



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

**REGENERACIÓN Y CRECIMIENTO DE DOS PLANTAS TREPADORAS HERBÁCEAS EN
ÁREAS DESTINADAS PARA LA RESTAURACIÓN DE SELVA INUNDABLE EN LA
PLANICIE COSTERA DEL CENTRO DEL GOLFO DE MÉXICO**

TESIS

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

PRESENTA:
LAURA DANITZA AGUIRRE FRANCO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:	DRA. PATRICIA MORENO-CASASOLA BARCELÓ INSTITUTO DE ECOLOGÍA A.C.
COTUTOR DE TESIS:	DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
COMITÉ TUTOR:	DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

MORELIA, MICHOACÁN. MARZO DE 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



OFICIO CPCB/258/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

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

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 15 de octubre de 2018, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** a la alumna **AGURRE FRANCO LAURA DANITZA**, con número de cuenta **517491421**, con la tesis titulada, **"REGENERACIÓN Y CRECIMIENTO DE DOS PLANTAS TREPADORAS HERBÁCEAS EN ÁREAS DESTINADAS PARA LA RESTAURACIÓN DE SELVA INUNDABLE EN LA PLANICIE COSTERA DEL CENTRO DEL GOLFO DE MÉXICO**, realizada bajo la dirección de la **DRA. PATRICIA MORENO CASASOLA BARCELÓ**:

Presidente: Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders
Vocal: Dr. Jorge Alejandro López- Portillo Guzmán
Secretaria: Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup
Suplente: Dr. Erick de la Barrera Montppellier
Suplente: Dra. Dulce María Infante Mata

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 22 de febrero de 2019


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por su valiosa contribución a mi formación académica.

A la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología –CONACYT– por el apoyo económico otorgado para la realización de este Posgrado a través de la beca número 606591.

Al Instituto de Ecología A.C. por el apoyo técnico y administrativo que hizo posible la realización de este trabajo.

A la Comisión Nacional Forestal –CONAFOR– por la financiación otorgada a través del proyecto número 2015302N0036.

A los miembros del Comité Tutor, Dra. Patricia Moreno-Casasola, Dr. Roberto Lindig Cisneros y Dr. Diego Pérez Salicrup, por acompañar y guiar el planteamiento y desarrollo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi familia, por brindarme desde siempre un ambiente favorable para aprender, por su ejemplo y por apoyar incondicionalmente mis decisiones, aún sin compartirlas o comprenderlas del todo.

A Oscar, Jud, Marco, Ceci, Robert y Lorena, mis compañeros de laboratorio, por acogerme en medio de carcajadas desde el primer día, por permitir que su experiencia jugara a mi favor y por echarme la mano cuando fue necesario.

A Patricia, porque su labor de tantos años es la fuerza que ha permitido que nosotros, y tantos otros, nos encontremos para trabajar en los humedales de la costa del Golfo de México.

A Roberto y Diego por sus valiosas contribuciones al planteamiento y desarrollo de este trabajo, y por responder siempre a mis llamados con la mejor disposición.

A los miembros del jurado de examen, Dra. Consuelo Bonfil Sanders, Dr. Jorge López-Portillo, Dr. Diego Pérez Salicrup, Dra. Dulce Infante Mata y Dr. Erick de la Barrera por la revisión de este manuscrito. Sus comentarios y correcciones fueron un aporte muy importante.

Al Dr. Francisco Mora por su excelente asesoría en el análisis estadístico de datos y por su calidad humana.

A Chapa, por su imprescindible (y divertida) compañía durante las jornadas de campo y por prestar su fuerza e ingenio para llevar a cabo cada una de las labores que este proyecto requirió.

A Chayo, por acogerme en su casa y alimentarme el cuerpo y el espíritu con sus ricos guisos durante mis estancias en Tecolutla.

A Carmen, Lupe, Reina, Don Panchito, Juan, Bolis, Adrián, Sergio, Don Toño, Furioso y David por su valioso aporte a la realización del trabajo de campo en Ciénega del Fuerte.

A Máximo Azúa y al personal del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, por su ayuda en el trabajo de invernadero.

A Roberto Monroy por su contribución a la cartografía de este documento.

Al personal del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad de la UNAM, del Instituto de Ecología A.C. y del Posgrado en Ciencias Biológica, por su apoyo técnico y administrativo. Especialmente a Kere, Leo y Armando por su trabajo eficiente y su trato amable.

A Dana por reemplazarme en los trámites administrativos del proceso de titulación. Por unir sus fuerzas a las mías para arrastrar maletas y por acompañarme a correr y pedalear.

A María Paula, Ceci y Renato por la revisión y corrección del *abstract* de este documento.

A Mario, Jorge, Natalia, Arleu, Ale, Dana y Nancy, por compartir conmigo el calor de hogar en Xalapa.

A Cata, María del Mar, Fredy y Amaru, mis compañeros en la aventura del Posgrado, por los días, las sonrisas y los abrazos que hemos compartido en Morelia, Ciudad de México, Bogotá o cualquier otro rincón del mundo.

A Deisy por acogerme en su casa durante los últimos días de la etapa del Posgrado.

A los amigos de toda una vida que desde la distancia siguen pendientes de mis peripecias.

A los mexicanos y foráneos con los que me topé en estas tierras por su indescriptible hospitalidad. Por la fortuna que tuve de conocerles y hacerme su amiga y por mostrarme los diversos significados de habitar el territorio de este país gigante.

Al pueblo mexicano que con su trabajo e impuestos financia la educación pública de la nación.

DEDICATORIA

A los seres, los pueblos y los montes que florecen en medio de la adversidad

A mi padre, en honor a las flores que nos dejó

ÍNDICE

RESUMEN	3
ABSTRABCT	4
1. INTRODUCCIÓN.....	5
2. ANTECEDENTES.....	9
3. OBJETIVOS.....	12
3.1. OBJETIVO GENERAL	12
3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
4. METODOLOGÍA	13
4.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	13
4.2. MÉTODOS	15
a. Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa ..	15
b. Efecto de la sombra y el nivel de inundación en la producción de rebrotes después del chapeo.....	19
c. Formación de banco de semillas	20
5. RESULTADOS	21
5.1. Acumulación de biomasa de <i>Ipomoea</i>	21
a. Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa de <i>Ipomoea tiliacea</i>	21
b. Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa de <i>Ipomoea indica</i>	23
c. Comparación de los patrones de acumulación de biomasa de <i>Ipomoea tiliacea</i> e <i>Ipomoea indica</i>	24
5.2. Efecto de la sombra y el nivel de inundación en la producción de rebrotes de <i>Ipomoea</i>	26
5.3. Formación de banco de semillas	27
5.4. Efecto de variables ambientales y de manejo en la regeneración y crecimiento de la familia Poaceae.....	28
6. DISCUSIÓN	29
7. CONCLUSIONES.....	34
8. BIBLIOGRAFÍA.....	36
9. ANEXOS	41

9.1. CARACTERIZACIÓN DE LA HIDROLOGÍA DE CADA PARCELA	41
9.2. ESTIMACIÓN DE BIOMASA SECA DE <i>Ipomoea</i> A PARTIR DE SU BIOMASA EN FRESCO ...	41
9.3. RESUMEN DE MODELOS ESTADÍSTICOS USADOS PARA EL ANÁLISIS DE DATOS	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Panorama de un sector del Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte con vegetación recalcitrante dominada por enredaderas del género <i>Ipomoea</i> y pastos del género <i>Leersia</i>	11
Figura 2. Coberturas vegetales en el área de estudio. Se muestra la delimitación del Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte en el centro de la planicie costera de la región del Golfo de México	14
Figura 3. Unidad experimental para la evaluación del crecimiento de enredaderas del género <i>Ipomoea</i> . Los círculos negros representan soportes y los cuadros grises las áreas en las que se cosechó la biomasa aérea al final del experimento.	15
Figura 4. Ubicación de las parcelas experimentales en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte, municipio de Tecolutla, Veracruz, México	16
Figura 5. Registro fotográfico del proceso metodológico para la estimación de la biomasa acumulada por dos especies del género <i>Ipomoea</i> en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte	18
Figura 6. Registro fotográfico del proceso metodológico para la caracterización del banco de semillas formado en áreas destinadas a la restauración en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte.	21
Figura 7. Biomasa acumulada por <i>Ipomoea tiliacea</i> en parcelas chapeadas y no chapeadas (promedio ± 1 error estándar).	22
Figura 8. Biomasa acumulada por <i>Ipomoea tiliacea</i> en diferentes condiciones de sombreado, disponibilidad de soportes y nivel de inundación del suelo. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017	23
Figura 9. Biomasa acumulada por <i>Ipomoea indica</i> en diferentes condiciones de sombreado, chapeo y nivel de inundación de la parcela. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017.	24
Figura 10. Resumen del efecto de las variables experimentales en la acumulación de biomasa de dos especies de <i>Ipomoea</i> del ANPCF. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017	26
Figura 11. Número de rebrotes producidos por <i>Ipomoea tiliacea</i> e <i>I. indica</i> un mes después del chapeo de las parcelas, en diferentes condiciones de sombreado y nivel de inundación. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017	27

Figura 12. Germinación del banco de semillas proveniente de áreas con tres tipos de coberturas vegetales en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte.....	28
Figura 13. Biomasa final de la familia Poaceae en diferentes condiciones de chapeo y sombreado (promedio ± 1 error estándar).	29
Figura 14. Nivel del manto freático en cada unidad experimental cinco momentos durante el transcurso del experimento	41
Figura 15. Ecuaciones de regresión lineal para determinar el peso seco en función del peso fresco de tallos, peciolo y láminas de <i>Ipomoea indica</i> e <i>Ipomoea tiliacea</i>	41

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Efecto del chapeo, el sombreado, la presencia de soportes y el nivel de inundación en la biomasa de dos especies de enredaderas herbáceas del género <i>Ipomoea</i> en el ANPCF. Los términos significativos en el modelo lineal generalizado mixto se resaltan en negrita	42
Cuadro 2. Efecto del chapeo, el sombreado y el nivel de inundación en la biomasa del conjunto de tres especies de la familia Poaceae en el ANPCF. Los términos significativos del modelo lineal generalizado mixto se resaltan en negritas.	42
Cuadro 3. Efecto del sombreado, el nivel de inundación y la especie en la producción de rebrotes de dos enredaderas herbáceas de <i>Ipomoea</i> en el ANPCF	43

RESUMEN

Las plantas trepadoras pueden detener la sucesión ecológica de selvas tropicales. Sin embargo, sabemos poco del papel de las plantas trepadoras herbáceas en la dinámica de la vegetación de estos ecosistemas y de los factores ambientales que afectan su proliferación. La comprensión de la ecología de las plantas trepadoras herbáceas en el contexto de la dinámica ecológica de las selvas tropicales permitirá diseñar estrategias de manejo más eficientes.

En este trabajo se estudió el crecimiento, la regeneración y la dispersión de dos plantas trepadoras herbáceas, *Ipomoea tiliacea* e *Ipomoea indica*, especies que inhiben la restauración de la selva inundable en la región del Golfo de México. Se evaluó el efecto de la disponibilidad de soportes, el chapeo, la sombra y el nivel de inundación en la acumulación de biomasa de estas plantas, así como el efecto de la sombra y del nivel de inundación en su regeneración tras el chapeo. Además, se evaluó la contribución del banco de semillas a la dispersión de las dos especies hacia los remanentes de selva inundable.

No se encontró contribución del banco de semillas de ninguna de las dos especies a la regeneración tras el chapeo ni a la dispersión a parches de selva adyacentes. *I. tiliacea* acumuló mayor biomasa en bajos niveles de inundación, mientras *I. indica* acumuló más biomasa en las áreas con niveles de inundación mayores. A pesar de este patrón, *I. tiliacea* acumuló mayor biomasa a lo largo de casi todo el gradiente de inundación y los niveles de inundación más altos parecieron inhibir la regeneración de ambas especies. Además, *I. tiliacea* mostró mayor habilidad en el uso de soportes que *I. indica*, incluso en condiciones de sombra, lo que sugiere una alta eficiencia de esta especie en las condiciones derivadas de la restauración de la selva inundable.

De acuerdo con estos resultados, se recomienda usar la caracterización hidrológica de este humedal para diseñar estrategias de control de *Ipomoea* más efectivas. Así, para futuros proyectos de restauración de la selva inundable en esta localidad deberán priorizarse áreas con niveles de inundación relativamente altos donde el crecimiento de *I. tiliacea* se ve limitado. Asimismo, deberá evitarse el chapeo durante la temporada seca, puesto que los bajos niveles de inundación favorecerán la regeneración de *I. tiliacea* y de *I. indica*.

ABSTRABCT

Climbing plants can arrest succession in tropical rain-forest. Nevertheless, it is still poorly understood the role of herbaceous climbing plants on forest vegetation dynamics, as well as the effect of environmental factors affecting the proliferation of such plants. Through a better understanding of the ecology of herbaceous climbing plants on the forest vegetation dynamic context, it is possible to improve management and restoration forest strategies.

In this work we studied the growth, regeneration and dispersion of two herbaceous climbing plants, *Ipomoea indica* e *Ipomoea tiliacea*, which inhibit swamp restoration in the Gulf of Mexico region. We evaluated the effect of trellises availability, cutting above ground biomass, shade and flood level on biomass accumulation of the plants. The effect of shade and flood level on regeneration were also measured. To assessed the contribution of seeds to those herbaceous climbers' dispersion to adjacent swamp patches we evaluated the germination of seed bank in areas of herbaceous vegetation and adjacent swamp parches.

We did not find a germinable seed bank in herbaceous vegetation areas or adjacent swamp patches. *I. tiliacea* accumulated more biomass on low flood levels, while *I. indica* accumulated a higher biomass on the highest flood level areas. In spite of it, *I. tiliacea* accumulated a higher biomass across almost all the gradient and the highest flood levels seemed to negatively impact regeneration of both species. Furthermore, *I. tiliacea* showed a better ability to use trellises than *I. indica*, even in shade conditions, which suggest a high performance of these species on the environmental conditions related whit swamp restoration. Consequently, *I. tiliacea* can causes important damage to planted trees and its control during swamp restoration is hard.

Therefore, based in our findings, we recommended to use hydrologic characterization of the wetland to improve *Ipomoea's* management. Areas with relatively high flood levels, where *I. tiliacea* growth is limited, should be prioritized for future swamp restoration projects in this locality. Also, cutting activities should be avoided during the dry season, when flood conditions favour *I. tiliacea* and *I. indica* regeneration.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las aproximaciones más frecuentemente usadas en la restauración ecológica consiste en emular la trayectoria sucesional que se asume como característica de un ecosistema dado; de esta forma se busca llegar al establecimiento de una comunidad clímax que se considera la unidad principal de la vegetación y la base de la clasificación de las comunidades vegetales (Lindig Cisneros 2017). En las selvas tropicales, esta trayectoria está marcada por la dinámica de claros, según la cual la apertura de un claro en el dosel es seguida por el reclutamiento y crecimiento de árboles que volverán a cerrar el dosel sin que las plantas del sotobosque tengan mayor incidencia en el proceso (Yamamoto 2000; Royo y Carson 2006).

Sin embargo, en la realidad la sucesión ecológica está en buena medida influenciada por fenómenos estocásticos y no puede ser predicha de manera certera, como fue señalado por primera vez por Gleason (1926). En selvas tropicales, existen notables excepciones a la trayectoria sucesional predicha por la teoría de la dinámica de claros (Royo y Carson 2006). Basados en observaciones en un bosque tropical de Panamá, Schnitzer *et al.* (2000) describieron un mecanismo mediante el cual las lianas originan algunas de estas excepciones. Después de colonizar el claro rápidamente, las lianas crecen formando una capa de vegetación que permanece por décadas en el suelo de bosque y detiene la sucesión en un porcentaje de los claros, razón por la cual ha sido denominada vegetación recalcitrante (Schnitzer *et al.* 2000; Royo y Carson 2006; Young y Peffer 2010).

Las observaciones hechas en diferentes ecosistemas apoyan la existencia y amplia distribución de este patrón en los bosques tropicales. Además, evidencian que no está limitado a los claros de bosque maduros, sino que también ocurre en amplias áreas boscosas perturbadas (Horvitz *et al.* 1998; Wright *et al.* 2004; Allen *et al.* 2007; Foster *et al.* 2008; Murphy *et al.* 2016). Por ejemplo, en bosques tropicales semidecíduos impactados por tala o incendios en Tanzania y Brasil, han aparecido capas de vegetación recalcitrante formadas por trepadoras herbáceas y leñosas que reducen la supervivencia y crecimiento de árboles en estados juveniles y deteniendo la sucesión por varias décadas (César *et al.* 2016; Marshall *et al.* 2017).

Así, el hábito trepador sería uno de los rasgos funcionales asociados a especies “ganadoras”

en el proceso de recambio que McKinney y Lokwood (1999) describen como un patrón global: un conjunto de numerosas especies “perdedoras” (caracterizadas por tener baja tolerancia al disturbio, ser especialistas, tener ámbitos de distribución reducidos o estar asociadas a estados sucesionales avanzados), está siendo desplazado por un reducido número de especies “ganadoras” (caracterizadas por tener alta tolerancia al disturbio, ser generalistas, tener amplios rangos de distribución o estar asociadas a estados sucesionales tempranos). Como consecuencia, hay una homogenización de las comunidades biológicas tanto en términos taxonómicos como de rasgos funcionales y desde escalas locales hasta regionales (McKinney y Lokwood 1999; Royo y Carson 2006; Tabarelli *et al.* 2012). Tanto especies exóticas como nativas pueden fungir como especies “ganadoras” (Tabarelli *et al.* 2012) y, al afectar el funcionamiento del ecosistema y sus servicios asociados, pueden catalogarse como invasoras o malezas ambientales, respectivamente (Davis y Thompson 2000; Pyšek *et al.* 2004).

Si bien las plantas formadoras de capas de vegetación recalcitrante suelen ser herbáceas o arbustivas (Royo y Carson 2006), la literatura sobre plantas trepadoras cumpliendo este papel hace énfasis en trepadoras leñosas. Además, la información sobre las trepadoras herbáceas en el contexto de la dinámica ecológica de los bosques es limitada y usualmente está restringida a referencias que no precisan su identidad taxonómica. Por ejemplo, en bosques tropicales de Puerto Rico, la formación de claros por causa de huracanes es seguida por la rápida colonización de “trepadoras herbáceas, árboles juveniles y arbustos” que cubren el suelo del claro en menos de un año, pero pasados cinco años, el claro estará ya dominado por árboles y tendrá el dosel parcialmente cerrado (Schnitzler *et al.* 2012). Entre tanto, en isla Martinique, “por lo general, las enredaderas que invaden bosques perturbados son *Ipomoea* spp.” (Schnitzler *et al.* 2012).

Este último no parece ser un caso aislado en que especies de *Ipomoea* actúan como invasoras o malezas ambientales. Se han observado varias especies desempeñando ese papel en diferentes ecosistemas, especialmente humedales. Tal es el caso de *Ipomoea aquatica*, *I. carica* e *I. indica*, plantas que están incluidas en la lista de especies invasoras del mundo pues crecen formando masas de tallos entrelazados en cuerpos de agua dulce de Florida y Cuba, en ecosistemas costeros perturbados en China y en ecosistemas terrestres y ribereños perturbados de Sudáfrica, Australia

y Nueva Zelanda, respectivamente (Weber 2003).

Una de las de las principales barreras para la restauración de las selvas inundables de *Pachira aquatica* en Veracruz (México) y de *Taxodium disticum* en Luosiana (EUA), ha sido la proliferación de *I. tiliacea* e *I. indica* y de *I. sagittata*, respectivamente. Estas enredaderas crecen sobre las plántulas de los árboles plantados, causándoles daño mecánico y limitando su crecimiento y establecimiento (Myers *et al.* 1995; Sánchez Luna 2018). Por ello el control de plantas trepadoras es una actividad necesaria si se desea restaurar la cobertura arbórea de estas selvas inundables (Myers *et al.* 1995; Horvitz *et al.* 1998; César *et al.* 2016; Marshall *et al.* 2017).

Es de suponerse que el daño que las enredaderas causan a los árboles plantados es proporcional a la biomasa que desarrollan y, por lo tanto, el manejo debe controlar esta variable. Tal control debe tomar en cuenta las particularidades de su interacción con los árboles, en el contexto del régimen de disturbio característico del ecosistema (Royo y Carson 2006). Por tratarse de un humedal, la hidrología es el factor fundamental que estructura el régimen de disturbio del ecosistema y las plantas que habitan en él deben tener adaptaciones morfológicas y/o anatómicas que les permitan tolerar largos periodos de inundación o anegamiento del suelo (Bobbink *et al.* 2006; Keddy 2010). En las zonas de restauración de la selva inundable, se incorpora otro disturbio dado por el chapeo de la vegetación herbácea, actividad que crea una ventana espacial y temporal para la colonización y regeneración de la vegetación (Murphy *et al.* 2016).

El disturbio genera condiciones ideales para la regeneración y proliferación de las lianas y, en general, de las malezas y plantas formadoras de capas de vegetación recalcitrante, siendo el reclutamiento de rebrotes una de las fuentes principales de esta regeneración (Putz 1984; Davis y Thompson 2000; Schnitzer *et al.* 2000; Sutherland 2004; Royo y Carson 2006; Young y Peffer 2010; Ledo y Schnitzer 2014; Leicht-Young y Pavlovic 2015). Además, estas plantas demandantes de luz son, típicamente, formadoras de bancos de semillas cuya germinación aumenta inmediatamente después del disturbio (Baker 1974; Horvitz *et al.* 1998). La importancia de estas posibles fuentes de regeneración es variable y depende de factores como la intensidad del disturbio, las condiciones ambientales y las características intrínsecas de las especies de la comunidad (Horvitz *et al.* 1998).

Los bordes de los parches de selva inmersos en matrices de vegetación herbácea son también fácilmente colonizados por plantas trepadoras (Schnitzer y Bongers 2002; Arroyo-Rodriguez y Toledo-Aceves 2009; Addo-Fordjour y Kwame 2016; César *et al.* 2016). Una vez allí dispersan semillas y propágulos al interior del parche (Schnitzer 2015), en donde se acumulan y pueden desarrollarse en respuesta a eventos que aumenten la disponibilidad de luz en el sotobosque. Este sería un mecanismo de dispersión de la vegetación recalcitrante formada por las enredaderas y comprometería la conservación de estos parches de selva, importantes como fuente de propágulos de plantas nativas de la selva inundable, un recurso muy importante en los procesos de restauración (César *et al.* 2016).

En cuanto a la interacción entre las enredaderas y los árboles, ya sea de los parches de selva o los plantados durante la restauración, se presenta simultáneamente una relación de dependencia y competencia (den Dubbelden y Oosterbeek 1995; den Dubbelden y Verburg 1996). Los árboles sirven de soporte a las enredaderas, un recurso que limita su crecimiento, incluso cuando se trata de especies que pueden prescindir de soportes para crecer (Putz 1984; den Dubbelden y Oosterbeek 1995). Al crecer sobre los árboles, las plantas trepadoras acceden a la luz mientras les generan sombra y peso (den Dubbelden y Verburg 1996; Daehler 1998), lo cual impacta negativamente su supervivencia (Putz 1984; Wright *et al.* 2004; Martínez-Izquierdo *et al.* 2016), regeneración (Schnitzer *et al.* 2000; Grauel y Putz 2004; Schnitzer y Carson 2010) y crecimiento de estados juveniles y adultos (Putz 1984; Grauel y Putz 2004; Schnitzer *et al.* 2014; Martínez-Izquierdo *et al.* 2016).

Alternativamente, cuando existe un dosel que sombrea el suelo del bosque, se espera que el crecimiento y la supervivencia de las enredaderas se reduzca (Young y Peffer 2010; Leicht-Young y Pavlovic 2015), puesto que estas plantas se caracterizan por ser demandantes de luz (Schnitzer y Bongers 2002; Toledo-Aceves 2015). Por tal razón, con el avance de la sucesión ecológica de los bosques, se reduce la disponibilidad de luz en el sotobosque y la abundancia de plantas trepadoras disminuye (Letcher y Chazdon 2009). Así, la interacción entre las lianas y los árboles está modulada por la disponibilidad de luz, factor que tendría efectos desiguales sobre diferentes especies de trepadoras (Schnitzer y Carson 2010; Toledo-Aceves 2015) y, en el contexto de los

humedales, interactuaría con el nivel de inundación del terreno para determinar las condiciones favorables para el establecimiento y crecimiento de cada especie de planta (Battaglia y Sharitz 2006).

2. ANTECEDENTES

La planicie costera del centro de la región del Golfo de México corresponde a la parte baja de numerosas cuencas que drenan desde la Sierra Madre Oriental alimentado un extenso mosaico de humedales, ecosistemas que pueden clasificarse teniendo en cuenta, entre otros factores, su hidrología y la forma de crecimiento de las plantas (Keddy 2010; Moreno-Casasola e Infante Mata 2010). En las planicies de inundación de los ríos aparecen humedales estacionalmente inundados por agua dulce y con vegetación dominante constituida por hierbas, palmas o árboles. En este último caso, hablamos de selvas inundables.

La especie de árbol más abundante en las selvas inundables del estado de Veracruz es *Pachira aquatica*, conocida como zapote reventador o apompo. Estos ecosistemas aportan importantes servicios ambientales. En primer término ayudan en la retención de sedimentos acarreados por la lluvia y los escurrimientos, así como en la reducción de la erosión de las orillas de los cuerpos de agua, colaborando en la estabilización de bancos ribereños y la disminución de tasas de sedimentación de los cuerpos de agua (Sepúlveda-Lozada *et al.* 2009; Moreno-Casasola e Infante Mata 2010). En segundo lugar, almacenan gran cantidad de carbono en el suelo y en la biomasa aérea y subterránea (Hernández *et al.* 2016), y aportan una gran cantidad de materia orgánica a ecosistemas adyacentes como los manglares (Infante Mata *et al.* 2012). Sus suelos almacenan grandes volúmenes de agua, contribuyendo a la mitigación de los picos de inundación, comunes en la planicie costera (Campos *et al.* 2016). Además, tienen una importante capacidad de depuración y filtración de contaminantes del agua (Carrera-Hernandez *et al.* 2016). Finalmente, constituyen el hábitat de gran cantidad de especies de fauna y flora (Moreno-Casasola e Infante Mata 2010).

A pesar de estas características, la importancia de las selvas inundables ha sido poco reconocida. A diferencia de los manglares, no cuentan con protección legal en México (Infante-Mata *et al.* 2014). Y además, debido al establecimiento de pastos para ganadería durante los

últimos 100 años, se encuentran reducidas a pequeños fragmentos inmersas en matrices agropecuarias (Moreno-Casasola e Infante Mata 2010; Infante-Mata *et al.* 2014). La mayor extensión de este ecosistema en el estado de Veracruz está dentro del Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte (en adelante ANPCF) (Moreno-Casasola, com. pers.), cuyo programa de manejo incluye un componente de restauración de áreas consideradas degradadas, ya sea por el reemplazamiento de comunidades vegetales o por la modificación de los flujos de intercambio de agua dulce y salada (Coordinación Estatal de Medio Ambiente 2002). De 2005 a la fecha, en el ANPCF se han llevado a cabo cinco proyectos de restauración de selva inundable, cuya principal acción ha consistido en la plantación de árboles de *P. aquatica* en áreas cubiertas por una capa de vegetación recalcitrante compuesta principalmente por enredaderas herbáceas del género *Ipomoea* y pastos del género *Leersia* (Sánchez Luna 2018).

En este contexto, la presencia de las enredaderas *Ipomoea tiliacea* e *Ipomoea indica* se ha convertido en uno de los principales retos de manejo (Sánchez Luna 2018) (Figura 1). Aunque ambas especies están reportadas en la Flora de Veracruz (McDonald 1994), crecen como malezas ambientales y especies transformadoras del ecosistema (*sensu* Pyšek *et al.* 2004) pues, además de cubrir densamente el suelo, trepan sobre los árboles, particularmente sobre plántulas y brinzales, sombreándolos y causándoles daño mecánico. Esto repercute en una reducción de su crecimiento y, eventualmente, puede causar su muerte (Sánchez Luna 2018). La capa de vegetación que forman estas plantas es chapeada al inicio del proceso de restauración. Sin embargo, se ha visto que se regenera y crece rápidamente, haciendo uso de los árboles plantados como soporte, por lo cual ha sido necesario implementar chapeos periódicos para limitar su proliferación y favorecer el crecimiento y supervivencia de los árboles.

Durante el proceso de restauración se presentan modificaciones en el régimen de disturbio del ecosistema y en las condiciones de variables como la disponibilidad de luz y de soportes. Al remover la biomasa aérea con el chapeo, se introduce un disturbio adicional al ecosistema; los soportes aparecen al plantar los árboles y, cuando estos aumentan su cobertura, sombrean a la vegetación herbácea del sotobosque, escenario en el que podría o no realizarse nuevos chapeos.

Por lo tanto, el diseño de estrategias de control de la capa de vegetación recalcitrante formada por *Ipomoea* requiere de una mejor comprensión del efecto de estas variables en el crecimiento de *Ipomoea* y su regeneración después del chapeo.



Figura 1. A. Panorama de un sector del Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte con vegetación recalcitrante dominada por enredaderas del género *Ipomoea* y pastos del género *Leersia*; en la parte inferior se observan líneas de árboles plantados durante una reciente iniciativa de restauración; en el centro, al lado opuesto del riachuelo, el área de estudio de este trabajo, donde no se han llevado a cabo acciones de restauración; al fondo una franja de selva, la carretera costera y el mar del Golfo de México. B. Crecimiento de enredaderas de *Ipomoea* en ausencia de soportes. C. *Ipomoea* creciendo sobre un árbol de *Pachira aquatica* plantado como parte de una iniciativa de restauración. D-E. Flor campanulada y fruto en cápsula dehiscente característicos del género *Ipomoea*. F-G. Detalle de las enredaderas creciendo sobre pasto y tallos propios. Fotografías: Gerardo Sánchez, Marco González y Laura Aguirre.

Por otro lado, las dos especies de *Ipomoea* presentes en el ANPCF tienen rizomas (Carranza 2008), por lo que además de la germinación de semillas, una fuente importante para su regeneración después del chapeo sería el reclutamiento de rebrotes producidos a partir de remanentes del rizoma en el suelo, estructuras particularmente ventajosas para las plantas ribereñas, puesto que pueden permanecer luego de disturbios intensos y sobrevivir en suelos anegados durante largos periodos de tiempo (Capon 2016). Asimismo, se cree que estas especies están formando bancos de semillas no sólo en el suelo de áreas de vegetación herbácea, sino también al interior de parches de selva adyacentes, donde germinarían aprovechando eventos que aumenten la disponibilidad de luz en el sotobosque (Schnitzer 2015), como las tormentas tropicales comunes en la planicie costera de la región del Golfo de México (Coordinación Estatal de Medio Ambiente 2002). Así, es útil comprender el aporte del reclutamiento de rebrotes y de la germinación de semillas a la regeneración de *Ipomoea* y su dispersión hacia parches de selva adyacentes.

Como hipótesis se plantea que el chapeo logrará disminuir significativamente la biomasa de *Ipomoea* en el corto plazo, aunque la disponibilidad de soportes y exposición directa a la luz deberían favorecer su regeneración y crecimiento. Además, después de ser chapeadas, la regeneración de *Ipomoea* ocurrirá principalmente por producción de rebrotes vegetativos y en menor medida por geminación de semillas, pero estas últimas también se están acumulando en el suelo de parches de selva adyacentes. Finalmente, especies de *Ipomoea* presentes en la ANPCF tienen alta tolerancia a la inundación, por lo cual no debería haber diferencias en su biomasa acumulada en razón del nivel de inundación de terreno.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el crecimiento, la regeneración tras el chapeo y la dispersión de semillas de *Ipomoea tiliaca* e *Ipomoea indica* en el contexto de la restauración de la selva inundable del centro de la planicie costera de la región del Golfo de México.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a. Evaluar el efecto del chapeo, el sombreado, la presencia de soportes y el nivel de

inundación del suelo en la acumulación de biomasa de las dos especies.

b. Evaluar el efecto del sombreado y el nivel de inundación del suelo en la regeneración de las dos especies después del chapeo.

c. Evaluar la formación de bancos de semillas de las dos especies en áreas de vegetación herbácea y parches de selva adyacentes.

4. METODOLOGÍA

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se desarrolló en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte, un área protegida estatal ubicada en el centro de la planicie costera del centro del Golfo de México, región en la que numerosos ríos forman planicies de inundación (Moreno-Casasola e Infante Mata 2010). El ANPCF forma parte de la planicie de inundación del río Tecolutla y se encuentra ubicada en el municipio del mismo nombre en el estado de Veracruz, México.

El clima es cálido húmedo, con una temperatura media anual de 24°C y una precipitación total anual de alrededor de 1450 mm (Coordinación Estatal de Medio Ambiente 2002; Infante Mata *et al.* 2012). En la región se distinguen tres temporadas climáticas: una lluviosa de julio a octubre, una de vientos fuertes y lluvia con un frente frío de noviembre a febrero y una seca de marzo a junio (Infante Mata *et al.* 2012). Debido a que se encuentra en la zona de influencia de las trayectorias ciclónicas del Golfo de México, la precipitación del verano está asociada a depresiones tropicales, tormentas tropicales o huracanes (Coordinación Estatal de Medio Ambiente 2002).

La inundación que caracteriza a este humedal se produce durante 40% del año y es debida a agua dulce (salinidad de 0.21 ± 0.01 g de NaCl por cada litro de agua) (Infante-Mata *et al.* 2011). El pico de inundación ocurre generalmente en octubre cuando el nivel del agua llega a estar 50 cm por encima de la superficie del suelo; durante los meses siguientes, el nivel del agua desciende paulatinamente hasta quedar por debajo del nivel del suelo en febrero y alcanzar su nivel mínimo -alrededor de los 40 cm por debajo de la superficie suelo- en mayo-junio. A partir de entonces, el nivel del agua empieza a subir, sobrepasando la superficie del suelo a partir de

septiembre (Infante Mata *et al.* 2012).

Las coberturas vegetales presentes en el ANPCF incluyen manglar, selva inundable y humedales herbáceos, así como pastizales (Coordinación Estatal de Medio Ambiente 2002; Robledo Ruíz 2013) (Figura 2). La selva inundable, ocupa el mayor porcentaje del área de la ANPCF y en ella se han registrado 44 especies de árboles, entre las que destaca *Pachira aquatica* (Malvaceae) y, en menor medida, *Pithecellobium latifolium* (Fabaceae) y la liana *Hippocratea celastroides* (Celastraceae) (Infante Mata *et al.* 2011).

Para establecer los sitios trabajo de esta investigación, se eligió un humedal herbáceo cubierto por una capa de vegetación recalcitrante formada principalmente por enredaderas del género *Ipomoea* y pastos del género *Leersia* (Figura 1 A-B). Si bien esta comunidad vegetal es característica de las áreas en donde han tenido lugar los proyectos de restauración de la selva inundable en el ANPCF, el área elegida es este estudio no ha sido objeto de ninguna acción de restauración o de control de especies herbáceas. Además, en el área se encuentran algunos pequeños parches de selva donde crecen árboles de *Pachira aquatica*.

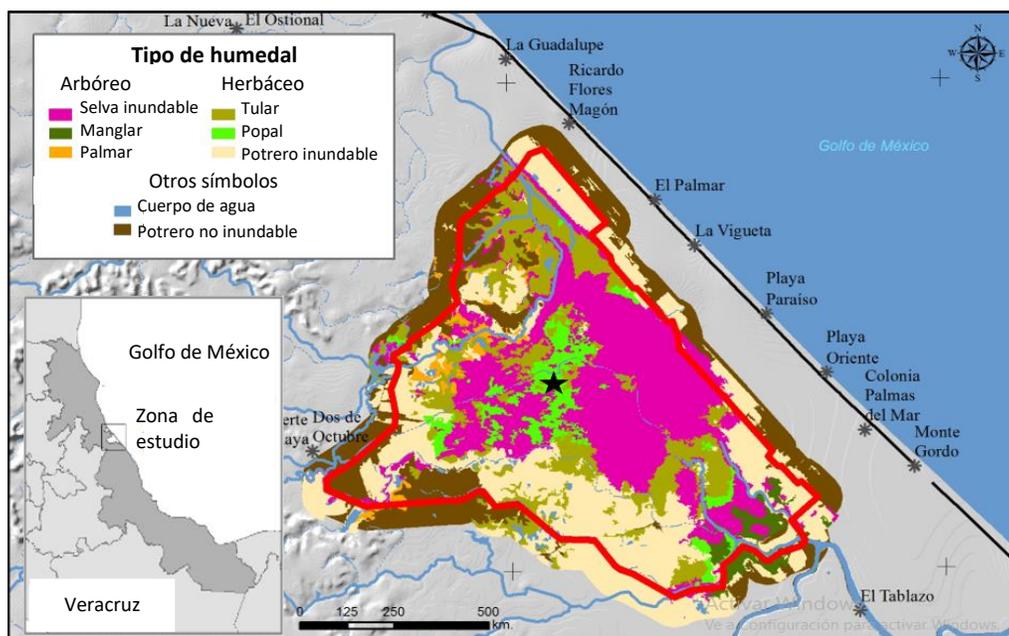


Figura 2. Coberturas vegetales en el área de estudio. Se muestra la delimitación del Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte en el centro de la planicie costera de la región del Golfo de México. Modificado de Moreno-Casasola *et al.* (2016).

4.2. MÉTODOS

a. Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa

- Unidades experimentales

Se establecieron 20 parcelas de 10 m × 10 m ubicadas aleatoriamente y separadas entre sí como mínimo por 20 m, como se muestra en la Figura 4. Para independizar las unidades experimentales de la vegetación circundante, se chapearon al inicio y periódicamente durante el experimento, corredores de un metro de ancho en el perímetro exterior de cada parcela (Figura 5 E).

Para evaluar el efecto de la disponibilidad de soportes en la acumulación de biomasa de las enredaderas, cada parcela se dividió en dos partes iguales. En una mitad de cada parcela se instalaron seis soportes de PVC de 15 cm de diámetro y 150 cm de altura, separados entre sí por dos metros y a una distancia de, al menos, dos metros del borde del cuadrante (Figura 3). Para agregar textura al tubo de PVC y facilitar su uso como soporte por parte de las enredaderas, se le hicieron muescas transversales (Figura 5 B) y, un mes después del inicio del experimento, se añadió a cada tubo cuatro segmentos de madera de 0.5 cm de diámetro que sobresalían 10 cm a cada lado del tubo (Figura 5 C). En la otra mitad de cada parcela se prescindió de la instalación de soportes (Figura 3).

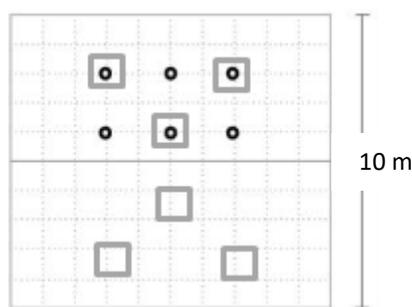


Figura 3. Unidad experimental para la evaluación del crecimiento de enredaderas del género *Ipomoea*. Los círculos negros representan soportes y los cuadros grises las áreas en las que se cosechó la biomasa aérea al final del experimento.

Para caracterizar la hidrología de cada parcela, se instaló un piezómetro en la esquina sureste de cada unidad experimental siguiendo la metodología propuesta por Peralta Peláez *et al.* (2009).

Usando este instrumento, se hicieron cinco mediciones del nivel del agua con respecto a la superficie del suelo, separadas entre sí por lapsos de entre tres y cuatro semanas. Los registros realizados se presentan en el Anexo 1, Figura 14. Finalmente, como indicador del nivel de inundación característico de cada unidad experimental se usó el valor máximo medido en cada una.

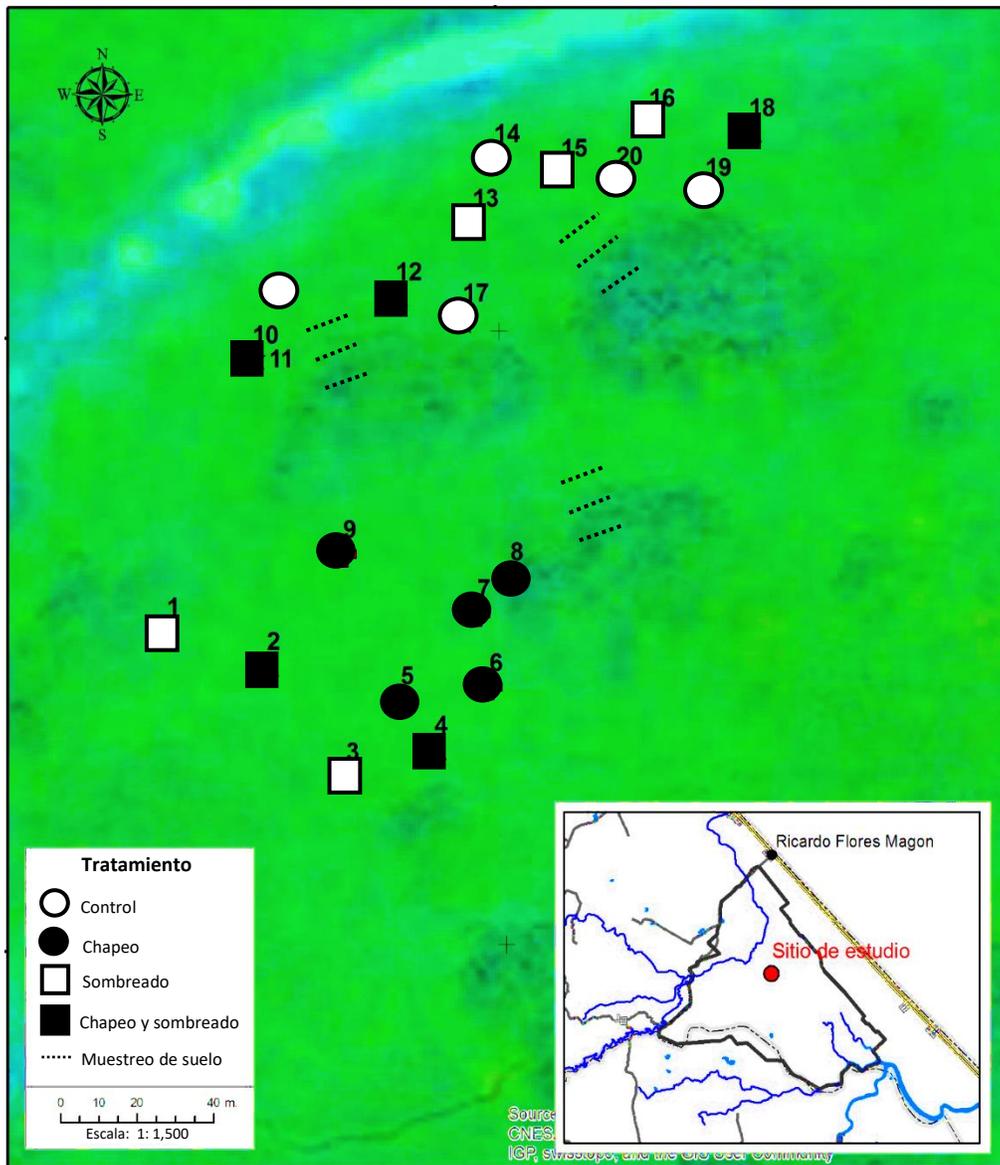


Figura 4. Ubicación de las parcelas experimentales en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte, municipio de Tecolutla, Veracruz, México. Mapa: Roberto Monroy y Laura Aguirre.

Para evaluar el efecto del chapeo y la sombra, se destinaron cinco de las parcelas anteriormente descritas a uno de los siguientes tratamientos: 1] Chapeo de la parcela al inicio del experimento eliminando la totalidad de la biomasa aérea y parte de la biomasa subterránea. La técnica implementada se ha usado previamente a la plantación de árboles en las áreas en restauración en la ANPCF y ha sido desarrollada por los trabajadores locales (Figura 5 F-G); 2] Sombreado de la parcela con malla sombra al 65% (Figura 5 H-I); 3] Chapeo y sombreado de la parcela con malla al 65% y 4] Control en el que la parcela no se sombreado ni se chapeó (Figura 5 D). La ubicación de estas parcelas en el área de trabajo se muestra en la Figura 4.

- Determinación de la biomasa final

Con el fin de estimar la biomasa seca acumulada por las plantas sin tener que transportar la totalidad del material vegetal para secarlo en un horno, se calculó una ecuación de regresión lineal que pasara por el origen (Eisenhauer 2003) con la que se modeló la biomasa en seco en función de la biomasa en fresco de cada una de las especies. Las ecuaciones obtenidas en cada caso se muestran en el Anexo 2, Figura 15. Para esto, antes de la terminación del experimento, se cosechó la biomasa aérea de diez áreas de un metro cuadrado en sectores aledaños a las parcelas experimentales. En cada una de estas muestras, se separó la vegetación por especies y, posteriormente, se pesaron muestras de diferente tamaño, en fresco y después de ser secadas a una temperatura de 70 °C. Para las dos especies de *Ipomoea* se discriminó entre tallos, peciolo y láminas foliares. Además, aunque no estaba contemplado inicialmente, este procedimiento se realizó para tres especies de la familia Poaceae.

Para estimar la acumulación de biomasa de las plantas en cada combinación de las variables experimentales, entre abril y agosto de 2017 se permitió el crecimiento de la vegetación en todas las. Pasado este lapso, cada parcela fue submuestreada cosechando la biomasa aérea en seis metros cuadrados dispuestos como se muestra en la Figura 3: tres en la mitad con soportes y tres en la mitad libre de soportes (Figura 5 J-K). La biomasa de cada especie fue determinada en fresco y, mediante las ecuaciones previamente calculadas, se estimó el valor de la biomasa en seco de cada especie por metro cuadrado.



Figura 5. Registro fotográfico del proceso metodológico para la estimación de la biomasa acumulada por dos especies del género *Ipomoea* en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte. **A.** Transporte del material a la zona de trabajo. **B.** Detalle de los tubos utilizados como soportes, se muestran la textura dada por cortes diagonales. **C.** Soporte instalado, se muestran los segmentos de madera que atraviesan transversalmente el soporte principal. **D.** Ejemplo de unidad experimental, se aprecia la presencia de soportes en una de las mitades; el área se muestra sin chapeo ni sombreado; los soportes de bambú son los usados para sostener la malla sombra en los tratamientos con sombreado. **E.** Callejón chapeado alrededor de cada unidad experimental para independizarla de la vegetación circundante. **F.** Dos trabajadores locales chapeando una unidad experimental. **G.** Unidad experimental chapeada. **H.** Preparación de la malla-sombra para los tratamientos de sombreado. **I.** Unidad experimental del tratamiento con sombra y sin chapeo. **J.** Preparación para la cosecha de un metro cuadrado de vegetación en un área con soportes. **K.** Soporte después de la cosecha de vegetación. **L.** Trabajadoras locales durante la clasificación de las plantas cosechadas. **M.** Tallos de *I. tiliacea*, se aprecia su forma de crecimiento, enrollándose sobre sí mismas formando conjuntos de tallos entrelazados muy resistentes. Fotografías: Laura Aguirre.

- Análisis de datos

Para poner a prueba el efecto del nivel de inundación, el chapeo al inicio del experimento, el sombreado, la disponibilidad de soportes sobre la biomasa acumulada por cada especie de *Ipomoea* se utilizó un modelo lineal generalizado mixto (Zuur *et al.* 2011). El modelo incluyó el nivel máximo de inundación como covariable y las demás variables experimentales como factores binarios y, en cada caso, puso a prueba el efecto de cada variable independiente, así como la interacción entre éstas. Adicionalmente, el número de la unidad experimental en la que se realizó cada medición se incluyó como variable de efecto aleatorio. Esto permitió considerar la no independencia de las mediciones hechas en los seis diferentes metros cuadrados al interior de cada unidad experimental y, además, evaluar el efecto de la variable soporte a esta escala. El mismo procedimiento se utilizó para modelar la biomasa del conjunto de tres especies de la familia Poaceae: *Leersia hexandra*, *Leersia orizoides* e *Hymenachne amplexicaulis*, pero, en este caso, se omitió el efecto de la disponibilidad de soportes. Para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza, se incluyó en cada modelo un término para modelar la varianza. El análisis se llevó a cabo usando el paquete nlme del programa R versión 3.4.2.

b. Efecto de la sombra y el nivel de inundación en la regeneración después del chapeo

- Unidades experimentales y conteo de rebrotes y plántulas

Para probar el efecto de la sombra y el nivel de inundación en la regeneración de *I. indica* e *I. tiliacea*, se hizo un conteo de rebrotes y plántulas en las diez parcelas que habían sido chapeadas (ver literal anterior: Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa). El conteo se realizó en dos cuadrantes de 1 m² en el centro de cada parcela un mes después del inicio del experimento. La mitad de estas diez parcelas estaba sombreada con malla al 65% y la otra mitad, completamente expuesta al sol. Como indicador del nivel de inundación se usó el nivel máximo medido en cada parcela (Anexo 2, Figura 14).

- Análisis de datos

El número de rebrotes producido por las plantas un mes después del chapeo, fue modelado en función del nivel de inundación, el sombreado y la especie usando un modelo lineal

generalizado mixto. En el modelo, además de estas variables, que fueron consideradas como de efecto fijo, se incluyó como variable de efecto aleatorio el número de la parcela en la cual se realizó el conteo. Para cumplir con el supuesto de homogeneidad de varianza, se incluyó en el modelo un término para modelar la varianza. El análisis se llevó a cabo usando el paquete nlme del programa R versión 3.4.2.

c. **Formación de banco de semillas**

- Unidades experimentales

Se establecieron nueve transectos lineales de 15 m de longitud, distribuidos como se muestra en la Figura 4: tres en pequeños parches de selva en el área de trabajo, tres en el borde entre estos parches y las áreas de vegetación herbácea y, finalmente, tres en las áreas de vegetación herbácea. En cada uno de estos transectos se tomaron tres muestras de suelo con un nucleador de 10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad.

- Germinación y conteo de plántulas

Estas muestras fueron llevadas a un invernadero en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología A.C, en el municipio de Actopan, Veracruz. Una vez allí se retiraron restos de raíces y rizomas de las muestras y se pusieron en bandejas de plástico para permitir la geminación de semillas.

Pasado un mes desde el inicio del periodo de germinación, se hizo un conteo de las plántulas germinadas de cada morfotipo identificado. Una porción de estas plántulas se trasplantó a una maceta individual para mejorar su determinación taxonómica. Posteriormente, pasados tres meses desde el inicio del periodo de germinación se hizo un nuevo conteo de plántulas, siguiendo la misma metodología. Finalmente, pasados siete meses desde el inicio del periodo de germinación, se hizo una nueva revisión de las bandejas, esta vez sólo para examinar la germinación de *Ipomoea*.



Figura 6. Registro fotográfico del proceso metodológico para la caracterización del banco de semillas formado en áreas destinadas a la restauración en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte. **A.** Muestreo del suelo y almacenamiento de la muestra para su transporte. **B.** Invernadero en donde tuvo lugar la germinación semillas. **C.** Bandejas con las muestras de suelo al inicio del periodo de germinación. **D.** Algunos pastos del género *Hymenachne* germinados a partir de semillas almacenadas en el suelo. Fotografías: Laura Aguirre.

5. RESULTADOS

5.1. Acumulación de biomasa de *Ipomoea*

a. Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa de *Ipomoea tiliacea*

La biomasa acumulada por *I. tiliacea* al final del experimento fue significativamente menor en las parcelas chapeadas que en las no chapeadas ($\chi^2 = 0.2581$, g.l.=1, $p < 0.001$; Cuadro 1) (Figura 7). El promedio de biomasa al final del experimento en parcelas no chapeadas fue de 143.9 g/m^2 y el valor máximo fue de 480.6 g/m^2 ; entre tanto, en áreas chapeadas el promedio y el valor máximo de biomasa final de *I. tiliacea* fueron de 18.2 g/m^2 y 189.8 g/m^2 , respectivamente. Estos últimos valores representan la biomasa de la especie que se regeneró durante cinco meses de crecimiento.

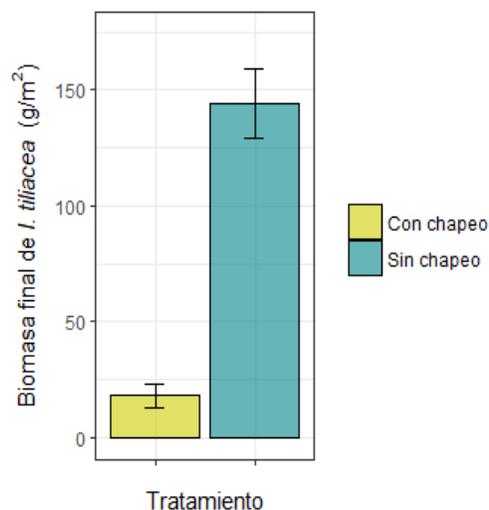


Figura 7. Biomasa acumulada por *Ipomoea tiliacea* en parcelas chapeadas y no chapeadas (promedio ± 1 error estándar).

Ninguna de las demás variables experimentales tuvo un efecto significativo en la biomasa final de *I. tiliacea* (Cuadro 1). Sin embargo, la interacción entre el sombreado, la disponibilidad de soportes y el nivel de inundación sí lo tuvo ($\chi^2 = 2.3935$, g.l.=1, $p < 0.01$; Cuadro 1) (Figura 8). La biomasa acumulada por *I. tiliacea* fue mayor en presencia de soportes, sin embargo, este efecto favorable no fue tan marcado cuando el área estuvo sombreada. En áreas sin soportes, donde la biomasa de *I. tiliacea* fue menor, no se encontraron diferencias debidas a la sombra. Las diferencias en la biomasa acumulada por *I. tiliacea* debidas a la sombra y la disponibilidad de soportes son evidentes cuando el nivel de inundación es bajo, pero en áreas donde el nivel de inundación es máximo la biomasa acumulada tiende a cero y estas diferencias se anularon.

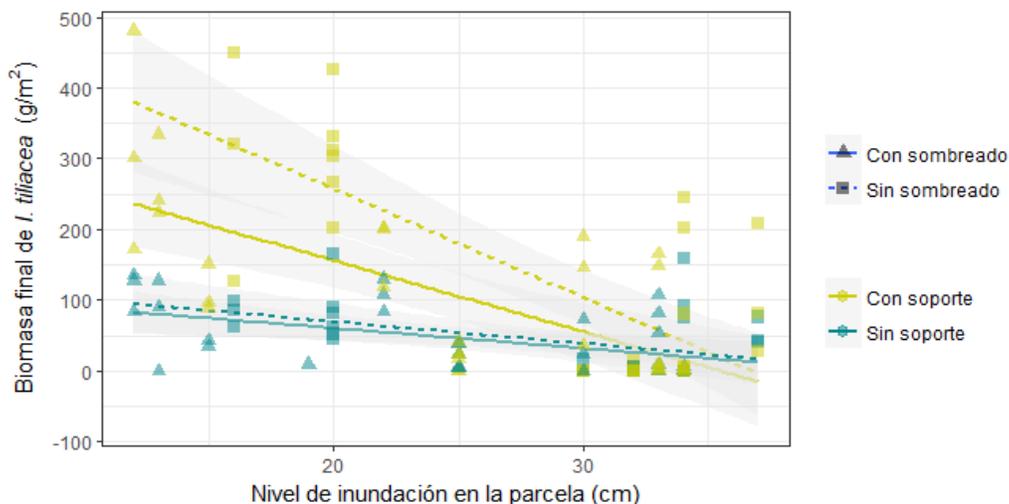


Figura 8. Biomasa acumulada por *Ipomoea tiliacea* en diferentes condiciones de sombreado, disponibilidad de soportes y nivel de inundación del suelo. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017. Las áreas grises alrededor de las líneas representan el intervalo de confianza al 95%.

b. Efecto de variables ambientales asociadas al manejo en la acumulación de biomasa de *Ipomoea indica*

La interacción entre el chapeo, el sombreado y el nivel de inundación tuvo un efecto significativo en la biomasa acumulada por *I. indica* ($X^2= 8.56$, g.l.=1, $p<0.01$; Cuadro 1) (Figura 9). Cuando el área fue chapeada, *I. indica* acumuló menor biomasa. Además, en condiciones de sombreado *I. indica* también acumuló una biomasa significativamente menor ($X^2= 4.24$, g.l.=1, $p<0.05$; Cuadro 1), de manera que en las parcelas no chapeadas pero sombreadas, el promedio de la biomasa alcanzada por *I. indica* fue tan bajo como en parcelas chapeadas (9.68 g/m^2 , frente a 44.0 g/m^2 en parcelas no sombreadas).

El nivel de inundación también tuvo un efecto directo significativo en la acumulación de biomasa de *I. indica* ($X^2= 10.948$, g.l.=1, $p<0.001$; Cuadro 1). En parcelas con niveles de inundación bajos la biomasa acumulada por *I. indica* fue muy baja, mientras en las parcelas con niveles de inundación en el extremo superior del gradiente, la biomasa acumulada fue mayor, alcanzando valores de hasta 500 g/m^2 . Sin embargo, este efecto no fue evidente cuando las parcelas se chapearon o sombreadaron (Figura 9).

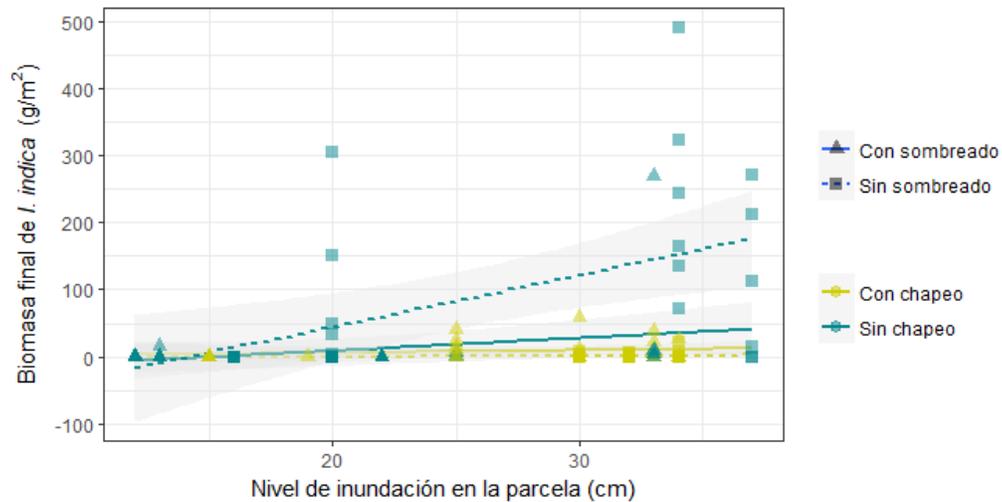


Figura 9. Biomasa acumulada por *Ipomoea indica* en diferentes condiciones de sombreado, chapeo y nivel de inundación de la parcela. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017. Las áreas grises alrededor de las líneas representan el intervalo de confianza al 95%.

El efecto de los soportes sólo puede entenderse teniendo en cuenta su interacción con las otras tres variables experimentales ($\chi^2= 4.945$, g.l.=1, $p<0.005$; Cuadro 1). Así, la disponibilidad de soportes estuvo relacionada con una mayor biomasa de *I. indica* solamente en áreas no chapeadas, siendo mayor su efecto en áreas sin sombreado y en los extremos superiores del gradiente de inundación. Mientras que el efecto positivo de la disponibilidad de soportes tampoco se apreció en el extremo inferior del gradiente de inundación (Figura 10, derecha).

c. Comparación de los patrones de acumulación de biomasa de *Ipomoea tiliacea* e *Ipomoea indica*

En ausencia de chapeo, soportes o sombreado, la biomasa acumulada por *Ipomoea* en este humedal puede explicarse por la interacción de la especie y el nivel de inundación ($t=-2.183$, $p<0.05$). *I. tiliacea* acumuló en promedio 81.61 g/m^2 , mientras *I. indica* acumuló 33.4 g/m^2 ($t=49.55$, $p<0.005$). Esta diferencia se mantuvo en parcelas con niveles de inundación bajos e intermedios, mientras que, en parcelas con niveles de inundación altos, la diferencia se anuló, puesto que a medida que aumentó el nivel de inundación la biomasa acumulada por *I. indica* fue

mayor, en tanto que la biomasa acumulada por *I. tiliacea* permanece relativamente constante a lo largo del gradiente de inundación (Figura 10, línea azul del panel inferior derecho de cada especie).

Este patrón se conservó para las dos especies en ausencia de soportes, sin embargo, en presencia de soportes *I. tiliacea* aumentó su biomasa final especialmente en áreas con bajos niveles de inundación, de manera que se generó una relación inversa entre el nivel de inundación y la biomasa acumulada por esta especie (Figura 8 y Figura 10 izquierda), es decir, una tendencia opuesta a la relación directa entre el nivel de inundación y la biomasa acumulada por *I. indica*. Asimismo, la disponibilidad de soportes favoreció la acumulación de biomasa de *I. tiliacea* incluso en parcelas chapeadas y sombreadas, mientras que su efecto positivo en la biomasa de *I. indica* fue muy reducido en parcelas sombreadas y prácticamente nulo en parcelas chapeadas. En ambos casos la mayor diferencia en la biomasa debido a la presencia de soportes se presentó en las parcelas sin chapeo ni sombreado, siendo esta de mayor magnitud en el caso de *I. tiliacea*. Esta especie acumuló aproximadamente cuatro veces más biomasa (en el extremo inferior del gradiente de inundación), mientras *I. indica* acumuló dos veces más biomasa (en el extremo superior del gradiente de inundación) en respuesta a la disponibilidad de soportes (Figura 10).

En ambas especies se pudo apreciar un efecto negativo del chapeo en la biomasa acumulada. Además, en el caso de *I. indica*, el efecto negativo del sombreado fue de la misma magnitud que el del chapeo, en tanto que en *I. tiliacea* este efecto fue menor. Cuando la diferencia en la biomasa acumulada asociada al efecto de la sombra fue máxima (áreas con soportes en el extremo inferior del gradiente de inundación (Figura 10), la biomasa de *I. tiliacea* en áreas sombreadas fue unas dos veces menor que la de áreas no sombreadas. En el caso de *I. indica*, esta máxima diferencia fue más pronunciada, siendo la biomasa final unas cuatro veces menor en áreas sombreadas que en áreas no sombreadas (en áreas no chapeadas en el extremo superior del gradiente de inundación, Figura 10).

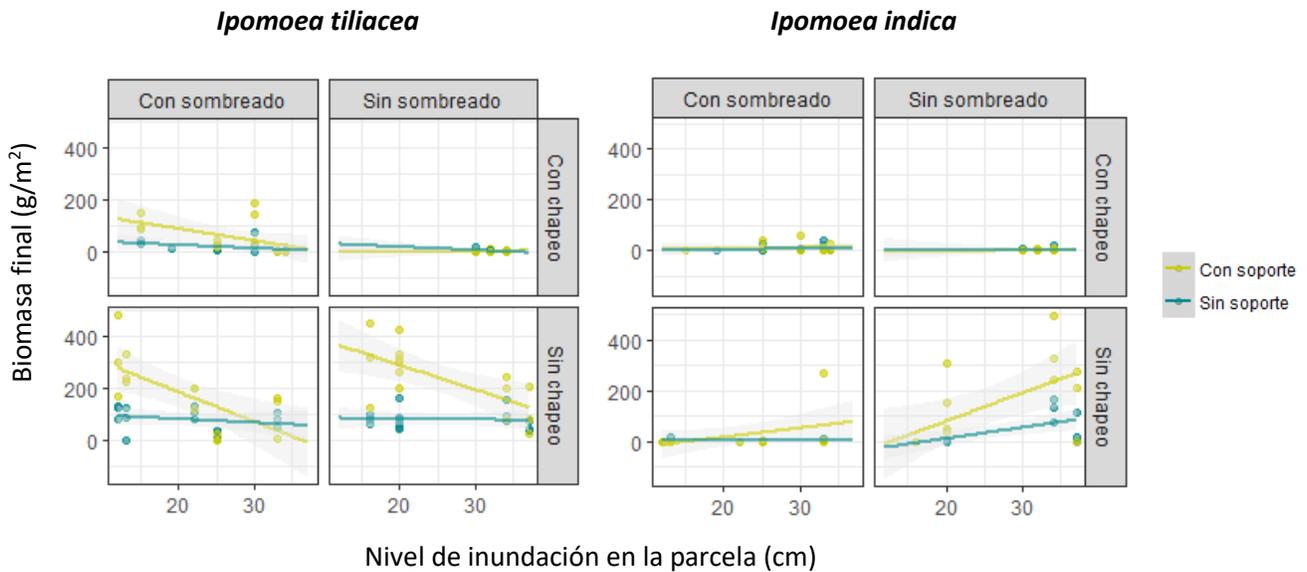


Figura 10. Resumen del efecto de las variables experimentales en la acumulación de biomasa de dos especies de *Ipomoea* del ANPCF. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017. Las áreas grises alrededor de las líneas representan el intervalo de confianza al 95%.

5.2. Efecto de la sombra y el nivel de inundación en la producción de rebrotes de *Ipomoea*

La regeneración de *Ipomoea* un mes después del chapeo, ocurrió por el reclutamiento de rebrotes producidos a partir de remanentes del rizoma en el suelo y no se observó germinación de semillas. El número de rebrotes se explicó por la interacción entre los factores especie, sombreado y nivel de inundación ($\chi^2=5.116$, g.l.=1, $p<0.05$; Cuadro 3). En promedio, *I. tiliacea* produjo 4.9 rebrotes/m², un número significativamente mayor a los 0.9 rebrotes/m² que produjo *I. indica* ($\chi^2= 16.290$, g.l.=1, $p<0.001$; Cuadro 3) (Figura 11).

Esta diferencia fue máxima cuando el nivel de inundación fue mínimo y se redujo a medida que el nivel de inundación aumentó, hasta que se anuló en el extremo superior del gradiente de inundación, punto en el que el número de rebrotes producido por ambas especies estuvo alrededor de cero. Esto se debe a que la interacción entre el nivel de inundación y la especie fue significativa ($\chi^2=3.972$, g.l.=1, $p<0.05$; Cuadro 3). Mientras *I. tiliacea* produjo menos rebrotes a medida que aumentó el nivel de inundación, este factor no afectó la producción de rebrotes de *I. indica*, especie que presentó una producción de rebrotes ligeramente superior en el extremo superior del gradiente de inundación (Figura 11). Este patrón se apreció en las parcelas chapeadas

y sombreadas, mientras que en las parcelas expuestas a la luz no se observó ningún efecto del nivel inundación. Sin embargo, en este tratamiento no se abarcaron niveles de inundación en el extremo inferior del gradiente, por lo que no fue posible inferir el efecto de esta variable experimental en la producción de rebrotes de *Ipomoea*.

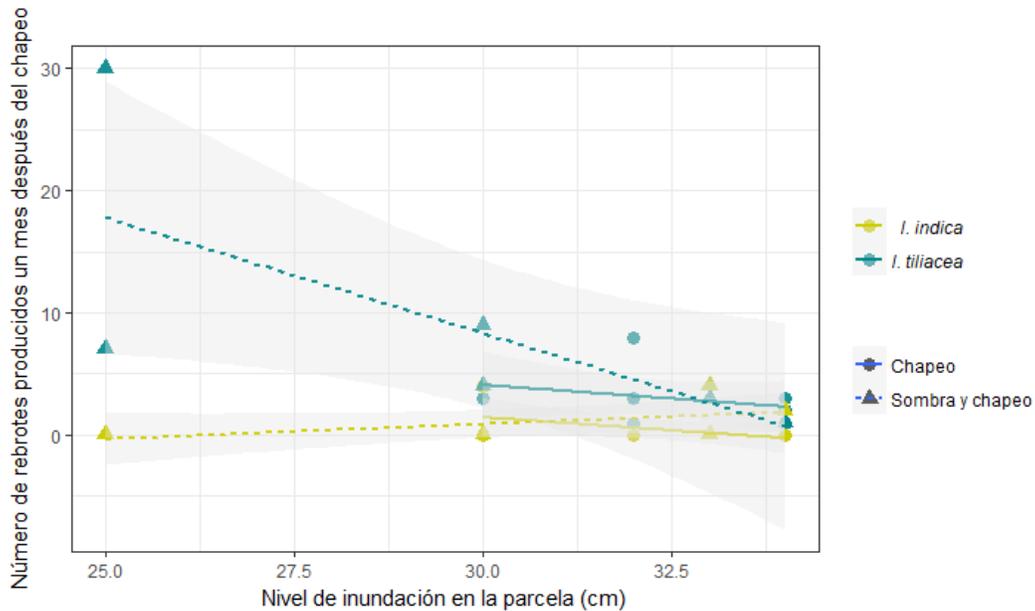


Figura 11. Número de rebrotes producidos por *Ipomoea tiliacea* e *I. indica* un mes después del chapeo de las parcelas, en diferentes condiciones de sombreado y nivel de inundación. El nivel de inundación corresponde al máximo medido en el periodo abril-agosto del 2017. Las áreas grises alrededor de las líneas representan el intervalo de confianza al 95%.

5.3. Formación de banco de semillas

Después de un periodo de germinación de siete meses no se observó germinación de semillas de *I. indica* ni de *I. tiliacea*. En cambio, durante los tres primeros meses germinaron abundantemente los pastos *Leersia hexandra*, *Leersia orizoides* e *Hymenachne amplexicaulis*, tanto en áreas de vegetación abierta como en los bordes de los parches de vegetación arbolada. También en estas áreas estuvieron representadas en el banco de semillas, aunque en menor proporción, otras especies menos abundantes en el área de estudio como *Cyperus digitatus* (Cyperaceae), el arbusto *Ludwigia octovalvis* (Onagraceae), la enredadera *Mikania micrantha* (Asteraceae) y la hierba *Commelina erecta* (Commelinaceae) (Figura 12). En los parches de selva

adyacentes, el número de semillas germinadas fue más reducido y de composición diferente, ya que geminaron semillas de *L. octovalvis* y otras dicotiledóneas y, en mayor medida, de *Pontederia* sp. (Pontedericeae) (Figura 12).

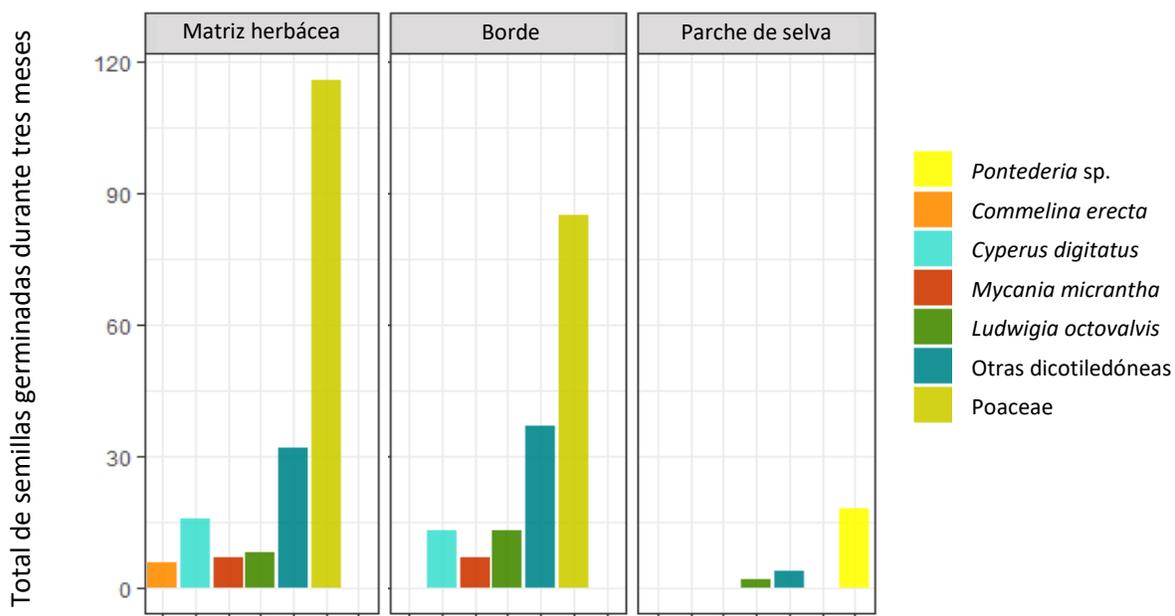


Figura 12. Germinación del banco de semillas proveniente de áreas con tres tipos de coberturas vegetales en el Área Natural Protegida Ciénaga del Fuerte.

5.4. Efecto de variables ambientales y de manejo en la regeneración y crecimiento de la familia Poaceae

La biomasa final de los pastos en parcelas completamente expuestas a la luz fue significativamente mayor que en parcelas sombreadas ($\chi^2= 17.67$, g.l.=1, $p<0.001$; Cuadro 2) El promedio de la biomasa acumulada por los pastos en parcelas expuestas a la luz fue de 503.3 g/m^2 , en tanto que en parcelas sombreadas la biomasa promedio fue de 277.6 g/m^2 . Este patrón se mantiene tanto en parcelas chapeadas como no chapeadas; sin embargo, la biomasa final de los pastos fue significativamente mayor en parcelas chapeadas ($\chi^2= 8.248$, g.l.=1, $p<0.005$; Cuadro 2), siendo el promedio de la biomasa acumulada en áreas chapeadas 459.5 g/m^2 y en áreas no chapeadas 261.4 g/m^2 (Figura 13). El nivel de inundación no mostró un efecto significativo en la biomasa final de los pastos (Cuadro 2).

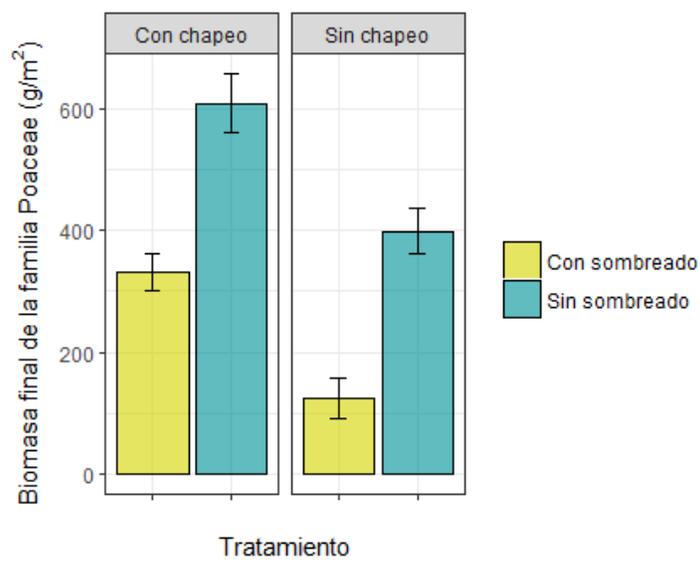


Figura 13. Biomasa final de la familia Poaceae en diferentes condiciones de chapeo y sombreado (promedio ± 1 error estándar).

6. DISCUSIÓN

Los patrones de crecimiento y regeneración de *I. indica* e *I. tiliacea* en respuesta a los diferentes niveles de inundación disponibles en el ANPCF y a la modificación del régimen de disturbio y de la disponibilidad de luz y soportes durante el proceso de restauración de la selva inundable, permiten un mejor entendimiento de la dinámica de la capa de vegetación recalcitrante que conforman estas especies. Este entendimiento es la base para el planteamiento de estrategias de manejo más efectivas que aumenten la probabilidad de éxito de la restauración de la selva inundable.

Las dos especies de *Ipomoea*, se ven afectadas y favorecidas por diferentes combinaciones de condiciones ambientales durante la restauración. En general, puede decirse que *I. tiliacea* responde con mayor eficiencia a la modificación de condiciones ambientales ligadas a la restauración, lo cual dificulta su manejo y la hace la especie que más daño puede causar a los árboles plantados. Para empezar, los resultados de este trabajo sugieren que los soportes son un recurso que limita el crecimiento de *Ipomoea* en áreas de vegetación herbácea y que cuando éstos aparecen debido a la plantación de árboles, *I. tiliacea* presenta una mayor habilidad para localizarlos y ascender en ellos. Como consecuencia, en un ambiente con soportes disponibles, *I.*

tiliacea es más exitosa que *I. indica* (den Dubbelden y Oosterbeek 1995) y, al desarrollar una gran cantidad de biomasa, se convierte en la especie más problemática en el contexto de la restauración. Este patrón está de acuerdo con observaciones hechas en lianas, según las cuales la velocidad de crecimiento en respuesta a la disponibilidad de soportes hace la diferencia entre las especies invasoras y las no invasoras (Leicht-Young y Pavlovic 2015).

El efecto favorable de la disponibilidad de soportes en la biomasa final de *I. tiliacea*, aún en condiciones de sombreado, apoya la idea de que el crecimiento de las plantas trepadoras está limitado por la disponibilidad de soportes más que por la disponibilidad de luz (Putz 1984), en contraste, la baja acumulación de biomasa de *I. indica* en condiciones de sombreado, a pesar de la disponibilidad de soportes, la contradice. Así, en general, los resultados de este trabajo sugieren que la tolerancia a la sombra de trepadoras herbáceas como *Ipomoea* está en un intervalo más amplio del que se asume por su condición de plantas pioneras (Schnitzer y Bongers 2002; Toledo-Aceves y Swaine 2008) y que la respuesta de las plantas trepadoras a diferentes condiciones de disponibilidad de luz ayuda a entender su diversidad y distribución en los ecosistemas (Schnitzer *et al.* 2004).

Una de las respuestas de *I. tiliacea* que explicaría su tolerancia a la sombra es la producción de hojas de sombra con láminas más grandes y oscuras. En condiciones de alta disponibilidad de luz, las dimensiones de sus láminas estuvieron dentro del intervalo característico de la especie, es decir 5-12 cm de largo y 4-9 cm de ancho (Carranza 2008), mientras en áreas sombreadas se observaron hojas de hasta 25 cm de largo y 18 cm de ancho. Esta plasticidad fenotípica no observada en *I. indica* constituye un interesante rasgo de historia de vida asociado a la tolerancia a la soombra de la especie que valdría la pena estudiar con mayor detalle en el futuro.

La tolerancia a la sombra de *I. tiliacea* apoya la idea de que algunas especies de trepadoras combinan características de plantas demandantes de luz y tolerantes a la sombra pues, aunque requieren una alta disponibilidad de luz para establecerse, una vez establecidas pueden permanecer incluso bajo las condiciones de sombra que genera el dosel (Schnitzer y Bongers 2002). Esto dificulta aún más su manejo durante la restauración de la selva inundable, pues no se puede esperar que desaparezca o disminuya substancialmente su abundancia cuando los árboles

plantados aumenen el tamaño de su copa y la sombreen, uno de los mecanismos por los que se ha propuesto que puede desintegrarse una capa de vegetación recalcitrante (Young y Peffer 2010). Esta sería una de las razones por las cuales se ha visto que la vegetación herbácea se mantiene incluso en zonas del ANPCF donde la restauración de la selva inundable inició hace más de siete años y los árboles plantados han alcanzado un diámetro promedio de copa cercano a los dos metros (Sánchez Luna 2018).

Sin embargo, la tolerancia a la sombra de *I. tiliacea* cedió en parcelas con mayores niveles de inundación, un patrón opuesto al que mostró *I. indica*, especie que tuvo una mayor tolerancia a la inundación, al menos cuando no tuvo presión por sombra. Así, los patrones de abundancia de estas dos especies denotarían un compromiso entre la tolerancia a la sombra y la tolerancia a la inundación (Hall y Harcombe 1998). Así, como ha sido sugerido por algunos autores (Hall y Harcombe 1998; Battaglia y Sharitz 2006), el contraste en la respuesta a estas dos variables ambientales ayuda comprender mejor los patrones de distribución de las plantas en los humedales. A su vez, este patrón es opuesto al observado por Ledo y Schnitzer (2014), quienes encontraron un bajo poder predictivo de las condiciones del hábitat en la densidad de lianas.

Los patrones de acumulación de biomasa observados en respuesta a la inundación y la sombra en áreas chapeadas tienen que ver no sólo con el efecto que tienen estas variables sobre el crecimiento de las plantas establecidas, sino también con su efecto en la capacidad de regeneración de las dos especies. En áreas chapeadas, *I. tiliacea* tuvo los mismos patrones de acumulación de biomasa que tuvo en áreas no chapeadas. En contraste, la tendencia de *I. indica* a acumular mayor biomasa en áreas con altos niveles de inundación y en respuesta a la disponibilidad de soportes, se anuló por completo en áreas chapeadas. Esto sugiere que esta especie puede controlarse con relativa facilidad durante la restauración, pues tiene una baja capacidad de tolerar condiciones de sombra y de regenerarse tras el chapeo, al menos en el corto plazo.

Puesto que se ha visto que las condiciones de alta disponibilidad de luz favorecen la regeneración de plantas trepadoras y de malezas en general (Horvitz *et al.* 1998; Ledo y Schnitzer 2014), era de esperarse un menor impacto del chapeo en parcelas completamente expuestas a la

luz que en aquellas que estuvieron sombreadas. Sin embargo, los resultados evidencian un patrón contrario, ambas especies tuvieron una menor biomasa final en parcelas chapeadas y expuestas a la luz que en parcelas chapeadas y sombreadas. Al respecto, es preciso considerar que en esta combinación de tratamientos el muestreo sólo abarcó áreas con niveles altos de inundación. Debido a que esta región del gradiente es la menos favorable para *I. tiliacea*, cabe esperar que esta especie acumule una mayor biomasa luego del chapeo en áreas con niveles de inundación más bajos. En contraste, estos valores de inundación son los más favorables para *I. indica* en parcelas no chapeadas. Por tanto, la escasa biomasa de *Ipomoea* en estas parcelas no puede explicarse por el efecto del nivel de inundación en el crecimiento de las plantas establecidas, sino por el efecto que tiene en su regeneración.

Debido a que desde el momento del chapeo el nivel del manto freático en estas áreas estuvo muy cerca de la superficie del suelo o incluso por encima de ésta, la biomasa subterránea remanente estuvo en condiciones de anegamiento, lo que habría limitado los mecanismos de tolerancia a la inundación y restringido la posibilidad de generar rebrotes a partir del rizoma. Este patrón denota una interacción entre la presión por defoliación y la presión por inundación que ha sido observada anteriormente en algunos pastos de humedales cuya regeneración tras la herbívora es mucho menor cuando se encuentran en condiciones de inundación (Striker *et al.* 2008).

Adicionalmente, tras el chapeo se evidenció una copiosa regeneración de pastos, al tiempo que las condiciones de exposición directa a la luz estuvieron asociadas a biomásas significativamente mayores de este grupo de plantas. Así, esta combinación de condiciones ambientales habría favorecido a los pastos por encima de las enredaderas en la competencia por reestablecerse en los espacios abiertos tras el chapeo. La regeneración de los pastos pudo haber sido favorecida en este contexto debido a que, a diferencia de *Ipomoea*, sí están formando un banco de semillas abundante y que germina rápidamente.

Por su parte, la regeneración de *Ipomoea* a partir del reclutamiento de rebrotes y no de la germinación de semillas está en consonancia con los hallazgos de investigaciones que señalan a la reproducción vegetativa como el mecanismo más importante en la colonización y proliferación

de plantas trepadoras, especialmente en áreas con un alto grado de perturbación y en respuesta a eventos de disturbio (Ledo y Schnitzer 2014). Así mismo, la reproducción vegetativa ha sido descrita como el proceso que más contribuye a la rápida proliferación de plantas formadoras de capas de vegetación recalcitrante (Royo y Carson 2006; Young y Peffer 2010). Además, la reproducción vegetativa se ha descrito como una estrategia exitosa para resistir disturbios que eliminan la biomasa aérea como el fuego y la herbivoría (Young y Peffer 2010). En este sentido, aunque los resultados de este trabajo sugieren que cuando el rizoma remanente permanece en condiciones de anegamiento del suelo, la reproducción vegetativa de *Ipomoea* después del chapeo está restringida, se sabe que este tipo de rizomas pueden sobrevivir largas temporadas en suelos anegados (Capon 2016) y, por lo tanto, esta limitación podría restringirse a la temporada húmeda y la producción de rebrotes podría reactivarse en la temporada seca.

Además de la no aparición de *Ipomoea*, fue un resultado sorpresivo encontrar en el banco de semillas a *Pontederia* sp., planta que, si bien es parte de humedales herbáceos del ANPCF, no es parte de la comunidad vegetal presente en el área de trabajo. El papel de las corrientes de agua como medio de dispersión de semillas podría estar originando estos dos fenómenos, por lo cual vale la pena estudiar el efecto de los flujos de agua en la conformación de bancos de semillas en este humedal.

Finalmente, la evaluación del efecto de la inundación y el sombreado sobre la producción de rebrotes, muestra que sigue los mismos patrones que la acumulación de biomasa de las dos especies, por lo que se refuerza la idea de la importancia de la reproducción vegetativa en la historia de vida de *I. indica* e *I. tiliacea*. Vale la pena tomar en cuenta que, debido a que el conteo de rebrotes se hizo en una sola ocasión, un mes después del chapeo, es probable que el número de rebrotes contabilizado sea un reflejo de la velocidad con la que cada especie produce rebrotes, siendo en este caso mayor en *I. tiliacea*, y no necesariamente la capacidad de producir rebrotes en el largo plazo.

El control *Ipomoea* y la restauración de la selva inundable

El efecto positivo de la presencia de soportes en la acumulación de biomasa, más evidente en ausencia de sombra y particularmente en *I. tiliacea* -las más abundante y problemática de las

especies-, ilustra el escenario que tiene lugar cuando se plantan arboles con fustes y copas pequeñas: se promueve el crecimiento de las enredaderas. Esto impacta negativamente el crecimiento y supervivencia de dichos árboles (Myers *et al.* 1995; Schnitzer y Bongers 2002; Sánchez Luna 2018). El chapeo de la vegetación herbácea, por tanto, es una estrategia necesaria en este primer momento para limitar el impacto de las enredaderas sobre los árboles recién plantados.

Los patrones de regeneración y crecimiento de las enredaderas en este humedal muestran que el conocimiento de la hidrología es muy importante en el diseño de estrategias de control de las enredaderas del género *Ipomoea* durante la restauración de la selva inundable en el ANPCF. Esto subraya la importancia de la caracterización de la topografía y las variaciones espaciales y temporales en la hidrología de los humedales del ANPCF.

Así, se sugiere priorizar para la plantación árboles áreas con mayores niveles de inundación, en donde no se favorece la proliferación de la especie más problemática y la producción de rebrotes de ambas especies está limitada, al menos en el corto plazo. Así mismo, el chapeo de las enredaderas debería realizarse preferiblemente durante las semanas previas al aumento del nivel del agua por encima de la superficie del suelo (entre los meses de julio y agosto, en este caso), para garantizar que la biomasa subterránea remanente permanezca en suelos anegados y, así, se limite la regeneración vegetativa durante el mayor tiempo posible. Por el contrario, las actividades de corte deben evitarse al inicio de la temporada seca, puesto que el bajo nivel del manto freático durante los meses siguientes favorecerá el crecimiento de *Ipomoea tiliacea* y la regeneración de ambas especies.

7. CONCLUSIONES

Las dos especies del género *Ipomoea* presentes en el ANPCF tienen como condiciones óptimas para su regeneración y crecimiento valores extremos en el gradiente de inundación propio del área. Si bien *I. indica* se ve favorecida por altos niveles de inundación, llegando a alcanzar una gran biomasa, su importancia relativa en la comunidad vegetal es menor a la de *I.*

tiliacea, con lo cual es la especie que puede causar mayor impacto negativo en el establecimiento de árboles plantados en el área.

Sin embargo, esta especie muestra una baja tolerancia a la inundación, acompañada de una mayor tolerancia a la sombra que *I. indica*, especie que muestra exactamente el patrón opuesto. Esta tolerancia a la sombra, junto con un uso más eficaz de los soportes disponibles, dificultan el manejo de *I. tiliacea* en el contexto de la restauración, puesto que la hacen una especie muy exitosa en la competencia con los árboles.

No obstante, su capacidad de regenerarse luego de ser chapeada es especialmente reducida en áreas con niveles de inundación altos. Esto, sumado a que, al igual que *I. indica*, depende de la producción de rebrotes para regenerarse y no forma un banco de semillas germinable, permitiría elaborar estrategias de control de mayor eficacia, al tomar en cuenta las variaciones espaciales y temporales de la inundación en ANPCF.

8. BIBLIOGRAFÍA

Addo-Fordjour, P. y Kwame, O. B. (2016). Linear edge effects on liana and tree communities in two tropical forest ecosystems in Ghana. *Ecological Research*, 31, 709–718.

Allen, B.P., Sharitz, R.R. y Goebel, P.C. (2007). Are lianas increasing in importance in temperate floodplain forests in the southeastern United States? *Forest Ecology and Management*, 242, 17–23.

Arroyo-Rodriguez, V. y Toledo-Aceves, T. (2009). Impact of landscape spatial pattern on liana communities in tropical rainforests at Los Tuxtlas, Mexico. *Applied Vegetation Science*, 12, 340–349.

Baker, H.G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 1–24.

Battaglia, L.L. y Sharitz, R.R. (2006). Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: A test of the flood-shade tolerance tradeoff hypothesis. *Oecologia*, 147, 108–118.

Bobbink, R., Whigham, D.F., Boudewijn, B. y Verhoeven, J.T.A. (2006). Wetland functioning in relation to biodiversity conservation and restoration. En: *Wetlands: Functioning, biodiversity conservation, and restoration* (eds. Bobbink, R., Beltman, B., Verhoeven, J.T.A. y Whigham, D.F.). Springer, pp. 8–11.

Campos, A., Pale Pale, J. y Juárez Eusebio, A. (2016). Servicios hidrológicos de los suelos de humedal: la capacidad de almacenamiento de agua. En: *Servicios ecosistémicos de las selvas y bosques costeros de Veracruz* (ed. Moreno-Casasola, P.). INECOL - ITTO - CONAFOR - INECC.

Capon, S. (2016). Riparian herbs. En: *Vegetation of Australian riverine landscapes : biology, ecology and management* (eds. Capon, S., James, C. y Reid, M.A.). CSIRO, Clayton South, pp. 103–118.

Carranza, E. (2008). Diversidad del género *Ipomoea* L. (Convolvulaceae) en el Estado de Michoacán, México. *Flora del Bajío y regiones adyacentes*.

Carrera-Hernandez, J., Peralta Peláez, L. y Sánchez-Higueredo, L. (2016). La filtración y depuración del agua. En: *Servicios ecosistémicos de las selvas y bosques costeros de Veracruz* (ed. Moreno-Casasola, P.). INECOL - ITTO - CONAFOR - INECC.

César, R.G., Holl, K.D., Girão, V.J., Mello, F.N.A., Vidal, E., Alves, M.C., et al. (2016). Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forests. *Biological Conservation*, 201, 309–313.

Coordinación Estatal de Medio Ambiente. (2002). *Área Natural Protegida Ciénega del Fuerte. Programa de Manejo*. Secretaría de Desarrollo Regional. Gobierno Constitucional del Estado de Veracruz.

Daehler, C.C. (1998). The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: Ecological

insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation*, 84, 167–80.

Davis, M.A. y Thompson, K. (2000). Eight ways to be a colonizer, two Ways to be an Invader: A proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81, 226–230.

den Dubbelden, K.C. y Oosterbeek, B. (1995). The availability of external support affects allocation patterns and morphology of herbaceous climbing plants. *Functional Ecology*, 9, 628–634.

den Dubbelden, K.C. y Verburg, R.W. (1996). Inherent allocation patterns and potential growth rates of herbaceous climbing plants. *Plant and Soil*, 184, 341–347.

Eisenhauer, J.G. (2003). Regression through the Origin. *Teaching. Statistics*, 3, 76.80.

Foster, J.R., Townsend, P.A. y Zganjar, C.E. (2008). Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat Thematic Mapper. *Remote Sensing of Environment*, 112, 2104–2117.

Gleason, H.A. (1926). Further views on the succession concept. *Ecology*, 8, 299–326.

Grauel, W.T. y Putz, F.E. (2004). Effects of lianas on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darien, Panama. *Forest Ecology and Management*, 190, 99–108.

Hall, B. y Harcombe, W. (1998). Flooding alters apparent position of floodplain saplings on a light gradient. *Ecology*, 79, 79:847-855.

Hernández, E., Campos C, A., Marín Muñiz, J.L. y Moreno-Casasola, P. (2016). Almacenes de carbono en selvas inundables, manglares, humedales herbáceos y potreros inundables. En: *Servicios ecosistémicos de las selvas y bosques costeros de Veracruz* (ed. Moreno-Casasola, P.). IENCOL - ITTO - CONAFOR - INECC, p. 360.

Horvitz, C.C., Pascarella, J.B., McMann, S., Freedman, A. y Hofstetter, R.H. (1998). Functional roles of invasive non-indigenous plants in Hurricane-affected subtropical hardwood forests. *Ecological Applications*, 8, 947–974.

Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P. y Madero-Vega, C. (2014). ¿*Pachira aquatica*, un indicador del límite del manglar?. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 143-160.

Infante-Mata, D., Moreno-Casasola, P., Madero-Vega, C., Castillo-Campos, G. y Warner, B.G. (2011). Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetlands of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest Ecology and Management*, 262, 1514–1531.

Infante Mata, D., Moreno-Casasola, P. y Madero-Vega, C. (2012). Litterfall of tropical forested wetlands of Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*, 98, 1–11.

Keddy, P.A. (2010). *Wetland ecology: Principles and conservation*. Segunda edición. Cambridge University Press.

Ledo, A. y Schnitzer, S.A. (2014). Disturbance and clonal reproduction determine liana

distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. *Ecology*, 95, 2169–2178.

Leicht-Young, S. y Pavlovic, N. (2015). Lianas as invasive species in North America. En: *Ecology of lianas* (eds. Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. y Putz, F.E.). Willey Blackwell, pp. 429–442.

Letcher, S.G. y Chazdon, R.L. (2009). Lianas and self-supporting plants during tropical forest succession. *Forest Ecology and Management*, 257, 2150–2156.

Lindig Cisneros, R. (2017). *Ecología de la restauración y restauración ambiental*. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad.

Marshall, A.R., Coates, M.A., Kivambe, E., Mnendendo, H., Mtoka, S., Mwakisoma, R., et al. (2017). Liana cutting for restoring tropical forests: a rare paleotropical trial. *African Journal of Ecology*.

Martínez-Izquierdo, L., García, M.M., Powers, J.S. y Schnitzer, S.A. (2016). Lianas suppress seedling growth and survival of 14 tree species in a Panamanian tropical forest. *Ecology*, 97, 215–224.

Mcdonald, A. (1994). Convolvulaceae II. *Flora de Veracruz*. Fascículo 67. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz - University of California, Riverside, California.

McKinney, M.L. y Lokwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 450–453.

Moreno-Casasola, P. e Infante Mata, D. (2010). *Veracruz. Tierra de ciénagas y pantanos*. Veracruz: Gobierno del Estado - Universidad Veracruzana - Instituto de Ecología A.C.

Moreno-Casasola, P., Monroy Ibarra, R., Hernández, M.E., Campos, A. y Vázquez González, C. (2016). La distribución de los servicios ecosistémicos. En: *Servicios ecosistémicos de las selvas y bosques costeros de Veracruz* (ed. Moreno-Casasola, P.). INECOL - ITTO - CONAFOR - INECC., p. 364.

Murphy, H.T., Metcalfe, D.J., Forest, T. y Murphy, H. (2016). The perfect storm: Weed invasion and intense storms in tropical forests. *Austral Ecology*, 41, 864–874.

Myers, R.S., Shaffer, G.P. y Llewellyn, D.W. (1995). Baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) restoration in southeast Louisiana: The relative effects of herbivory, flooding, competition, and macronutrients. *Wetlands*, 15, 141–148.

Peralta Peláez, L.A., Moreno-Casasola, P. y Infante-Mata, D. (2009). Construcción e instalación de piezómetros. En: *Breviario para describir, observar y manejar humedales* (eds. Moreno-Casasola, P. y Warner, B.G.).

Putz, F.E. (1984). The natural history of lianas in Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology*, 65, 1713–1724.

Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M. y Kirschner, J.

(2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53, 131–143.

Robledo Ruíz, A. (2013). Análisis de los servicios mitigación de impactos por tormentas y huracanes que proporcionan los humedales de Ciénega del Fuerte para Tecolutla, Veracruz. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana.

Royo, A.A. y Carson, W.P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 1345–1362.

Sánchez Luna, O.I. (2018). Evaluación de los cambios en la estructura y funcionamiento de la selva inundable del Área Natural Protegida Ciénega del Fuerte, Tecolutla, Veracruz, durante las acciones de restauración. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A.C.

Schnitzer, S.A. (2015). Increasing liana abundance in neotropical forests: causes and consequences. En: *Ecology of Lianas* (eds. Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R.J. y Putz, F.E.). Wiley-Blackwell, pp. 451–465.

Schnitzer, S.A. y Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 223–230.

Schnitzer, S.A. y Carson, W. (2010). Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters*, 13, 849–857.

Schnitzer, S.A., Parren, M.P.E. y Bongers, F. (2004). Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 190, 87–98.

Schnitzer, S. A, Dalling, J.W. y Carson, W.P. (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: Evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology*, 88, 655–666.

Schnitzer, S., van der Heijden, G., Mascaro, J. y Carson, W.P. (2014). Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology*, 95, 3008–3017.

Schnitzler, A., Arnold, C., Fiard, J., Joseph, P., Geobotanica, S.F., Schnitzler, A., *et al.* (2012). Post-hurricane responses of climbers in a Tropical Mountain Rain Forest of Martinique. *Folia Geobotanica* 47, 277–291.

Sepúlveda-Lozada, A., Geissen, V., Ochoa-Gaona, S., Jarquín-Sánchez, A., de la Cruz, S.H., Capetillo, E., *et al.* (2009). Influencia de tres tipos de vegetación ribereña en el control de la erosión fluvial en Pantanos de Centla, México. *Revista de Biología Tropical*, 57, 1153–1163.

Striker, G.G., Insausti, P. y Grimoldi, A. (2008). Flooding effects on plants recovering from defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. *Annals of Botany*, 102, 247–254.

Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24–39.

Tabarelli, M., Peres, C.A. y Melo, F.P.L. (2012). The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155, 136–140.

Toledo-Aceves, T. (2015). Above- and belowground competition between lianas and trees. En: *Ecology of Lianas* (eds. Schitzer, S., Bongers, F., Burnham, R.J. y Putz, F.E.). Wiley-Blackwell, pp. 149–164.

Toledo-Aceves, T. y Swaine, M.D. (2008). Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understorey in a tropical forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science.*, 19, 717–728.

Weber, E. (2003). *Invasive plant species of the world: A reference guide to environmental weeds*. CABI Publishing, Wallingford, UK; Cambridge, Massachusetts.

Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A. y Paton, S. (2004). Are lianas increasing in importance in Tropical Forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, 85, 484–489.

Yamamoto, S.-I. (2000). Forest gap dynamics and tree regeneration. Invited Review, *Journal of Forest Research*, 5, 223-229.

Young, T.P. y Peffer, E. (2010). “Recalcitrant understory layers” revisited: arrested succession and the long life-spans of clonal mid-successional species. *Canadian Journal of Forest. Research*, 40, 1184–1188.

Zuur, A.F., Leno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. y Smith, G.M. (2011). Mixed effects models and extensions in ecology with R. En: *Statistics for biology and health* (eds. Gail, M., Krickeberg, K., Samet, J.M., Tsiatis, A. y Wong, W.). Springer.

9. ANEXOS

9.1. CARACTERIZACIÓN DE LA HIDROLOGÍA DE CADA PARCELA

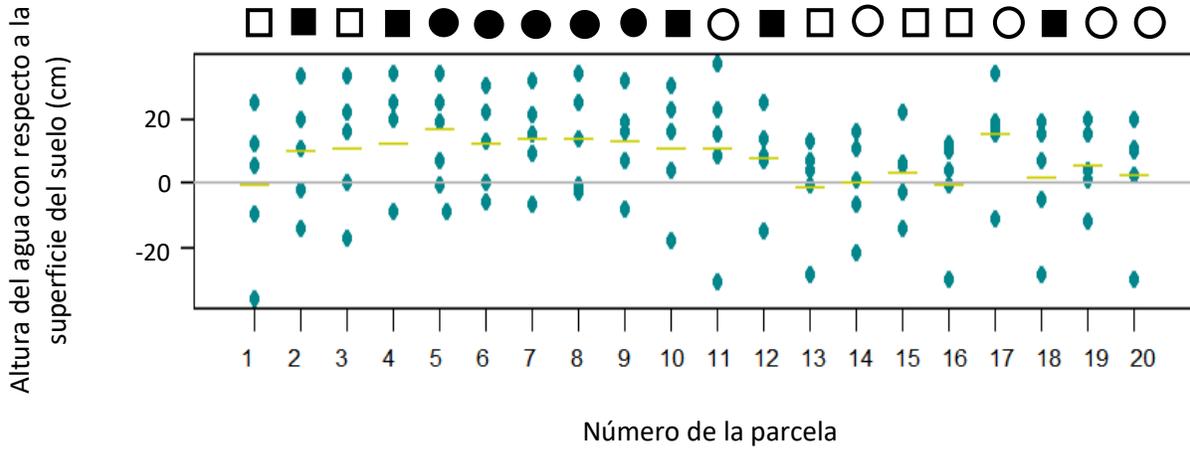


Figura 14. Nivel del manto freático en cada unidad experimental cinco momentos durante el transcurso del experimento. La ubicación de cada uno se muestra en la Figura 4. El nivel del suelo se muestra con la línea horizontal gris, mientras que el nivel medio de inundación en cada caso se representa en verde. Tratamiento de la unidad experimental: □ Sombreado, ● Chapeo, ■ Sombreado y chapeo, ○ Control.

9.2. ESTIMACIÓN DE BIOMASA SECA DE *Ipomoea* A PARTIR DE SU BIOMASA EN FRESCO

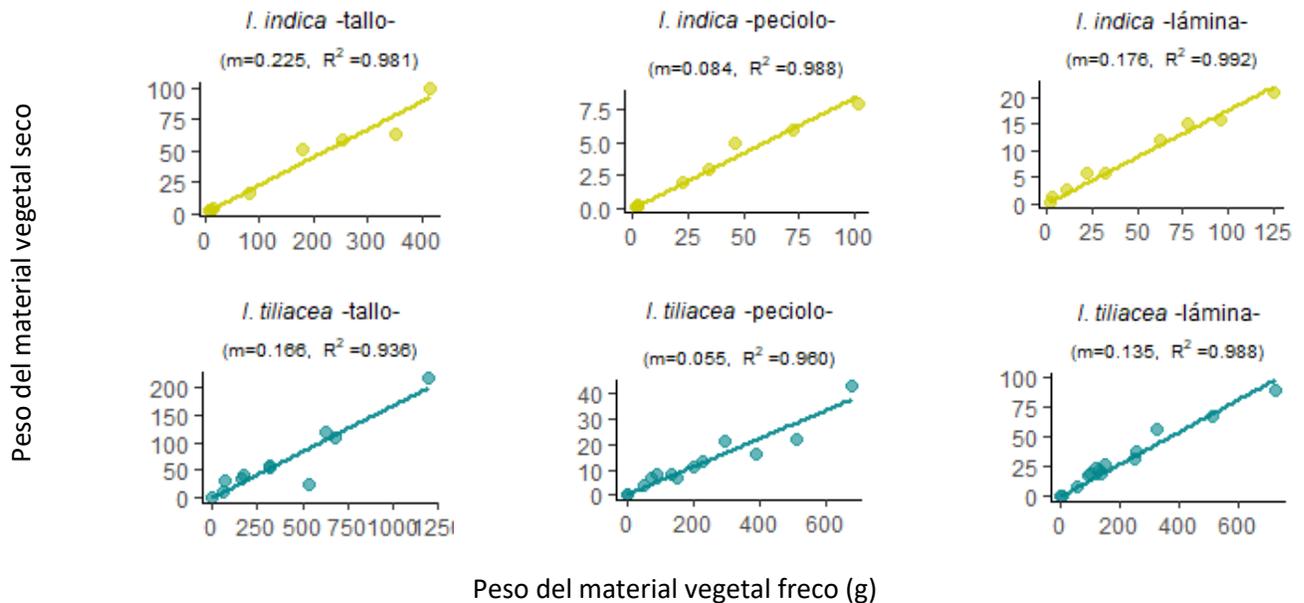


Figura 15. Ecuaciones de regresión lineal para determinar el peso seco en función del peso fresco de tallos, peciolo y láminas de *Ipomoea indica* e *Ipomoea tiliacea*.

9.3. RESUMEN DE MODELOS ESTADÍSTICOS USADOS PARA EL ANÁLISIS DE DATOS

Cuadro 1. Efecto del chapeo, el sombreado, la presencia de soportes y el nivel de inundación en la biomasa de dos especies de enredaderas herbáceas del género *Ipomoea* en el ANPCF. Los términos significativos en el modelo lineal generalizado mixto se resaltan en negrita

	<i>Ipomoea tiliacea</i>			<i>Ipomoea indica</i>		
	χ^2	g.l.	Valor-p	χ^2	g.l.	Valor-p
Chapeo	0.2581	1	<0.001	2.592	1	0.107
Sombreado	0.0491	1	0.825	4.2414	1	<0.05
Soporte	0.0246	1	0.875	0.821	1	0.364
Nivel de inundación	0.3337	1	0.563	10.9843	1	<0.001
Chapeo : Soporte	1.7137	1	0.19	0.0082	1	0.927
Chapeo : Nivel de inundación	0.0456	1	0.83	0.0046	1	0.946
Sombreado : Nivel de inundación	4.8757	1	<0.05	0.6907	1	0.405
Sombreado: Soporte	6.5349	1	<0.05	0.8509	1	0.356
Soporte : Nivel de inundación	6.3254	1	<0.05	2.1249	1	0.144
Sombreado : Chapeo : Soporte	2.7687	1	0.096	3.0217	1	0.082
Sombreado : Chapeo : Nivel de inundación	0.6924	1	0.405	8.5679	1	<0.005
Sombra : Soporte : Nivel de inundación	7.5378	1	<0.01	0.0452	1	0.831
Chapeo : Soporte : Nivel de inundación	1.0018	1	0.316	0.199	1	0.655
Sombreado : Chapeo : Soporte : Nivel de inundación	2.3935	1	0.121	4.94	1	<0.05

Cuadro 2. Efecto del chapeo, el sombreado y el nivel de inundación en la biomasa del conjunto de tres especies de la familia Poaceae en el ANPCF. Los términos significativos del modelo lineal generalizado mixto se resaltan en negritas.

	χ^2	g.l.	Valor-p
Chapeo	8.248	1	<0.005
Sombreado	17.67	1	<0.001
Nivel de inundación	0.754	1	0.385
Chapeo : Nivel de inundación	0.204	1	0.651
Sombreado : Nivel de inundación	0.484	1	0.486
Sombreado : Chapeo : Inundación	3.559	1	0.059

Cuadro 3. Efecto del sombreado, el nivel de inundación y la especie en la producción de rebrotes de dos enredaderas herbáceas de *Ipomoea* en el ANPCF

	χ^2	g.l.	Valor-p
Especie	16.2903	1	<0.001
Nivel de inundación	0.1233	1	0.725
Sombreado	1.1702	1	0.279
Especie : Nivel de inundación	3.9716	1	<0.05
Especie : Sombreado	1.7184	1	0.189
Nivel de inundación : Sombreado	3.0774	1	0.079
Nivel de inundación : Sombreado: Especie	5.1163	1	<0.05