1.0 \text{ kg}/\text{m}^2$ ), being higher than in the dry area ( $3.0 \pm 1.0 \text{ kg}/\text{m}^2$ , Fig 3.1.1.1b); however, we did not find statistically significant differences between either species (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ). After this moment, above-ground biomass decreased due to leaf mortality. We appreciated a 27% decrease in biomass on comparing natural and stressed sites (Table 1).

Reed plants reached greater above-ground dry biomass in the inundated area ( $4.9 \pm 2.5 \text{ kg}/\text{m}^2$ ) than in the dry area ( $0.3 \pm 0.1 \text{ kg}/\text{m}^2$ , Fig. 3.1.1.1d), showing an 86% decrease between sites (Table 1). Significant differences appeared in above-ground

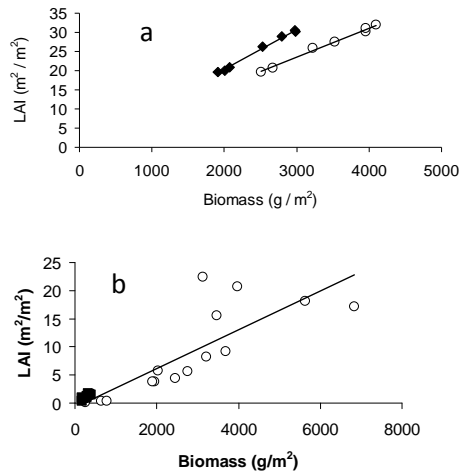
10. ABSTRACT

biomass between sites (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ). No plant mortality was observed during vegetative growth in reed.



**Figure 3.1.1.1.** Seasonal variations of leaf area index and above-ground biomass (average  $\pm$  SD). *C. mariscus* plants (a, b) and *P. australis* plants (c, d). Black bars are for completely dry area, white bars for water flooded area.

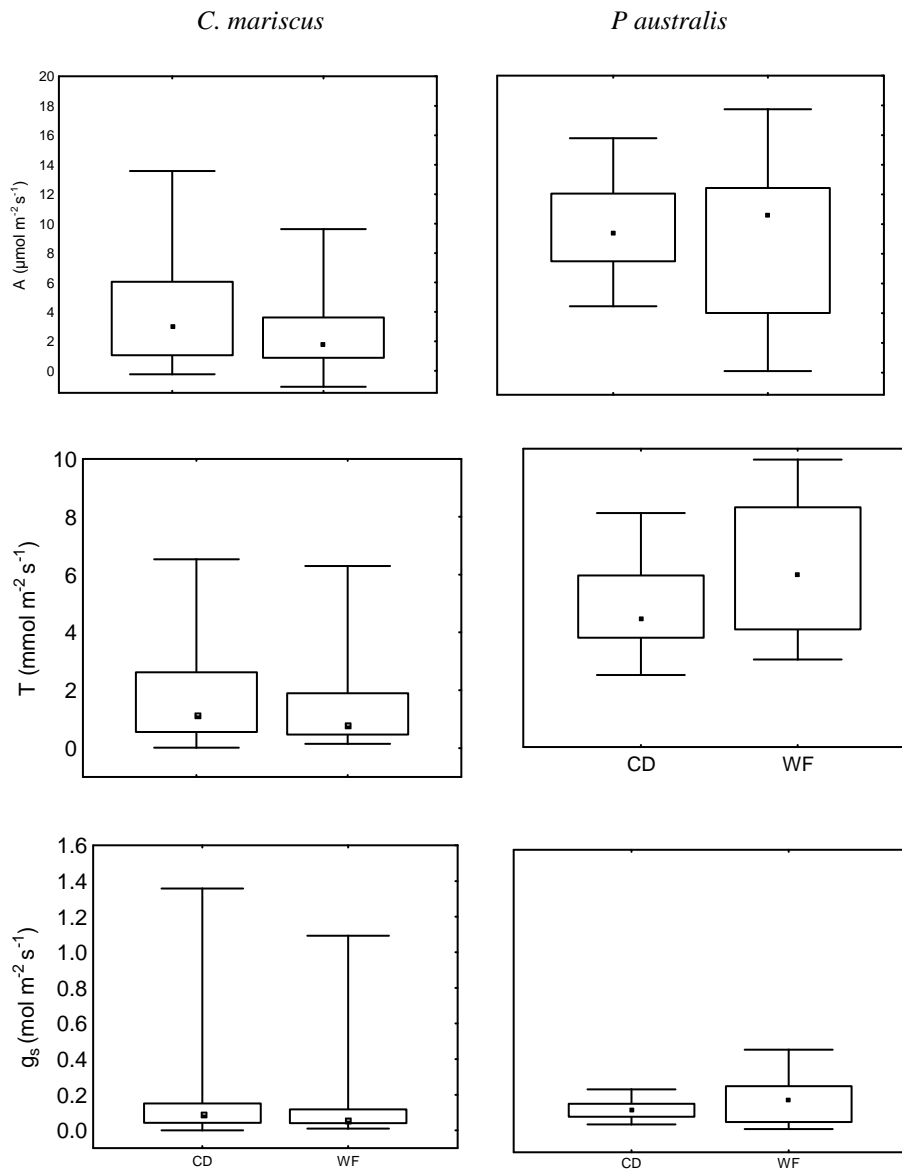
We compared LAI and biomass in both species, finding a strong linear statistical relationship between both variables (Fig. 3.1.1.2). Both species presented an increase in biomass when LAI increased in the dry area, being higher in cut-sedge than in reed (Fig. 4). However, in cut-sedge this increase was lower in D than in F ( $P < 0.05$ ).



**Figure 3.1.1.2.** Relationships between LAI and biomass. *C. mariscus* (a) and *P. australis* (b). Black squares are for completely dry area (*Phragmites*: LAI =  $0.04 * \text{Biomass} - 0.08$ ,  $R^2 = 0.73$ ,  $P < 0.05$ ; *Cladium*: LAI =  $0.0104 * \text{Biomass} - 0.4$ ,  $R^2 = 0.99$ ,  $P < 0.05$ ), open circles for water flooded area. (*Phragmites*: LAI =  $0.003 * \text{Biomass} - 0.72$ ,  $R^2 = 0.65$ ,  $P < 0.05$ ; *Cladium*: LAI =  $0.008 * \text{Biomass} + 0.6$ ,  $R^2 = 0.99$ ,  $P < 0.05$ ).

### 3.1.2. Carbon assimilation rates, transpiration and stomatal conductance

Cut-sedge plants showed higher transpiration rates, stomatal conductance and photosynthetic rates in D than in F (Fig. 3.1.2.1), contrary to trends in reed. Transpiration rates varied between 0.1 and 6.3 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> in F, a range smaller than that of 0.01-6.5 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, which occurred in D. Median values were also higher in D (1.1 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) than in F (0.8 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) and showed statistically significant differences ( $p < 0.05$ ). Stomatal conductance also presented higher variability in D (0-1.4 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) than in F (0.01-1.1 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Median values were also higher in D (0.09 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) than in F (0.06 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); however, we did not find significant differences between sampling areas. We found significant differences in A between D and F, showing higher median values for D (3.0 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) than F (1.8 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), and with statistically significant differences (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ). We appreciated a 50% increase in average stomatal conductance between natural and stressed populations (Table 1).

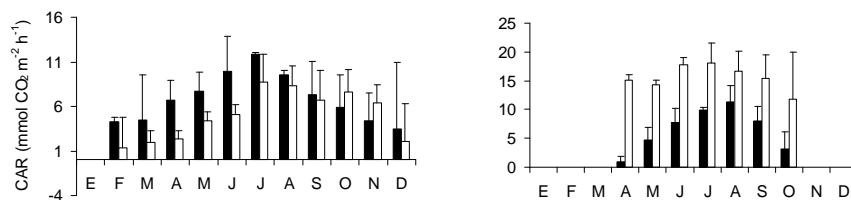


**Figure 3.1.2.1.** Photosynthetic rates (A), transpiration rates (T) and stomatal conductance ( $g_s$ ) in completely dry (CD) and water flooded (WF) sites for both species. Boxes include 25-75% of overall data, open squares are median values and whiskers comprise the whole range of data.

Contrary to results in cut-sedge, photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance in reed plants were higher in F than in D and presented significant differences (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ). While reed transpiration rate varied between 1.7 and 7.6  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  in D, it ranged between 2.2 and 9.6  $\text{mmol m}^{-2}$

$s^{-1}$  in F, being higher in F ( $5.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in D ( $3.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Stomatal conductance was also more variable in F ( $0.04\text{-}0.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in D ( $0.1\text{-}0.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Median values were also higher in F ( $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in D ( $0.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). The average stomatal conductance was 50% lower in stressed populations of reed (Table 1). The photosynthetic rate showed more variability in F ( $0.1\text{-}17.7 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in D ( $4.5\text{-}15.8 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Median values were higher in F ( $10.6 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in D ( $9.3 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , Fig. 3.1.2.1). Comparing both species, reed presented higher average values for transpiration rate, stomatal conductance and photosynthetic rate than cut-sedge in both areas. Furthermore, we found significant differences in these activities between species in both areas (Mann-Whitney test,  $P < 0.05$ ). An increase in the photosynthetic rate:stomatal conductance ratio (A:g<sub>s</sub> ratio) was found under water stress in both plants. Reed and cut-sedge increased its water-use efficiency by 40% and 27%, respectively, between natural and stressed populations.

Cut-sedge presented a seasonal pattern in CAR with a summer peak (Fig 3.1.2.2a). In the dry area, highest CO<sub>2</sub> assimilation rates occurred in July ( $11.9 \pm 0.2 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). This rate was higher than the maximum reached in the inundated area ( $8.7 \pm 3.1 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). However, a second peak occurred in autumn in the inundated area; hence, CO<sub>2</sub> assimilation rates in this area were higher than in the dry area until December.

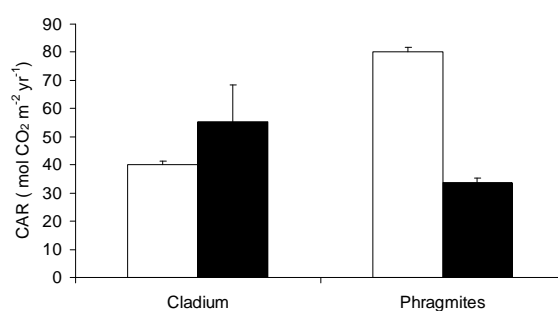


**Figure 3.1.2.2.** Seasonal variations of CAR (average  $\pm$  SD). *C. mariscus* (a) and *P. australis* (b). Black bars are for completely dry area, open bars for water flooded area. Growth of *Phragmites* stems started in late March and stopped by late October.

Reed also showed a seasonal pattern in CO<sub>2</sub> assimilation rates, which was higher in the inundated area (maximum  $18.1 \pm 3.5 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , Fig. 3.1.2.2b) than in the dry area (maximum  $11.4 \pm 2.9 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), both occurring in summer.

## 10. ABSTRACT

If we compared annual CAR between species in the inundated area, reed had a higher assimilation rate than cut-sedge ( $80.0 \pm 1.1$  and  $40.2 \pm 1.8$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>, respectively), whereas cut-sedge presented the highest CO<sub>2</sub> assimilation rate in the dry site ( $55.5 \pm 13$  and  $33.6 \pm 1.8$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>; Fig 3.1.2.3). Analyzing these data, reed annual CO<sub>2</sub> assimilation decreased by 57%, whereas cut-sedge increased assimilation by 37% in prolonged water-stressed areas (Table 1).



**Figure 3.1.2.3.** Annual carbon assimilation rate in both species. Black bars are for completely dry area, open bars for water flooded area.

|                                     | Cladium | Phragmites |
|-------------------------------------|---------|------------|
| Biomass                             | 27% ↓   | 94% ↓      |
| Growth rates                        | ≈       | 86% ↓      |
| A:gs                                | 27% ↑   | 40% ↑      |
| Conductance                         | 50% ↑   | 50% ↓      |
| Annual CO <sub>2</sub> assimilation | 37% ↑   | 57% ↓      |
| Ø                                   | 33% ↓   | 25% ↓      |
| P <sub>max</sub>                    | 31% ↓   | 33% ↓      |
| R <sub>d</sub>                      | ≈       | 41% ↓      |
| I <sub>c</sub>                      | 50% ↑   | 32% ↓      |

Table 1. Average relative differences in physiological variables in *Cladium* and *Phragmites* comparing natural conditions (F area) to stressed conditions (D area). A, photosynthetic rate; g<sub>s</sub>, stomatal conductance; P<sub>max</sub>, maximum photosynthesis; R<sub>d</sub>, dark respiration; Ø, quantum efficiency; I<sub>c</sub>, light compensation point. Arrows indicate whether a given physiological variable increases or decreases in relation to natural conditions.

### 3.1.3. Plant responses to environmental factors

We studied how air temperature and PAR affected CO<sub>2</sub> assimilation rates during the year. These relationships showed statistical differences. A linear statistical relationship appeared between temperature and CAR in both species. In cut-sedge, the

strength of the relationship changed depending on the site, being stronger in the dry area than in the inundated area ( $P < 0.05$ ;  $R^2 = 0.90$  and  $0.35$ , respectively). Reed plants in the dry area also presented a stronger relationship than in the inundated area ( $P < 0.05$ ;  $R^2 = 0.92$  and  $0.64$ , respectively).

Regarding PAR, cut-sedge presented a statistically significant relationship between PAR and CAR in D, whereas this relationship was evident in reed in the waterlogged area.

For both populations, maximum photosynthesis was higher in F than in D (Fig. 3.1.3.1). Cut-sedge gave a value of  $P_{\max}$  of  $7.33 \pm 0.29 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  in F, being  $5.08 \pm 0.76 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  in D (Fig. 3.1.3.1a), decreasing by 31% (Table 1). Drought also exerted an effect on reed  $P_{\max}$ , which decreased from  $13.0 \pm 1.50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  to  $8.76 \pm 1.15 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (an average 33% decrease, Fig. 3.1.3.1b). The dark respiration ( $R_d$ ) was not significantly affected by drought in cut-sedge ( $1.78 \pm 0.26 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and  $1.58 \pm 0.38 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  F and D, respectively, see Table 1). However, reed  $R_d$  was significantly higher in F ( $2.1 \pm 0.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in D ( $1.17 \pm 0.29 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), decreasing under stress conditions by 41% (Table 1). The quantum efficiency ( $\Phi$ ) differed between areas, being higher in F ( $0.093 \pm 0.003 \text{ mol mol}^{-1}$  and  $0.118 \pm 0.003 \text{ mol mol}^{-1}$  in cut-sedge and reed, respectively) than in D ( $0.062 \pm 0.003 \text{ mol mol}^{-1}$  and  $0.093 \pm 0.005 \text{ mol mol}^{-1}$  in cut-sedge and reed, respectively). We found a 33% decrease in cut-sedge and a 25% decrease in reed under water stress. Drought did not affect  $I_c$  in cut-sedge, being higher in D ( $39.0 \pm 18.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) than in F ( $25.9 \pm 6.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). However, drought clearly affected  $I_c$  in reed, decreasing from  $21.0 \pm 2.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  in F area to  $14.2 \pm 2.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  in the D area.

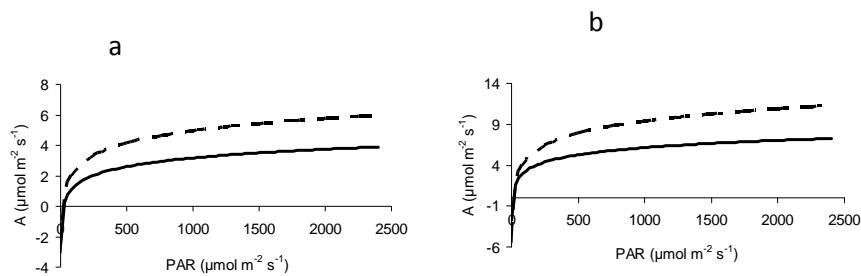


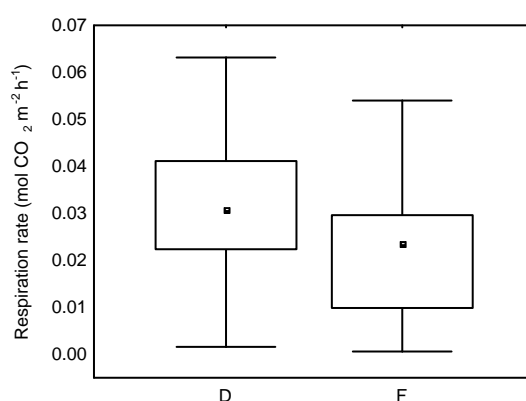
Figure 3.1.3.1. Relationships between photosynthetic rate (A) and PAR. *C. mariscus* (a) and *P. australis* (b) in D area (black line) and F area (dashed line). Only the adjusted functions are shown to make figures clearer.

### 3.2. Sediment responses to drought

#### *3.2.1. CO<sub>2</sub> emission*

##### 3.2.1.1. Soil respiration

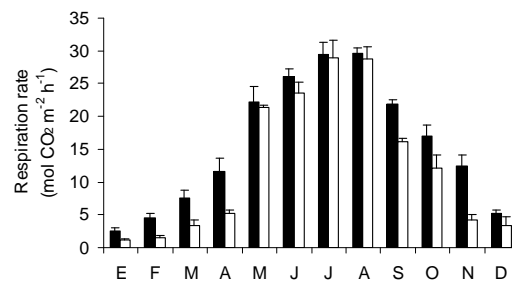
Respiration rate in D was higher than in F (Fig. 3.2.1.1.1). CO<sub>2</sub> emission in D varied between 0.02 and 0.06 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, a wider range than appeared in F (0.001-0.05 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>). Median was also higher in D (0.03 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) than in F (0.02 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) and we found statistically significant differences between them (Mann-Whitney test,  $p < 0.05$ , Fig. 3.2.1.1.1).



**Figure 3.2.1.1.1.** Respiration rate in completely dry (D) and water flooded (F) area

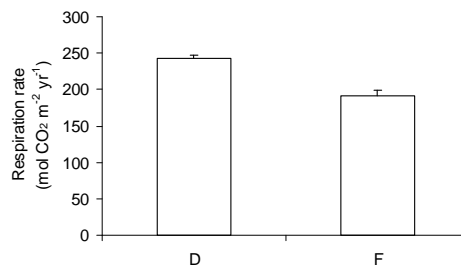
Diel CO<sub>2</sub> emission increased after sunrise, fell back after peaking at midday, and continued to decrease to zero at sunset, followed a polynomial trend in both F and D. Both sites showed in respiration a seasonal pattern, with higher emission rates in D than in F, however we did not find statistically significant differences in monthly CO<sub>2</sub> emissions between them (Mann-Whitney test,  $p > 0.05$ ). The highest mean emission was recorded in D in August ( $29.62 \pm 0.79$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>), appearing in F in July ( $28.98 \pm 2.60$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, Fig. 3.2.1.1.2). Winter time showed the minima values in respiration, being in D two times higher than in F ( $2.60 \pm 0.39$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> and  $1.19 \pm 0.14$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> D and F, respectively, Fig. 3.2.1.1.2).





**Figure 3.2.1.1.2.** Monthly respiration rate in completely dry (black bars) and water flooded (open bars) area (mean  $\pm$  SD).

Annual CO<sub>2</sub> emissions were also higher in D than in F (Fig. 3.2.1.1.3). Whereas completely dry area emitted  $242.10 \pm 5.56$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>, water flooding area decreased its emission by 21% ( $191.46 \pm 7.65$  mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>, Fig. 3.2.1.1.3). We concluded that D emitted  $2.91 \pm 0.07$  kg C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> to the atmosphere and F,  $2.3 \pm 0.1$  kg C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>.



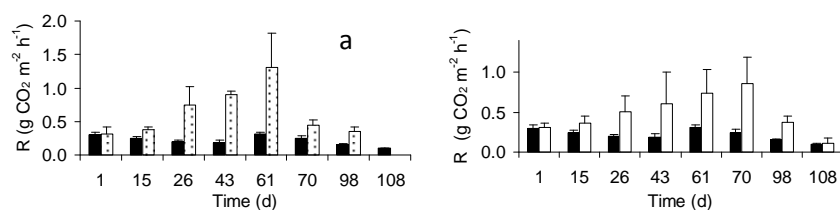
**Figure 3.2.1.1.3.** Annual respiration rate in completely dry (D) and water flooded (F) area (mean  $\pm$  SD).

### 3.2.1.2. Root respiration

At the beginning of the experiment control pots and root pots showed similar CO<sub>2</sub> emission. Differences appeared 15 days later (Fig. 3.2.1.2.1). Control pots varied between  $0.10 - 0.30$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> being higher when the experiment began. Cutsedge pots showed the highest emission rate at day 61 ( $1.31 \pm 0.5$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, Fig. 3.2.1.2.1a). A high percentage of this emission was root respiration (79%),  $1.0 \pm 0.4$  g CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>.

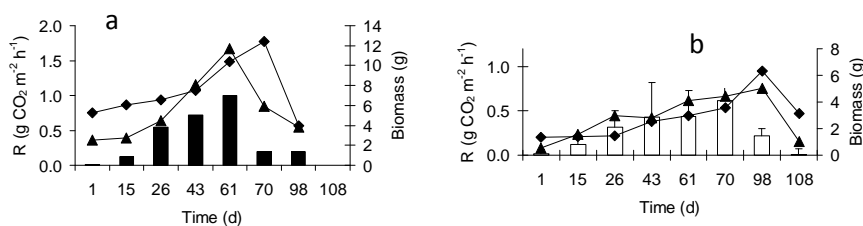
b

## 10. ABSTRACT



**Figure 3.2.1.2.1.** Variation in respiration of sawsedge pots (a) and reed pots (b) vs control respiration (black bars) during the greenhouse experiment (mean  $\pm$  SD).

Per root gram, cutsedge emitted  $0.13 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , this moment matching the maximum above biomass grown in these pots ( $11.73 \pm 2.96 \text{ g}$ , Fig. 3.2.1.2.2a). Moreover, the highest below-ground biomass appeared after the maximum respiration rate, raised in day 70 ( $12.4 \pm 7.02 \text{ g}$ ). Mean cutsedge pots emission during growing period was  $0.63 \pm 0.37 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , being a  $52.8 \pm 27.2\%$  root respiration ( $0.40 \pm 0.36 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , mean  $\pm$  SD). Reed pots presented its highest value in day 70 ( $0.86 \pm 0.34 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ). At this moment, root respiration represented a  $71.5\%$  of total respiration soil ( $0.61 \pm 0.29 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ; Fig. 3.2.1.2.1b). Moreover, from this moment, root and aerial biomass showed its highest increase, raised in day 98 ( $6.31 \pm 3.21$  and  $5.01 \pm 2.5 \text{ g dry weight}$ , root and aerial biomass, respectively; Fig.3.2.1.2.2b). Considering bellow biomass, root emitted  $0.17 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  per root gram. Mean reed pots emission during growing period was  $0.49 \pm 0.25 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , where a  $45.40 \pm 27.52\%$  was root respiration ( $0.27 \pm 0.21 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , mean  $\pm$  SD).



**Figure 3.2.1.2.2.** Variation in root respiration rate (R) and above (triangle) and below (rhombus) biomass in sawsedge (a) and reed (b) during the greenhouse experiment (mean  $\pm$  SD).

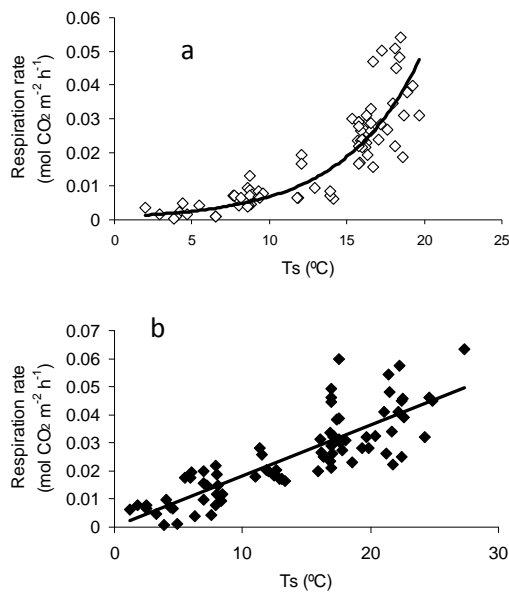
Both species showed higher below- biomass than above-ground biomass. Cutsedge raised maximum biomass a month earlier than reed, being the last one two times lower than the first one (Fig. 3.2.1.2.2). Root respiration had been higher in cutsedge pots than reed pots, however considering biomass produced, and scaling

emissions to plant biomass, reed emitted more CO<sub>2</sub> than cutsedge ( $0.10 \pm 0.08$  and  $0.08 \pm 0.06$  g CO<sub>2</sub>/ g rhizome, reed and cutsedge respectively).

### 3.2.3. Soil respiration responses to environmental factors

We found a statistically significant relationship between CO<sub>2</sub> emission and soil temperature in D and F areas (Spearman correlation  $p < 0.05$ ; Fig. 3.2.3.1), increasing soil respiration as soil temperature rose. However, these relations were site-specific. Whereas F area showed an exponential relationship ( $p < 0.05$ ;  $r^2 = 0.81$ ; Fig. 12a), D was fitted by a linear relationship ( $p < 0.05$ ;  $r^2 = 0.71$ ; Fig. 3.2.3.1b).

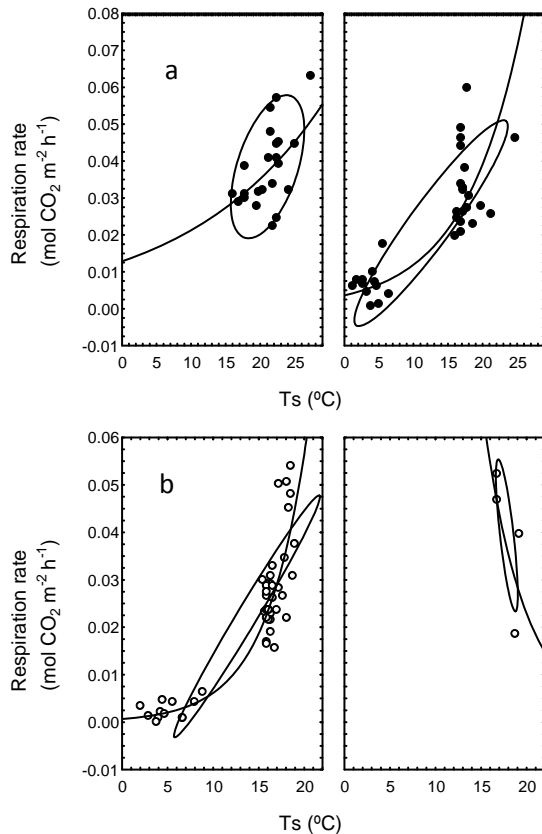
R<sub>10</sub> values also differed between areas, being 0.64 in F and 0.71 in D.



**Figure 3.2.3.1.** Relationships between soil respiration rate and soil temperature in water flooded (a) and completely dry (b) area.

Moreover, we analysed how soil relative water content affected CO<sub>2</sub> emissions and we found a complex relation between both variables (Fig. 13). In D area, when RWC increased up to 13.9%, the relationship between respiration y soil temperature changed, when temperature increased, rate respiration also did it but followed two different patterns (Fig. 3.2.3.2a). However, in F area, when RWC was lower than 42.9%, rate respiration increased when soil temperature done it, but CO<sub>2</sub>

emissions were inhibited when soil temperature increased if RWC was up to 42.9% (Fig. 3.2.3.2b).



**Figure 3.2.3.2.** Relationships between soil respiration rate and soil temperature depending on humidity in completely dry (a) and water flooded (b) area.

## 4. Discussion

### 4.1. Plant responses to drought

#### 4.1.1 Leaf and plant characteristics

The decrease recorded in *P. australis* (Fig. 3.1.1.1c, d) was similar to that reported by Patger et al. (2005). The large decrease in total leaf area and leaf biomass might be related to the reduced production of new leaves and reduced average leaf size, as indicated by the decline in living leaves per plant and by the smaller leaf size in plants under stress (Fig. 3.1.1.1). Reductions in leaf area and leaf biomass per plant were already noticeable when plants were subjected to low or moderate water stress, suggesting that leaf production and leaf expansion growth were very sensitive to

changes in water availability (Patger et al., 2005). Reduced leaf production and leaf expansion growth were frequent responses to water stress in many plants (Kameli and Lösel, 1996; Hsiao and Xu, 2000). However, *C. mariscus* did not show this sensitivity to long-term water stress (Fig. 3.1.1.1a, b). Saltmarsh et al. (2006) observed a similar trend in reed in their short-term laboratory experiments, but they also noted a high decrease in cut-sedge. This effect occurred in cut-sedge under short-term drought but it did not happen in the context of prolonged drought.

We recorded a decrease in above-ground biomass in reed plants when subjected to water stress (Fig. 3.1.1.1d), as happened in the studies by Patger et al. (2005) and Saltmarsh et al. (2006). Munns (1988) suggested a possible trade-off between osmotic adjustment and plant growth during water stress. Solutes accumulated during water stress are mainly organic, and osmotic adjustment may reduce the amount of organic compounds available for plant growth. Thus lower expansion growth under water stress conditions may be caused by a lower turgor pressure of leaf cells due to either partial or slow osmotic adjustment. In addition, leaf cell-wall loosening capacity might be reduced in plants under water stress, leading to growth inhibition (Hsiao and Xu, 2000). However, trends in above-ground biomass of *C. mariscus* coincided with the LAI; we did not find statistically significant differences between D and F areas (Fig. 3.1.1.1b) as Saltmarsh et al. (2006) did. The evergreen character of *C. mariscus* could explain why it did not experience different growth rates under long-term water stress in differently flooded areas. This species could use photosynthesis to maintain already existing biomass, enhancing the efficiency of the photosynthetic apparatus under long-term water stress, and hence increasing leaf area with lower dry weight (Fig. 3.1.1.2). This adaptation clearly emerged when water stress was prolonged over time. However, if such stress is occasional, cut-sedge adapted more slowly than reed.

#### *4.1.2. Carbon assimilation rates, transpiration and stomatal conductance*

Photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance in reed plants were higher in F than in D areas, and we found statistically significant differences between both areas (Fig. 3.1.2.1). The same was demonstrated in other studies (Saltmarsh et al., 2006; Brix et al., 2001). Also the seasonal pattern of CO<sub>2</sub> assimilation rates was similar to that recorded in other annual studies (Brix et al.,

2001), with a maximum in summer (Fig. 3.1.1.2). Annual CO<sub>2</sub> assimilation rates in reed were higher in F than in D (Fig. 3.1.2.3). Patger et al. (2005) associated water stress with decreasing transpiration and stomatal conductance and thus photosynthetic rate decreased in reed in line with drought stress.

Stomatal closure seems to be the main controlling factor decreasing photosynthesis (Patger et al., 2005). According to Farquhar et al. (1989), a decrease in the partial pressure of CO<sub>2</sub> in the substomatal cavities, associated with changes in stomatal conductance, causes a decrease in CO<sub>2</sub> assimilation rate. They explained that intercellular CO<sub>2</sub> concentration decreases as water stress increases, and thus CO<sub>2</sub> influx limits CO<sub>2</sub> assimilation. Values of A in the dry area, though lower, remained positive even when reed plants were subjected to severe water stress, and this could result in higher intrinsic water-use efficiency. Anderson et al. (1995) explained that an intrinsic increase in water-use efficiency could be due to efficient intercellular CO<sub>2</sub> depletion under water stress. We found water-use efficiency increased as A:g<sub>s</sub> ratio increased.

However, we found that photosynthetic rate, transpiration and stomatal conductance in cut-sedge were higher in D than in F (Fig. 3.1.2.1). This species also showed the highest annual CAR in the D area (Fig. 3.1.2.3). Saltmarsh et al. (2006) showed a decrease in these rates in their short-term experiments, suggesting that the longevity characterizing cut-sedge leaves compared to reed leaves did not allow cut-sedge to adapt to water stress. They explained that this is because cut-sedge leaves are thicker, have higher pigment content and lower mortality, and total leaf area cannot be used by the plant to adjust to water availability by inhibition of CO<sub>2</sub> assimilation rates, as occurs in reed, reducing their leaf area. However, our results suggest that cut-sedge has better water-use efficiency by increasing its stomatal conductance and transpiration rates, thus increasing CO<sub>2</sub> assimilation rates under long-term water stress. Cut-sedge reduced its leaf biomass:leaf area ratio, increasing photosynthetic capacity but decreasing biomass requirements. As Saltmarsh et al. (2006) reported leaf removal rates in cut-sedge were slower than those of reed; however, its adapted leaves increased their functioning period over time, thereby enhancing its metabolic functioning during prolonged drought.

#### *4.1.3. Plant responses to environmental factors*

Air temperature and PAR are controlling factors of CO<sub>2</sub> assimilation rates. Han et al. (2012) showed that daily CAR increased with PAR at low to intermediate levels of PAR, but when PAR exceeded the light saturation point, CAR declined. This decline indicates a decrease in light use efficiency when photosynthetic photon flux density increases because of PAR saturation in the canopy (Arain and Restrepo-Coupe, 2005). We have no evidence of CAR decline or inhibition. Under water stress the plant reduces stomatal conductance and gas exchange is limited, hence less CO<sub>2</sub> is present inside the cells. A high number of photons is required to activate the photosynthetic apparatus due to the lack of substrate (CO<sub>2</sub>) in PSII decreasing the quantum efficiency and P<sub>max</sub>. Both species showed lower quantum efficiency under water stress; however, our recorded quantum efficiencies were higher than those given by Schulze et al. (2005) for dry ecosystems. This could produce a decrease in CO<sub>2</sub> assimilation rate if PAR decreased, a limiting factor that seldom occurs in this semi-arid climate. Comparing both species, drought effects were higher in reed than in cut-sedge (Table 1). The decrease in  $\Phi$  and P<sub>max</sub> were higher and more significant in reed than in cut-sedge. In reed, this drought effect resulted in a decreased photosynthetic rate. However, cut-sedge, even showing a decrease in  $\Phi$  and P<sub>max</sub>, increased its photosynthetic capacity (Table 1), thus adapting to long-term water deficit.

Furthermore, there is an increase in CAR as air temperature increases. Populations growing in colder Northern climates appear to be more photosynthetically limited through lower maximum CAR, lower apparent quantum efficiencies, and to some extent higher respiration rates, than those growing in warmer southerly sites (Lessmann et al., 2001). In both species, we found a stronger relationship between CAR and air temperature in D than in F. Besides, when air temperature increased, CAR increased more quickly in the D site than in the F area.

### 4.2. Sediment responses to drought

#### *4.2.1. Soil respiration rates and responses to environmental factors*

Carbon dioxide efflux show marked spatial and seasonal variation (Fig. 3.2.1.1.2). Seasonal variations are correlated to soil temperature and soil moisture fluctuations (Oechel et al. 1993). We also found seasonal fit in both studies areas, highest emissions were in summer as occurred in other studies (Rychlik and Dabrowska-Zielinska 2011). Our results in dry areas are similar, comparing

submerged area, to other authors (Bonal et al. 2008; Epron et al. 2004; Salimion et al. 2004; Fig. 3.2.1.1.2 – 3.2.1.1.3). Respiration is the sum of various respiration components in the ecosystems (roots, litter decomposition, soil microorganism and aboveground biomass). The functioning of these components depends on processes that are differently influenced by environmental conditions and whose response to environmental changes might be asynchronous, and thus probably displaying different seasonal patterns (Bonal et al. 2008).

Except for the winter and spring month during which the moisture content does not change much, high soil temperature coincides with low moisture content in our dry area Thierron and Laudelout (1996) did not find a significant correlation of the CO<sub>2</sub> efflux with the moisture content of the soil, in agreement with Laudelout (1993) for these soils and several other authors (Lessard et al. 1994; Castelle and Galloway 1990), conclusions consistent with our results (Fig. 3.2.3.2). We found soil moisture controlled respiration depend on the level of SWC. A great increased in soil moisture may inhibited soil respiration as occurred in F area (Fig. 3.2.3.2). Water table levels can have important effects on CO<sub>2</sub> emissions form peatlands because saturated soils limit the diffusion of atmospheric oxygen into the peat, limiting microbial activity and decomposition rates (Clymo 1983). Ecosystem respiration increases with lower water table level and drier soil conditions (Oechel et al. 1993; 1995). The lowering of water tables resulted in an increase in carbon dioxide effluxes. Thus, CO<sub>2</sub> emissions were low when the water table was above the soil surface, and rates were lowest at the deepest water depths. Carbon dioxide emissions doubled the water table dropped from just above to just below the soil surface, further lowering of the water table had little additional affect on CO<sub>2</sub> emission rates (Chimner and Cooper, 2003). Dry conditions, however, cannot sustain increased carbon dioxide production and emissions as decomposition is highest at intermediate moisture level (Skopp et al. 1990). At low moisture level the rate of diffusion of substrates to microbes is reduced due to the removal of water films between the organic particles (Stark and Firestone 1995).

Temperature and soil respiration varies among sites, but a logarithmic relationship is often reported (Singh and Gupta 1977; Fig. 3.2.3.1). Warmer soil temperatures provide better conditions for decomposing microorganisms, speed chemical reactions, and result in higher rates of gas production (McKenzie et al. 1998). Large stocks of carbon in northern Canadian wetlands may be particularly vulnerable as respiration may increase through enhanced decomposition from these



drier and warmer conditions (e.g. Armentano and Menges 1986, Oberbauer et al. 1992). In turn, this could lead to higher levels of atmospheric CO<sub>2</sub>. Schleser (1982) argued that R<sub>10</sub> value of soil respiration was higher at low than at high temperatures, indicating that temperature increases in northern latitudes would have greater impacts on soil respiration rates than would similar changes in warmer climates.

If temperature changes occur, and if they are translated into higher soil temperatures, then we can expect increases in soil respiration rates due to the increased temperatures, all other factors being equal. However, because precipitation patterns are also expected to change, the specific effects of predicted temperature changes on soil respiration rates will require more detailed analysis.

Global warming has well been documented to stimulate both ecosystem C uptake and release across various terrestrial biomes (Rustad et al. 2001; Melillo et al 2002; Shaw et al. 2002; Peñuelas et al 2004; Welker et al. 2004; Wan et al. 2005). It is assumed that terrestrial ecosystems may act as a net C source under global warming scenarios because of the higher temperature sensitivity of ecosystem C release (auto- and heterotrophic respiration) than C uptake (plant photosynthesis, plant growth and NPP) (Oechel et al. 1993; Kirschbaum 1995; Illeris et al. 2004). However, this assumption has been widely debated, partly because of the ecosystem-specific responses and intra- and interannual variability of the responses (Smith & Shugart 1993; Peñuelas et al. 2004; Corradi et al. 2005).

#### *4.2.2. Root respiration*

Moore (1986), Schlesinger (1977) and Raich and Nadelhoffer (1989) indicate a tight linkage between plant productivity and soil respiration, which is expected because primary production provides the organic fuel that drives soil metabolic activity. Although most studies deal with estimates made during the middle growing season, some studies also contrasted growing versus dormant season root respiration (Edwards 1991; Rochette and Flanagan 1997). These studies found much lower root respiration during the dormant season. Root respiration is dependent on short term changes in the supply of carbohydrates from plant shoots (Huck et al (1962); Osman (1971)), and Johnson-Flanagan and Owens (1986) have shown that root respiration is also controlled by morphological and internal metabolic changes. We studied a completed growing period in both species appearing biomass increased coinciding with root respiration increased (Fig. 3.2.1.2.1-3.2.1.2.2). Same results found other

authors; Hanson et al. (1993) provide evidence which shows that the contribution of roots to soil respiration can change dramatically throughout an annual cycle in conjunction with CO<sub>2</sub> evolution associated with root construction cost.

Changes in the structure or species composition of plant communities, soil chemical and physical properties, soil microclimate, precipitation chemistry, and global climate may all affect rates of soil respiration. (Raich and Schlesinger 1992). Changes in precipitation may have an even greater effect on ecosystem C fluxes than the singular effect of rising CO<sub>2</sub> or temperature (Weltzin et al. 2003; Potts et al. 2006) because water availability dominates impacts on plant growth and net ecosystem productivity (Fang et al 2001; Weltzin et al. 2003). Elevated temperature could stimulate evaporation and plant transpiration, leading to increases water loss from soil (Harte et al. 1995; Wan et al. 2002). Unless there is increased soil wetting, lower soil water availability associated with global warming will exacerbate water limitations in arid and semiarid ecosystem, counteracting any potential direct positive temperature effects on plant growth and NPP.

Moreover, most studies indicate that live root respiration contributes 30-70 % of the total soil respiration (Schlesinger 1977); Hanson et al. (2000) considered a 45.8% of total soil respiration, similar to our estimates.

We tested that reed root presented higher CO<sub>2</sub> emission than cutsedge root, considering how environmental factors affect plant growth and distribution, thus, root respiration, we may concluded that the cutsedge disappearance due to drought and pollutants, increasing reed presence could increase CO<sub>2</sub> fluxes in our ecosystem.

Further analysis of the relationship between soil respiration and plant productivity within specific vegetation types can provide much-needed insight into belowground carbon cycling processes.

### **5. Overall considerations**

Natural systems have been profoundly transformed by human activities since the nineteenth century, but over the last three decades these changes are occurring at an unprecedented rate. Fundamental questions evolutionary ecologists should consider in the context of global change include how plant species will respond to these new and complex environmental scenarios, and what mechanisms will be involved in the process (Parmesan, 2006). Phenotypic plasticity is a proposed mechanism by which plant species may persist when faced with these rapid environmental changes

(Valladares et al., 2007), that is, the capacity of a given genotype to express different phenotypes under different environmental conditions (Pigliucci, 2001). Phenotypic plasticity is a trait in itself and is, therefore, subjected to evolution by natural selection or other evolutionary mechanisms (Pigliucci and Byrd, 1998). If there is genetic variation for plasticity of functional traits (genotype by environment interaction), and a response results in a certain fitness advantage, then phenotypic plasticity can evolve by natural selection (Pigliucci, 2001). Phenotypic plasticity may be one of the main responses of plant populations to global change in the short term. Moreover, if genetic variation exists for adaptive phenotypic plasticity in natural plant populations, the evolution of phenotypic plasticity may ultimately play a major role in the successful response of plants to global change (Matesanz et al., 2010).

Plants exhibit a remarkable capacity to adjust their morphology, physiology, and reproduction to a particular set of environmental conditions by means of phenotypic plasticity. Many studies have documented morphological and physiological plastic responses to components of environmental change such as drought (Aspelmeier and Leuschner, 2004; Bell and Sultan, 1999). These plastic responses range from changes at the leaf level, such as adjustments in stomatal conductance or increased water-use efficiency, to whole-plant responses, including changes in growth patterns or biomass allocation, and may be beneficial for plant performance in stressful and/or changing environments, reducing the fitness consequences of anthropogenic environmental change (Hendry et al., 2008). We also found these plastic responses in *P. australis*, enabling reed to grow in dry areas too, and thus having a broad niche ranging from dry seldom submerged soils to permanently flooded areas. Although the mere observation of plant plastic responses to a given environment does not necessarily mean that this is an adaptive trait (Kleunen and Fischer, 2005), if plants achieve greater fitness in the new environment – or maintain fitness in a stressful environment- as a consequence of plasticity, then plasticity is adaptive. These changes in plasticity may alter phenotypes without genetic change in the population (Strauss et al., 2006). We observed that *C. mariscus* was to be found in permanently stressful environments, and hence adaptive plasticity takes place. However, cut-sedge did not experience a decrease in total leaf area or leaf number in dry areas. Trends in CO<sub>2</sub> assimilation rates and stomatal conductance in cut-sedge differed greatly from those in reed, being even higher under water stress conditions (Table 1).

Regarding LAI, biomass increased more slowly in cut-sedge in water deficit conditions than in non-limited water conditions. Cut-sedge plants increased LAI by producing thinner leaves under water stress. On increasing LAI, photosynthetic activity is enhanced and this enabled *C. mariscus* to maintain similar growth and metabolic activity in any water regime, stressed or not. Cut-sedge plants growing in this wetland have been affected by water stress during prolonged time period (years) and have been able to cope with permanent stress conditions.

Our knowledge about how drought affects plants has increased in recent years. Our results suggest that under prolonged stress conditions, plants could respond by exhibiting different behavior to that expected before. This knowledge can shed light on climate change responses in plants, some of which are related to long-term water stress. Our results suggested that under short-term stress conditions, some species do not show physiological tolerance, but these responses appear under long-term stress conditions. To our knowledge, these are the first results regarding long-term drought effects on plant populations. Further experiments on exposure to long-term stress are required to increase our knowledge of the mechanisms underlying this tolerance.

## **11. BIBLIOGRAFÍA**



- Adams, D.F., Farwell, S.O., Robinson, E., Pack, M.R. & Bamesberger, W.H. (1981), Biogenic sulfur source strengths. *Environmental Science & Technology*, 15: 1493-1498.
- Alm, J., Schulman, L., Walden, J., Nykänen, H., Martikainen, P. J., & Silvola, J. (1999), Carbon balance of a boreal bog during a year with an exceptionally dry summer. *Ecology*, 80: 161-174.
- Álvarez-Cobelas, M. & Cirujano, S. (1996), *Las Tablas de Daimiel: ecología acuática y sociedad*. Ministerio de Medioambiente. Madrid.
- Álvarez-Cobelas, M. & Verdugo, M. (1996), Climatología. En Álvarez-Cobelas, M. & S. Cirujano (eds.), *Las tablas de Daimiel. Ecología acuática y sociedad*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid. P. 47-56.
- Álvarez-Cobelas, M., Cirujano, S. & Sánchez-Carrillo, S. (2001), Hydrological and botanical man-made changes in the Spanish wetland of Las Tablas de Daimiel. *Biological Conservation*, 97: 89-98.
- Álvarez-Cobelas, M., Sánchez-Carrillo, S., Cirujano, S. & Angeler, D.G (2010), A story of the wetland water quality deterioration: salinization, pollution, eutrophication and siltation. In Sanchez-Carrillo, S. & D.G. Angeler (Eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel. Wetlands: Ecology, Conservation and Management. Vol 2. 1<sup>st</sup> Edition*. Springer.p. 109-133.
- Anderson, J.M. (1973), Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *Journal of Applied Ecology*, 10: 361-378.
- Anderson, M.G., & Idso, S.B. (1987),. Surface geometry and stomatal conductance effects on evaporation from aquatic macrophytes. *Water Resources Research*, 23: 1037-1042.
- Armentano, T.V. (1980), Drainage of organic soils as a factor in the world carbon cycle. *Bioscience*, 30: 825-830.
- Arneth, A., Kurbatova, J., Kolle, O., Shibistova, O.B., Lloyd, J., Vygotskaya, N.N. & Schulze, E.D. (2002), Comparative ecosystem-atmosphere exchange of energy and mass in a European Russian and central Siberian bog II. Interseasonal and interannual variability of CO<sub>2</sub> fluxes. *Tellus*, 54B: 514-530.
- Asaeda, T. & Karunaratne, S. (2000), Dynamic modelling of the growth of *Phragmites australis*: model description. *Aquatic Botany* 67: 301-318.

- Asaeda, T., Nam, L.H., Hietz, P., Tanaka, N. & Karunaratne, S. (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.
- Aspelmeier, S. & Leuschner, C. (2004), Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula*): leaf water status and carbon gain. *Tree Physiology*, 24: 517–528.
- Aurela, M., Laurila, T., & Tuovinen, J.P. (2004), The timing of snow melt controls the annual CO<sub>2</sub> balance in a subarctic fen. *Geophysical Research Letters*, 31: L16119.
- Aurela, M., Riutta, T., Laurila, T., Tuovinen, J.P., Vesala, T., Tuittila, E.S., Rinne, J., Haapanala, S., & Laine, J. (2007), CO<sub>2</sub> exchange of a sedge fen in Southern Finland—the impact of a drought period. *Tellus B*, 59: 826-837.
- Barbier, E.B., Acreman, M., & Knowler, D. (1997), *Economic valuation of wetlands: a guide for policy makers and planners*. Gland, Switzerland: Ramsar Convention Bureau.
- Bart, D. & Hartman, J. (2000), Environmental determinants of *Phragmites Australis* expansion in a New Jersey Salt marsh: an experimental approach. *Oikos*, 89: 59-69.
- Bell, D.L. & Sultan, S.E. (1999), Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *polygonum*: a comparative study. *American Journal of Botany*, 86: 807–819.
- Bellisario, L.M., Bubier, J.L., Moore, T.R. & Chanton, J.P. (1999), Controls on CH<sub>4</sub> emissions from a northern peatland. *Global and Biogeochemical Cycles*, 13: 81-91.
- Björk, S. (1967), Ecology investigations of *Phragmites communis*. *Folia Limnol. Scand.* 14: 1-241.
- Bodensteiner, L. & Gabriel, A. (2003), Response of mid-water common reed stands to water level variations and winter conditions in Lake Poygan, Wisconsin, USA. *Aquatic Botany*, 76: 49-64.
- Bolin, B. & Sukumar, R. (2000), Global perspective. In *Land Use, Land-use Change and Forestry*. R.T. Watson, I.R. Noble, B. Bolin, N.H. Ravindranath, D.J. Verardo and D.J. Dokken (eds) A Special Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 23-51.
- Bolton, J.R., & Hall, D.O. (1991), The maximum efficiency of photosynthesis. *Photochemistry and Photobiology*, 53: 545-548.



- Boone, J., Furbish, E. & Tumer, K. (1987), Control of *Phragmites communis*: results of burning, cutting and covering with plastic in a North Carolina salt marsh. Technical Report No. 41, Athens, National Park Service, Cooperative Park Studies Unit.
- Boone, R.D., Nadelhoffer, K.J., Canary, J.D., & Kaye, J.P. (1998), Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396: 570-572.
- Bramryd, T. (1980), Effects on the carbon cycle due to human impact on forest ecosystems. In *Biogeochemistry of Ancient and Modern Environments* (pp. 405-412). Springer Berlin Heidelberg.
- Breternitz, D.A., Robinson, C.K. & Gross, G.T. (1986), Dolores archeological program: final synthetic report. U.S. Department of the Interior, Bureau of reclamation, Denver, CO, USA.
- Bridgham, S.D., Johnston, C.A, Pastor, P. & Updegraff, K. (1995), Potential feedbacks of northern wetlands on climate change. *BioScience*, 45: 262-274.
- Brix, H. (1999), The European research project on reed die-back and progression (EUREED). *Limnologica*, 29: 5-10.
- Brix, H., Sorrell, B.K. & Lorenzen, B. (2001), Are *Phragmites*-dominated wetlands a net source or net sink of greenhouse gases? *Aquatic Botany*, 69: 313-324.
- Bruland, G.L., & Richardson, C.J. (2005), Spatial variability of soil properties in created, restored, and paired natural wetlands. *Soil Science Society of America Journal*, 69: 273-284.
- Bubier, J.L. & Moore, T.R. (1994), An ecological perspective on methane emissions from northern wetlands. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 460-464.
- Bubier, J.L. (1995), The relationship of vegetation to methane emission and hydrochemical gradients in northern peatlands. *Journal of Ecology*, 83: 403-420.
- Bubier, J.L., Moore, T.R., Bellisario, L. & Comer, N.T (1995), Ecological controls on CH<sub>4</sub> emissions from a northern peatland complex in the zone of discontinuous permafrost, Manitoba, Canada. *Global and Biogeochemical Cycles*, 9: 455-470.
- Bubier, J. L., Bhatia, G., Moore, T.R., Roulet, N.T., & Lafleur, P.M. (2003), Spatial and temporal variability in growing-season net ecosystem carbon dioxide exchange at a large peatland in Ontario, Canada. *Ecosystems*, 6: 353-367.

- Buck, E.L. (1995), Selected environmental factors and the Spreads of *Phragmites australis*. Unpub. Honors Thesis. New London, Connecticut College. 67 pp.
- Buresh, R.J., Casselman, M.E. & Patrick, W.H. (1980), Nitrogen fixation in flooded soil systems, a review. *Advances in Agronomy*, 33: 149-192.
- Castelle, A.J. & Galloway, J.N. (1990), Carbon dioxide dynamics in acid forest soils in Shenandoah National Park, Virginia. *Soil Science Society of America Journal*, 54: 252-257.
- Chapin III, F.S., Woodwell, G.M., Randerson, J.T., Rastetter, E.B., Lovett, G.M., Baldocchi, D.D., Clark, D.A., Harmon, M.E., Schimel, D.S., Valentini, R., Wirth, C., Aber, J.D., Cole, J.J., Goulden, M.L., Harden, J.W., Heimann, M., Howarth, R.W., Matson, P.A., Mcguire, A.D., Melillo, J.M., Mooney, H.A., Neff, J.C., Houghton, R.A., Pace, M.L., Ryan, M.G., Running, S.W., Sala, O.E., Schlesinger, W.H. & Schulze E.D. (2006), Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, 9: 1041-1050.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osorio, M.L., Carvalho, I., Faria, T., & Pinheiro, C. (2002), How plants cope with water stress in the field photosynthesis and growth. *Annual Botany*, 8: 907-916.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., & Pereira, J.S. (2003), Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- Chiang, C., Craft, C.B., Rogers, D.W. & Richardson, C.J., (2000), Effects of 4 years of nitrogen and phosphorus additions on Everglades plant communities. *Aquatic Botany*, 68: 61-78.
- Cirujano, S. (1990), Flora y vegetación de las lagunas y humedales de la provincia de Albacete. *Ins. Estud. Albacetenses. Ser. I, Ensayos Históricos y Científicos*, 52.
- Cirujano, S. & Medina, L. (2002), Las plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla-La Mancha. *Junta de Comunidades de Castilla - La Mancha - CSIC*, 340 pp.
- Cirujano, S., Álvarez-Cobelas, M. & Sanchez-Andrés, R. (2010), Macrophyte ecology and sites longterm dynamics. In Sanchez-Carrillo, S. & D.G. Angeler (Eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel. Wetlands: Ecology, Conservation and Management. Vol 2. 1<sup>st</sup> Edition. Springer*.pp. 175-168.

- Clevering, O.A., Brix, H. & Lukavska, J. (2001), Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 69: 89–108.
- Clymo, R.S. (1983), Peat Mires: Swamp, Bog, Fen, and Moores. (Ed. by A. J. P. Gore), pp. 159-224. Elsevier, Amsterdam.
- Conway, V.M. (1936), Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R. Br. I. Structure and development. *New Phytologist*, 35: 177-205.
- Conway, V.M. (1937), Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R. Br. II. The aeration of the subterranean parts of the plants. *New Phytologist*, 36: 359-380.
- Conway, V.M. (1938), Studies in the autoecology of *Cladium Mariscus* R.BR. Part. V. The distribution of the species. *New Phytologist*, 37: 312-328.
- Conway, V.M. (1938a), Studies in the autoecology of *Cladium mariscus* R. Br. III. Growth rates of the leaves. *New Phytologist*, 37: 254-278.
- Conway, V.M. (1940), Aeration and plant growth in wet soils. *The botanical Review*, 6: 149-163.
- Conway, V.M. (1942), Biological flora of the British Isles: *Cladium* P. Br. *Journal of Ecology*, 30: 211-216.
- Corradi, C., Kollé, O., Walter, K., Zimov, S.A. & Schulze, E.D. (2005), Carbon dioxide and methane exchange of a north-east Siberian tussock tundra. *Global Climate Biology*, 11: 1910-1925.
- Cronk, J.K., & Fennessy, M.S. (2001), *Wetland plants: biology and ecology*. CRC press.
- Davis, A.N. & Briggs, T.L. (1986), Dispersion patterns of aerial shoots of the common marsh reed *Phragmites australis* (Poaceae). *Rhodora*, 88: 325-330.
- Devillez, F. & Iserentant, R. (1981), Influence du climat et des conditions mésologiques sur la croissance et le développement de *Cladium mariscus* (L.). *Pohl. Coll. Phytosociol*, 10, 85-113.
- Donner, L. & Ramanathan, V. (1980), Methane and nitrous oxide: their effect on the terrestrial climate. *Journal of Atmospheric Science*, 37: 119-124.
- Dore, M.H.I. (2005), Climatic change and changes in global precipitation patterns: what do we know? *Environmental International*, 31: 1167-1181.

- Drude, O. (1896), Deutschlands pflanzengeographie. J. Engelhorn.
- Duarte, M.M., & Diefenbach, C.O. (1994), Microdistribution and abundance of freshwater mussels (*Mollusca: Unionacea* and *Corbiculacea*) in Suzana lake, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 29: 233-250.
- Dykyjová, D. & Hradecká, D. (1976), Production ecology of *Phragmites communis* I. Relations of two ecotypes to microclimate and nutrient conditions of habitat. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 11: 23–61.
- Dykyjová, D., & Kvet, J. (Eds.). (1978), Pond littoral ecosystems: Structure and functioning: Methods and results of quantitative ecosystem research in the Czechoslovakian IBP wetland project. Springer-Verlag.
- Ehleringer, J. & Pearcy, R.W. (1983), Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C3 and C4 plants. *Plant Physiology*, 73: 555-559.
- Emanuel W.R., Shugart H.H., Stevenson M.P. (1985), Climatic-change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystems complexes. *Climatic Change*, 7: 29-43.
- Fang, J.Y., Piao, S.L., Tang, Z.Y., Peng, C.H. & Yi, W. (2001), Interannual variability in net primary production and precipitation. *Science*, 293: 1723-1723.
- Fiala, K., (1976), Under ground organs of *Phragmites communis*, their growth, biomass and net production. *Folia Geobot. Phytotaxon.* 11: 225–259.
- Field, C.B., Ball, J.T. & Berry, J.A. (1998), Photosynthesis: principles and field techniques. In: Pearcy, R.W., Ehlinger, J., Mooney, H.A. and Hundel, P.W. (Eds.), *Plant physiological ecology*. Field methods and instrumentation. Chapman & Hall, London, pp. 209-253.
- Finlayson, C.M., & Moser, M. (1991), *Wetlands: A Global Perspective*. Facts on File. Oxford.
- Francez, A.J. & Vasander, H. (1995), Peat accumulation and peat decomposition after human disturbance in French and Finnish mires. *Acta Oecologica*, 16: 599-608.
- Franzluebbers, K., Franzluebbers, A.J. & Jawson, M.D. (2002), Environmental controls on soil and whole-ecosystem respiration from a tallgrass prairie. *Soil Science Society of America Journal*, 66: 254-262.

- Freitag, H., Ferguson, P.R., Dubois, K., Hayford, E.K., von Vordzogbe, V. & Veizer, J. (2008), Water and carbon fluxes from savannah ecosystems of the Volta River watershed, West Africa. *Global and Planetary Change*, 61: 3-14.
- Freyer, H.D. (1979), Atmospheric cycles of trace gases containing carbon. *The Global Carbon Cycle*. (Ed. By B. Bolin, E. T. Degenc, S. Kemp & P. Ketner), pp. 101-128. Wiley, Chichester.
- Bramryd, T. (1980). The role of peatlands for the global carbon dioxide balance. *Proceedings of the Sixth International Peat Congress*, pp. 9- 1 1. Duluth, Minnesota.
- Frolking, S., Bubier, J.L., Moore, T.R., Ball, T., Bellsario, L.M., Bhardwaj, A., Carroll, P., Crill, P., Lafleur, P.M., McCaughey, H.M., Roulet, N.T., Suyker, A.E., Verma, S.B., Waddington, J.M. & Whiting, G.J. (1998), Relationship between ecosystem productivity and photosynthetically-active radiation for northern peatlands. *Global and Biogeochemical Cycles*, 12: 115-126.
- Fung, I.Y., Doney, S.C., Lindsay, K. & John, J (2005), Evolution of carbon sinks in a changing climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 11201-11206.
- Gainey, P.L. (1919), Parallel formation of carbon dioxide, ammonia and nitrate in soil. *Soil Science*, 7: 293-311.
- Galatowitsch, S., Anderson, M., & Ascher, P.D. (1999), Invasiveness in wetlands plants in temperate North America. *Wetlands*, 19:733-755.
- Garret, H.E. & Cox, G.S. (1973), Carbon dioxide evolution from the floor of an oak-hickory forest. *Soil Science Society of America Proceeds*, 37: 641-644.
- Godwin, H., & Tansley, A.G. (1929), *The vegetation of Wicken Fen*. Bowes & Bowes.
- Godwin, H. (1931), *Studies in the ecology of Wicken Fen. Part I*. *The Journal of Ecology*, 449-473
- Godwin, H. & Bharucha, F.R. (1932), *Studies in the ecology of Wicken Fen. Part II*. *The Journal of Ecology*, 157-191.
- Goossens, M., & Devillez, F. (1973), *Ecologie de la germination chez Cladium mariscus (L.) Pohl: les besoins pregerminatifs et les exigences de l'incubation*. *Bulletin de la Classe des Sciences Academie Royale de Belgique*, 59 : 257-280.

- Gorai, M. (2009), Effects of salinity and hypoxia on physiological behaviour of the common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud), PhD Thesis, Tunis El Manar University, Faculty of Sciences of Tunis, Tunisia.
- Gorai, M., Ennajeh, M. & Neffati, M. (2010), Combined effect of NaCl- salinity and hypoxia on growth, photosynthesis, water relations and solute accumulation in *Phragmites australis* plants. *Flora*, 205: 462-470.
- Gorham, E. (1991), Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming, *Ecological Applications*, 1: 182-195.
- Granéli, W. (1989), Influence of standing litter on shoot production in reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquatic Botany*, 35: 99-109.
- Grevilliot, F., Krebs, L. & Muller, S. (1998), Comparative importance and interference of hydrological conditions and soil nutrient gradients in floristic biodiversity in flood meadows. *Biodiversity Conservation*, 7: 1495-1520.
- Griffis, T.J., Rouse, W.R. & Waddington, J.M. (2000), Interannual variability of net ecosystem exchange at a subarctic fen. *Global and Biogeochemical Cycles*, 14: 1109-1121.
- Groisman, P.Y., Knight, R.W., Easterling, D.R., Karl, T.R., Hegerl, G.C. & Razuvaev, V.N. (2005), Trends in intense precipitation in the climate record. *Journal of Climate*, 18: 1326-1350.
- Hammer, U.T. (1986), *Saline lakes ecosystems of the World*. Monographic Biologicae vol. 59. Dr. Junk Publishers.
- Hanson, P.J., Wullschleger, S.D., Bohlman, S.A., & Todd, D.E. (1993), Seasonal and topographic patterns of forest floor CO<sub>2</sub> efflux from an upland oak forest. *Tree Physiology*, 13: 1-15.
- Hanson, P.J., Edwards, N.T., Garten, C.T. & Andrews, J.A. (2000), Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48: 115-146.
- Haraszty, Á. (1931), *Anatómiai és élettani vizsgálatok a Phragmitesen. (Anatomische und physiologische Analysen an Phragmites.)* Bölcsészeti doktori értekezés. Budapesti Pázmány Péter Tudományegyetem, TihanyiBiológiai Kutató Intézet.

- Harte, J., Torn, M.S., Chang, F.R., Feifarek, B., Kinzig, A.P., Shaw, R. & Shen, K. (1995), Climate warming and soil microclimate: results from a meadow-warming experiment. *Ecological Applications*, 5: 132-150.
- Haslam, S.M. (1969), The development of shoots in *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany*, 33: 695-709.
- Haslam, S.M. (1969a), Stem types of *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany*, 33: 127-131.
- Haslam, S.M. (1969b), The development and emergence of buds in *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany* 33: 289-301.
- Haslam, S.M. (1970), The performance of *Phragmites communis* in relation to water. *Annals of Botany (London)* 34: 867-877.
- Haslam, S.M. (1971), Community regulation in *Phragmites communis* Trin. I. Monodominant stands. *Journal of Ecology*, 59: 65-73.
- Haslam, S.M. (1972), Biological flora of the British Isles. *Phragmites communis* Trin. *Journal of Ecology*, 60: 585-610.
- Haslam, S.M. (1973), Some aspects of the life history and autecology of *Phragmites communis* Trin.: a review. *Polskie Arch. Hydrobiol*, 20: 79-100.
- Hauber, D.P., White, D.A., Powers, S.P., & DeFrancesch, F.R. (1991), Isozyme variation and correspondence with unusual infrared reflectance patterns in *Phragmites australis* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 178: 1-8.
- Hejny, S. (1971), The dynamic characteristic of littoral vegetation with respect to changes of water level. *Hidrobiologia (Bucaresti)*, 12: 71-85.
- Hendry, A.P., Farrugia, T.J. & Kinnison, M.T. (2008), Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*, 17: 20-29.
- Ho, Y.B. (1979), Shoot development and production studies of *Phragmites australis* (CAV.) Trin. Ex. Steudel in Scottish Lochs. *Hydrobiologia*, 64: 215-222.
- Ho, Y.B. (1980), Development of foliage structure in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel stands in Scottish lochs. *Hydrobiologia*, 70: 159-164.

- Hogg, E.H., Lieffers, V.J. & Wein, W.R. (1992), Potential carbon losses from peat profiles: effects of temperature, drought cycles, and fire. *Ecological Applications*, 2: 298-306.
- Hopfensperger, K.N., Engelhardt, K.A., & Seagle, S.W. (2006), The use of case studies in establishing feasibility for wetland restoration. *Restoration Ecology*, 14: 578-586.
- Howarth, W.R., Pregitzer, K.S. & Paul, E.A. (1994), 14C allocation in tree-soil systems. *Tree Physiology*, 14: 1163-1176.
- Hsiao, T.C. & Xu, L.,-K. (2000), Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*, 51: 1595-1616.
- Humphries, P. & Baldwin, P. (2003), Drought and aquatic ecosystems: an introduction. *Freshwater Biology*, 48: 1141-1146.
- Hürlimann, H. (1951), Zur Lebensgeschichte des Schilfs and den Ufern der Schweizer Seen. *Bei. geobot. Landesaufn. Schweiz*, 30: 1-232.
- Hutchings, M.J. (1997), The structure of plant populations. Plant litter quality and decomposition: a historical overview. In: M.J. Crawley (ed). *Plant Ecology*, 325-358. Blackwell Science, Oxford.
- Illeris, L., Christensen, T.R. & Mastepanov, M (2004), Moisture effects on temperature sensitivity of CO<sub>2</sub> exchange in a subarctic heath ecosystem. *Biogeochemistry*, 70: 317-330.
- Johnson-Flanagan, A.M. & Owens, J.N. (1986), Root respiration in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seedlings on relation to morphology and environment. *Plant Physiology*, 81: 21-25.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994), Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 373-386.
- Kadlec, R.H., & Knight, R.L. (1996), *Treatment wetlands*. CRC. Press LLC
- Käki, T., Ojala, A., & Kankaala, P. (2001), Diel variation in methane emissions from stands of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. and *Typha latifolia* L. in a boreal lake, *Aquatic Botany*, 71: 259-271.
- Kameli, A. & Lösel, D.M. (1996), Growth and sugar accumulation in durum wheat plants under water stress. *New Phytology*, 132:57-62.



- Kane, M.E. & Gross, G.T. (1986), Anasazi communities of Dolores: early Anasazi sites in the Sagenhen Flats area. Report to the U.S. Department of Interior, Denver, CO, USA.
- Kankaala, P., Käksi, T., Mäkelä, S., Ojala, A., Pajunen, H., & Arvola, L. (2005), Methane efflux in relation to plant biomass and sediment characteristics in stands of three common emergent macrophytes in boreal mesotrophic lakes, *Glob. Change Biology*, 11: 145-153.
- Karunaratne, S., Asaeda, T. & Yutani, K. (2003), Growth performance of *Phragmites australis* in Japan: influence of geographic gradient. *Environmental and Experimental Botany*, 50: 51–66.
- Kätterer T, Reichstein, M., Andren, O. & Lomander, A. (1998), Temperature dependence of organic matter decomposition: A critical review using data literature data analyzed with different models. *Biology and Fertility of Soils*, 27: 258-262.
- Kauppi, P., Selkäinaho, J. & Puttonen, P. (1983), A method for estimating above-ground biomass in *Phragmites* stands. *Annals of Botany Fennici*, 20: 51-55.
- Keddy, P.A. (2005), *Wetland ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kirschbaum, M.U.F. (1995), The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 753-760.
- van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005), Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytology*, 166: 49–60.
- Kohl, J-G., Woitke, P., Kühl, H., Dewender, M. & König, G. (1998), Seasonal changes in dissolved amino acids and sugar in basal culm internodes as physiological indicators of the C/N balance of *Phragmites australis* at littoral sites of different trophic status. *Aquatic Botany*, 60: 221–240.
- Ksenofontova, T. (1988), Morphology, production and mineral contents in *Phragmites australis* in different waterbodies of the Estonian SSR. *Folia Geobot. Phytotax.* 23: 17-43.
- Kufel, L., & Kufel, I. (2002), *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes—a review. *Aquatic Botany*, 72: 249-260.
- Kutílek, M. (2011), Soils and climate change. *Soil and Tillage Research*, 117: 1-7.

- Lafleur, P.M., McCaughey, J.H., Joiner, D.W., Bartlett, P.A. & Jelinski, D.E. (1997), Seasonal trends in energy, water, and carbon dioxide at a northern boreal wetland. *Journal of Geophysical Research*, 102: 29009-29020.
- Lafleur, P.M., Roulet, N.T., Bubier, J.L., Frolking, S. & Moore, T.R. (2003), Interannual variability in the peatland-atmosphere carbon dioxide exchange at an ombrotrophic bog. *Global Biogeochemical Cycles*, 17: 1036.
- Lai, L., Zhao, X., Jiang, L., Wang, Y., Luo, L., Zheng, Y., & Rimmington, G. M. (2012), Soil Respiration in Different Agricultural and Natural Ecosystems in an Arid Region. *PLoS one*, 7(10), e48011.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L (1998), *Plant physiological ecology*. Springer.
- Laudelout, H. (1993), Chemical and microbiological effects of soil liming in a broad-leaved forest ecosystem. *Biogeochemistry*. 27: 1-21.
- Leith, J.H., & Reynolds, J.F. (1987), The non-rectangular hyperbola as a photosynthetic light response model: geometrical interpretation and estimation of the parameter *h*. *Photosynthetica*, 21: 363-366.
- Lessard, R., Rochette, R., Topp, E. & Pattey, E. (1994), Methane and carbon dioxide fluxes from poorly drained adjacent cultivated and forest sites. *Canadian Journal of Soil Science*, 74: 139-146.
- Lessmann, J.M., Brix, H., Bauer, V., Clevering, O.A. & Comin, F.A. (2001), Effect of climatic gradients on the photosynthetic responses of four *Phragmites australis* populations. *Aquatic Botany*, 69: 109-126.
- Lindroth, A., Lund, M., Nilsson, M., Aurela, M., Christensen, T.R., Laurila, T. & Vesala, T. (2007), Environmental controls on the CO<sub>2</sub> exchange in north European mires. *Tellus B*, 59: 812-825.
- Linthurst, R.A. & Reimold, R.J. (1978), Estimated net aerial primary productivity for selected estuarine angiosperms in Maine, Delaware and Georgia. *Ecology*, 59: 945-955.
- Lloyd, J. & Taylor, J.A. (1994), On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8: 315-323.
- Lloyd, J., Francey, R.J., Arneeth, S.A., Bauer, G., McSeveny, T.M., Reibmann, C., Valentini, R. & Schulze, E.D. (2001), Boundary layer budgets and regional flux estimates for CO<sub>2</sub>,

- its carbon and oxygen isotopes and for water vapour above a forest/bog mosaic in Central Siberia. *Journal of Geophysical Research*, 104: 6647-6660.
- Lovelock, J.E. (1992), A numerical model for biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 338: 383-391.
- Lovett, G.M., Cole, J.J., & Pace, M.L. (2006), Is net ecosystem production equal to ecosystem carbon accumulation?. *Ecosystems*, 9: 152-155.
- Matthews, E., & Fung, I. (1987), Methane emissions from natural wetlands: global distribution, area and environment characteristics of sources. *Global and Biogeochemical Cycles*, 1: 61-86.
- Mal, T.K., & Narine, L. (2004), The biology of Canadian weeds. 129. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Canadian journal of plant science*, 84: 365-396.
- Mast, M.A., Wickland, K.P., Stuegl, R.T. & Clow, D.W. (1998), Winter fluxes of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> from a subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado, *Global and Biogeochemical Cycles*, 12: 607-620.
- Matesanz, S., Gianoli, E., & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1206: 35-55.
- McKenzie, C., Schiff, S., Aravena, R., Kelly, C. & St. Louis, V. (1998), Effect of temperature on production of CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> production from peat in a natural and flooded boreal forest peatland. *Climate Change*, 40: 247-266
- McMahon, T.A. & Finlayson, B.L. (2003), Droughts and anti-drought: the low flow hydrology of Australian rivers. *Freshwater Biology*, 48: 1147-1160.
- Meyerson, L.A. (1997), Competition between *Phragmites australis* and *Typha latifolia* in a freshwater marsh ecosystem. Unpub. report to The Nature Conservancy, Connecticut Chapter. Middletown, CT, 33 pp.
- Meyerson, L.A., Saltonstall, K., Kiviat, E. & Findlay, S. (2000), A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, 8: 89-103.
- Miao, S.L. & Sklar, F.H. (1998), Biomass and nutrient allocation of sawgrass and cattail along a nutrient gradient in the Florida Everglades. *Wetlands Ecology*, 5: 245-263.

- Mitsch, W.J. & Gosselink, J.G. (2001), *Wetlands*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Mitsch, W.J. (2005), Applying science to conservation and restoration of the world's wetlands. *Water science and technology: a journal of the International Association on Water Pollution Research*, 51: 13.
- Mitsch, W.J., & Day Jr, J.W. (2006), Restoration of wetlands in the Mississippi–Ohio–Missouri (MOM) River basin: experience and needed research. *Ecological Engineering*, 26: 55-69.
- Moore T.R. (1986), Carbon dioxide evolution from subarctic peatlands in Eastern Canada. *Arctic Alpine Research*, 18: 189-193.
- Moore, T.R. & Knowles, R. (1989), The influence of water table levels on methane and carbon dioxide emissions from peatland soils. *Canadian Journal Soil Science*, 69: 33-38.
- Moore, T.R., Roulet, N.T. & Waddington, J.M. (1998), Uncertainty in predicting the effect of climatic change on the carbon cycling of Canadian peatlands. *Climate Change*, 40: 229-246.
- Moore, P.D. (2002), The future of cool temperate bogs. *Environmental Conservation*, 29(1), 3-20.
- Munns, R. (1988), Why measure osmotic adjustment?. *Functional Plant Biology*, 15: 717-726.
- Namura-Ochalska, A. (2005), Contribution to the characteristic of *Cladium mariscus* (L.) Pohl population in the initial zone of floating mat on an oligo-humotrophic lake in north-eastern Poland. *Acta Societatis Botanicorum poloniae*, vol. 74, No. 2: 167-173.
- Neumann, H.H., den Hartog, G., King, K.K. & Chipanshi, A.C. (1994), Energy budget measurements using eddy correlation and Bowen ratio techniques at the Kinosheo Lake tower site during the Northern Wetlands Study. *Journal of Geophysical Research*, 99: 1539-1549.
- Niering, W.A. & Warren, R.S. (1977), Four dynamic tidal marshes: vegetation as revealed by peat analysis. *Connecticut Arboretum Bulletin*, 12: 1-22.
- Niklas, K.J., & Enquist, B.J. (2002), Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 89: 812-819.

- Niu, S., Wu, M., Han, Y., Xia, J., Li, L. & Wan, S. (2007), Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 177: 209-219.
- Nordstroem, C., Soegaard, H., Christensen, T.R., Friborg, T., & Hansen, B.U. (2001), Seasonal carbon dioxide balance and respiration of a high-arctic fen ecosystem in NE-Greenland. *Theoretical and Applied Climatology*, 70, 149-166.
- Nykänen, H., Alm, J., Silvola, J., Tolonen, K., & Martikainen, P.J. (1998), Methane fluxes on boreal peatlands of different fertility and the effect of long-term experimental lowering of the water table on flux rates. *Global and Biogeochemical Cycles*, 12: 53-69.
- Odum, H. T. (1956), Primary production in flowing waters. *Limnology and oceanography*, 102-117.
- Oechel, W.C., Hastings, S.J., Vourtilis, G., Jenkins, M.L., Riechers, G. & Grulke, N. (1993), Recent change of arctic tundra ecosystems from a carbon sink to a source. *Nature*, 361: 520-523.
- Oechel, W.C., Vourtilis, G.L., Hastings, S.J. & Bochkarev, S.A. (1995), Change in Arctic CO<sub>2</sub> flux over two decades: Effects of climate change at Barrow, Alaska. *Ecological Applications*, 5: 846-855.
- Oechel, W.C., Vourtilis, G. & Hastings, S.J. (1997), Cold season CO<sub>2</sub> emissions from arctic soils. *Global and Biogeochemical Cycles*, 11: 163-172.
- Oechel, W.C., Vourtilis, G.L., Hastings, S.J., Ault, R.P., & Bryant, P. (1998), The effects of water table manipulation and elevated temperature on the net CO<sub>2</sub> flux of wet sedge tundra ecosystems. *Global Change Biology*, 4: 77-90.
- Olson, D.M., Griffis, T.J., Noormets, A., Kolka, R., & Chen, J. (2013), Interannual, seasonal, and retrospective analysis of the methane and carbon dioxide budgets of a temperate peatland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*.
- Orchard, V.A., Cook, F.J. & Corderoy, D.M. (1992), Field and laboratory studies on the relationships between respiration and moisture for two soils of contrasting fertility status. *Pedobiologia*, 36: 21-33

- Orr, C.H., Stanley, E.H., Wilson, K.A., & Finlay, J.C. (2007), Effects of restoration and reflooding on soil denitrification in a leaved Midwestern floodplain. *Ecological Applications*, 17: 2365-2376.
- Ostendorp, W. (1989), 'Die-back' of reeds in Europe—a critical review of literature. *Aquatic Botany*, 35: 5-26.
- Palmer-Winkler J., Cherry, R.S. & Schlesinger, W.H. (1996), The  $Q_{10}$  relationship of microbial respiration in a temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 28: 1067-1072.
- Patger, M., Bragato, C. & Brix, H. (2005), Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, 81: 285-299.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolutions and Systematics*, 37: 637-669.
- Pearcy, R.W. (1999), Responses of plants to heterogeneous light environments. In: Pugnaire, F.I. & Valladares, F.(eds) *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York, pp. 269-314.
- Peñuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielse, T.R., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B.A., Estiarte, M. & Gorissen, A. (2004), Non-intrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a North-South European gradient. *Ecosystems*. 7: 598-612.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., Kludze, H.K. & Choi, H.S. (1996), Photosynthetic and growth responses of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicensis*) to soil redox conditions. *Aquatic Botany*. 54: 25-35.
- Pigliucci, M. & Byrd, N. (1998) Genetics and evolution of phenotypic plasticity to nutrient stress in arabidopsis: drift, constrains or selection?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64: 17-40.
- Pigliucci, M. (2001) *Phenotypic plasticity: Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD.
- von Post, L. (1925), Gotlands-agen (*Cladium mariscus* R.Br) I Sveriges postarktikum. *Ymer, Tidskr. Utg. Av Sv. Sällskap. För Antropol. Och Geogr*
- Potts, D.L., Huxman, T.E., Cable, J.M., English, N.B., Ignace, D.D., Eilts, J.A. & Williams, D.G. (2006), Antecedent moisture and seasonal precipitation influence the response of

- canopy-scale carbon and water exchange to rainfall pulses in a semi-arid grassland. *New Phytologist*, 170: 849-860.
- Prentice, I.C., Farquhar, G.D., Fasham, M.J.R., Goulden, M.L., Heinemann, M., Jaramillo, V.J., Khashgi, H.S., Le Quere, C., Scholes, R.J. & Wallace, D.W.R. (2001), The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. Houghton JT et al. ,editors. *Climatic change 2001:The Scientific Basis*. Cambridge: Cambridge University Press. P 183-237.
- Raich, J.W., & Nadelhoffer, K.J. (1989), Bellowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*. 70: 1346-1354.
- Raich, J.W. & Schlesinger, W.H. (1992), The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus Series B* 44: 81-99.
- Raich, J.W. & Potter, C.S. (1995), Global patterns of carbon-dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9: 23-36
- Ranieri, E., Fratino, U., Petruzzelli, D., & Borges, A. C. (2013), A Comparison Between *Phragmites australis* and *Helianthus annuus* in Chromium Phytoextraction. *Water, Air, & Soil Pollution*, 224: 1-9.
- Reiners, W.A. (1968), Carbon dioxide evolution from the floor of three Minnesota forest. *Ecology*, 49: 471-483.
- Rey, A., Pegoraro, E., Tedeschi, V., de Parri, I., Jarvis, P.G. & Valentini, R (2002), Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology*, 8: 851-866.
- Ribeiro , M.D. (2004), *Biología de los macrófitos emergentes en un humedal semiárido ibérico: Las Tablas de Daimiel*. Tesis Doctoral.
- Rielay, J.O. & Jasnowski, M. (1972), Productivity and nutrient turnover in mire ecosystems. *Oecol Plant*. 7: 403-408.
- Rodewald-Rudescu, L. (1974), *Das Schilfrohr. Die Binnengewässer*, 27. E. Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.
- Rolletschek, H., Rolletschek, A., Kühl, H. & Köhl, J.G. (1999), Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand II. Seasonal development of morphological and physiological characteristics at the natural site and after transplantation. *Aquatic Botany*, 64: 247-260.

- Rudescu, L., Niculescu, C. & Chicu, I.P. (1965), Monografia Stufului din Delta Dunarii, Editura Academiei Republicii Socialiste, Romania.
- Saab, I.N., Ho, D., & Sharp, R. (1993), Role of endogenous ABA in root and shoot growth at low-water potentials: spatial distribution of gene expression and elongation rate. *Plant Responses to Cellular Dehydration During Environmental Stress*. Eds TJ Close and EA Bray, 285-286.
- Sagerfors, J. (2007), Land-atmosphere exchange of CO<sub>2</sub>, water and energy at a boreal minerotrophic mire (Vol. 2007, No. 4).
- Saltmarsh, A., Mauchamp, A. & Rambal, S., (2006), Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*, *Aquatic Botany*, 84: 191-198.
- Sánchez-Carrillo, S., Angeler, D.G., Sánchez-Andrés, R., Alvarez-Cobelas, M., & Garatuzapayán, J. (2004), Evapotranspiration in semi-arid wetlands: relationships between inundation and the macrophyte-cover: open-water ratio. *Advances in Water Resources*, 27: 643-655.
- Sánchez-Carrillo, S. & Álvarez-Cobelas, M. (2010), Climate and hydrologic trends: climate change versus hydrologic overexploitation as determinants of the fluctuating wetland hydrology. In Sanchez-Carrillo, S. & D.G. Angeler (Eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel. Wetlands: Ecology, Conservation and Management*. Vol 2. 1<sup>st</sup> Edition. Springer: 45-83.
- Schleser, G.H. (1982), The response of CO<sub>2</sub> evolution from soils to global temperature changes. *Z. Naturforsch.* 37: 287-291.
- Schlesinger, W.H. (1977), Carbon balance in terrestrial detritus, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 51-81.
- Schlesinger, W.H. & Andrews, J.A. (2000), Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48: 7-20.
- Shannon, R.D. & White, J.R. (1994), A three year study of controls on methane emissions from two Michigan peatlands. *Biogeochemistry*, 27: 35-60
- Schulze, E. D. (1986), Whole-plant responses to drought. *Functional Plant Biology*, 13: 127-141.



- Schulze, E.-D., Beck, E. & Müller-Hohenstein, K. (2005), Plant ecology. Eds: Czeschlik. Springer.
- Shurpali, N.J., Verma, S.B., Kim, J. & Arkebauer, T.J. (1995), Carbon dioxide exchange in a peatland ecosystem. *Journal of Geophysical Research*, 100: 14319-14326.
- Siegel, S. & Castellan, N.J. (1988), Non Parametric Statistics for the Behavioral Sciences. McGraw-Hill Books, New York.
- Silvola, J., Alm, J., Ahlholm, U., Nykänen, H. & Martikainen, P.J. (1996), The contribution of plant roots to CO<sub>2</sub> fluxes from organic soils. *Biology and Fertility of Soils*. 23: 126-131.
- Singh, J.S. & Gupta, S.R. (1977), Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botany Review*, 43: 449-528.
- Smith, T.M. & Shugart; H.H. (1993), The potential response of global terrestrial carbon storage to a climatic change. *Water, Air and Soil Pollution*. 70: 629-642.
- Sorrell, B.K., Mendelsohn, I.A., McKee, K.L., & Woods, R.A. (2000), Ecophysiology of wetland plant roots: a modelling comparison of aeration in relation to species distribution. *Annals of Botany*, 86: 675-685.
- Sottocornola, M., & Kiely, G. (2005), An Atlantic blanket bog is a modest CO<sub>2</sub> sink. *Geophysical Research Letters*, 32: L23804.
- Sung, K., Kim, K. S., & Park, S. (2013), Enhancing Degradation of Total Petroleum Hydrocarbons and Uptake of Heavy Metals in a Wetland Microcosm Planted with *Phragmites Communis* by Humic Acids Addition. *International Journal of Phytoremediation*, 15: 536-549.
- Theocharopoulos, M., Georgiadis, T., Dimitrellos, G., Chochliouros, S., & Tiniakou, A. (2006), Vegetation types with *Cladium mariscus* (Cyperaceae) in Greece. *Willdenowia*, 247-256.
- Thierron, V. & Laudelout, H. (1996), Contribution of root respiration to total CO<sub>2</sub> efflux from the soil of a deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1142-1148.
- Toland, D.E. & Zak, D.R. (1994), Seasonal patterns of soil respiration in intact and clear-cut northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 24: 1711-1716.

- Turpin, H.W. (1920), The carbon dioxide of the soil air. Cornell University Agr. Exp. Sta., Memoir 32: 315-362.
- Tyrawski, J.M. (1977), A study of the common reed grass (*Phragmites communis* Tnn.) in the coastal zone of Delaware. Unpub. M.S. Thesis, Marine Studies, University of Delaware, 164 pp.
- Updegraff, K, Pastor, J., Bridgham, S.D. & Johnston, C.A. (1995), Environmental and substrate controls over carbon and nitrogen mineralization in northern wetlands. Ecological applications, 5: 151-163.
- Urbanová, Z., Pícek, T., & Tuittila, E. S. (2013), Sensitivity of carbon gas fluxes to weather variability on pristine, drained and rewetted temperate bogs. Mires and Peat, 11, 4.
- Waddington, J.M., Griffis, T.J. & Rouse, W.R. (1998), Northern Canadian wetlands: Net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange and climatic change. Climatic change, 40: 267-275.
- Waddington, J.M., Rotenberg, P.A. & Warren, F.J. (2001), Peat CO<sub>2</sub> production in a natural and cutover peatland: Implications for restoration. Biogeochemistry, 54: 115-130.
- Valladares, F. (2003), Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. In Progress in Botany (pp. 439-471). Springer Berlin Heidelberg.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gomez, J.M. (2007), Ecological limits to plant phenotypic plasticity. New Phytology, 176: 749-763.
- Valladares, F., García-Plazaola, J.I., Moales, F. & Niinemets, Ü. (2012), Photosynthetic responses to radiation. Terrestrial Photosynthesis in a changing environment: a molecular, physiological, and ecological approach. Ed. J. Flexas, F. Loreto & H. Medrano. Cambridge University Press.
- Wan, S.Q., Luo, Y. & Wallace, L.L. (2002), Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. Global Change Biology, 8: 754-768.
- Wang, W.J., Dali, R.C., Moody, P.W. & Smith, C.J. (2003), Relationships of soil respiration to microbial biomass, substrate availability and play content. Soil Biology and Biochemistry, 35: 273-284.
- Weltzin, J.F., Loik, M.E., Schwinning, S. (2003), Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. Bioscience, 53: 941-952.

- West, N.E., Stark, J.M. & Johnson, D.W. (1994), Effects of climatic change to edaphic features of arid and semiarid lands of western north-america. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 8: 307-351.
- Whalen, S.C. & Reeburgh, W.S. (2000), Methane oxidation, production, and emission at contrasting sites in a boreal bog. *Geomicrobiology Journal*, 17: 237-351.
- Whiting, G.J. & Chanton, J.P. (1993), Primary production control over methane emissions from wetlands. *Nature*, 364: 794-795.
- Wiant, H.V. (1976a), Has the contribution of litter decay to forest soil respiration been overestimated? *Journal Forest*, 65: 408-409.
- Wiant, H.V. (1976b), Contribution of roots to forest soil respiration. *Adv. Front. Pl. Sci.* 18: 163-167.
- Wijte, A.H., & Gallagher, J.L. (1996), Effect of oxygen availability and salinity on early life history stages of salt marsh plants. II. Early seedling development advantage of *Spartina alterniflora* over *Phragmites australis* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 1343-1350.
- Wilson, D., Farrell, C., Mueller, C., Hepp, S., & Renou-Wilson, F. (2013), Rewetted industrial cutaway peatlands in western Ireland: a prime location for climate change mitigation?. *Mires and Peat*, 11, 1-22.
- Witkamp, M. (1966), Rates of carbon dioxide evolution from the forest floor. *Ecology*, 47: 492-494.
- Woodwell, G.M. & Mackenzie, F.T. (1995), Biotic feedbacks in the global climatic system: will the warning feed the warning? New York University Press.
- Yamasaki, S. & Tange, I. (1981), Growth responses of *Zizania latifolia*, *Phragmites australis* and *Miscanthus sacchari*-florus to varying inundation. *Aquatic Botany*, 10: 229-239.
- Yapp, R.H. (1908), Sketches of vegetation at home and broad. IV. Wicken Fen. *New Phytology*, 7.
- Zemlin, R., Köhl, H. & Köhl, J.-G. (2000), Effects of seasonal temperature on shoot growth dynamic sand shoot morphology of common reed (*Phragmites australis*). *Wetlands Ecological Management*, 8: 447-457.